МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2013 № 4 (24)

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

Вестник Томского государственного университета. Биология
2013 № 4 (24)

СОДЕРЖАНИЕ

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ЭКОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

2013 № 4 (24)

CONTENTS

AGROCHEMISTRY AND SOIL SCIENCE

BOTANY

ZOOLOGY

CELL BIOLOGY AND GENETICS

AGRICULTURE AND FORESTRY

PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY

ECOLOGY

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 911.2.551.4
doi: 10.17223/19988591/24/1

Н.С. Евсеева, Г.Е. Пашнева, З.Н. Квасникова

Томский государственный университет (г. Томск)

ДЕЛЮВИАЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС В АГРОЛАНДШАФТАХ ЮГА ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ И ЕГО ЭКОЛОГО-ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Представлены результаты многолетних исследований экзогенных геоморфологических процессов в агроландшафтах юго-востока Западной Сибири. Установлены факторы возникновения эрозионных процессов, проведена оценка интенсивности и динамики развития делювиального процесса. Многолетние исследования позволили достаточно четко выявить, что делювиальный процесс на пашне южной части Томской области развивается интенсивно: скорость развития водной эрозии изменяется от умеренно опасной до весьма опасной. Происходит деградация почв: уменьшаются мощность гумусового горизонта и содержание гумуса в почвах, происходит вынос питательных веществ для растений. В результате развития делювиального процесса усложняется микрорельеф пашни, изменяются направления потоков вещества.

Ключевые слова: *делювиальный процесс; агроландшафты; эрозия почв; Западно-Сибирская равнина.*

Введение

Д.А. Тимофеев [1] писал, что главной особенностью геоморфологических процессов является то, что они, в отличие от других, происходящих в природе, одновременно изменяют (или сохраняют) морфологию земной поверхности и участвуют в движении вещества вблизи нее, являясь одной из основ литогенеза.

Как известно, литогенез – совокупность природных процессов образования и последующих изменений осадочных пород. В цикле литогенеза выделяют ряд стадий: образование осадочного материала – выветривание, денудация и вулканизм; перенос и дифференциация осадочного материала и другие процессы [2]. В результате выветривания (физического, химического и органического) возникают коры выветривания. Почва представляет неотъемлемую часть коры выветривания, самую ее динамическую систему. Это связано с тем, как отмечал А.Дж. Джеррард [3], что почва – результат взаимодействия как геоморфологических, так и почвообразовательных процессов. Он считал, что почвы и ландшафты следует рассматривать как открытые системы, поскольку они теряют или получают материал и энергию на своих границах. Наиболее приемлем этот тезис, на наш взгляд, для агроландшафтов, где в настоящее время наиболее интенсивно происходят вещественно-энергетические круговороты. Вещественные преобразования в геосистемах сложны и осуществляются под воздействием текучих вод, ветра, силы тяжести и др.

Одной из основных форм миграции вещества в агроландшафтах является делювиальный процесс – смыв почв талыми и дождевыми водами (эрозия почв водная). Согласно Л.Ф. Литвину [4], объем ежегодного смыва почвогрунтов с пахотных угодий России в 1970–1980-х гг. составлял 566 млн т, а в Западной Сибири – 26 млн т. В результате развития делювиального процесса в агроландшафтах происходит снижение плодородия почв, продуктивности почвенного покрова и др.

Процессы водной эрозии почв, вызываемые талыми и дождевыми водами, наиболее полно изучены для зон степи и лесостепи Западной Сибири – это работы А.Д. Орлова, А.Н. Каштанова, А.Ф. Путилина, В.Е. Мусорханова, А.А. Танасиенко, В.П. Герасименко и др. Для земледельческих районов южной тайги и подтайги эти процессы изучены слабо.

Цель работы – оценка интенсивности и динамики развития делювиального процесса на пашне южной части Томской области и выявление экологических аспектов этого процесса.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – пашня в пределах южной тайги и подтайги на юго-востоке Западно-Сибирской равнины в пределах Томской области, где в шести административных районах сосредоточено более 472 тыс. га пашни из 676 тыс. га от всей ее площади (около 70%) [5]. Природные факторы развития эрозии – рельеф, литология пород, климат территории – благоприятны, но в естественных ландшафтах смыву и размыву почв препятствует растительность. Рассмотрим основные факторы развития эрозии.

Почвообразующими породами на территории являются покровные отложения – лессовые породы – песчано-глинисто-пылеватые системы разного генезиса с преобладанием в их составе пылеватых частиц [6]. На изучаемой территории лессовые породы по гранулометрическому составу представлены преимущественно суглинками тяжелыми, в меньшей степени – легкими, а также глинами, супесью, пылеватыми песками, которые залегают линзами в виде прослоев и линз. Возраст лессовых пород от среднечетвертичного до современного. В породах преобладает пылеватая фракция (табл. 1). Лессовые породы быстро размокают в воде (в течение 2–120 мин), слабая водостойкость их – причина широкого развития эрозионных процессов [7].

В сельскохозяйственное производство на юге Томской области вовлечены в основном серые лесные (37,4%), темно-серые лесные (9,5%) и светло-серые лесные (19,4%) почвы [8]. На долю названных почв приходится более 66% пашни. Кроме того, распахиваются подзолистые и дерново-подзолистые почвы, черноземы и др.

Таблица 1

Содержание пылеватой фракции в лессовых породах [7]

Породы	Содержание пылеватой фракции, %	Породы	Содержание пылеватой фракции, %
Пески	2–66	Суглинки	14–88
Супеси	40–80	Глины	57–69

Почвы на пашне юга Томской области имеют слабую сопротивляемость смыву и размыву. Х. Беннет [9] на основании сравнительного изучения почв США пришел к выводу, что почвы, богатые полуторными окислами и имеющие отношение SiO_2:R_2O_3 меньше 2, имеют малую податливость к эрозии. Данное отношение для почв исследуемой территории превышает значение 3 и достигает у дерново-подзолистых почв 6,2; у светло-серых лесных – до 5,8; у серых лесных – до 4,8; у темно-серых лесных – до 4,2; у черноземов – до 3,4. Кроме того, в почвах, по сравнению с почвообразующими породами, понижено содержание Ca и Mg.

Рельеф пашни также благоприятен для развития делювиального процесса: на юге области распахиваются поверхности с крутизной склонов от 0–1° до 7–12°, реже более значительной крутизной. Согласно А.Ф. Тимофееву [10], по крутизне склонов можно определить степень опасности развития эрозии: 0,50° – незначительная; 1,30° – слабая; 2° – средняя; 3° – выше средней; 4,3° – большая; 7° – очень большая; 11° и более – чрезмерная.

Помимо крутизны, длины склонов, литологии слагающих пород, почв, необходимыми факторами развития делювиального процесса являются: годовая сумма осадков, запасы воды в снеге, количество осадков, выпадающих за ливень, и др. Анализ данных показывает, что средняя годовая сумма осадков варьирует от 381 мм (с. Зырянское) до 591 мм в г. Томске и в основном составляет 400–500 мм [11, 12]. Среднемноголетнее значение запасов воды в снеге изменяется от 100 до 140 мм [13], один раз в 20 лет – 180 мм [14].

Над Томской областью А.Г. Сморкалова [15] выделяет очаг наиболее интенсивной ливневой деятельности, сохраняющий свое местоположение в течение теплого периода, среднее число дней с ливнями в Томске составляет 38. Согласно Л.И. Трифоновой [11], осадки слоем более 10 мм за сутки принимались нами за ливневые, последние подразделены на крупные ливни (20–30 мм) и выдающиеся (более 30 мм). Необходимо отметить, что крупные и выдающиеся ливни фиксируются ежегодно и они особенно опасны в отношении развития эрозии почв. В табл. 2 приведены примеры ряда ливней.

Таким образом, значительные запасы влаги в снеге, сильные ливни, легко размываемые почвогрунты, крутизна склонов приводят к широкому развитию делювиального процесса на пашне.

Таблица 2

Примеры крупных и выдающихся ливней на юге Томской области [16, 17]

Место и дата выпадения	Количество осадков, мм	Место и дата выпадения	Количество осадков, мм
Томск		*Кожевниково*	
30 июня 1987	53,7	16 июля 1970	49,8
5 августа 1988	42,8	9 августа 1974	56,7
16 августа 1994	80,5	28 августа 1989	41,7
13 июня 2002	44,7	*Первомайское*	
22 июня 2003	28,0	10 августа 1985	74,4
10 июля 2005	39,5	12 июля 1994	41,1
22 июля 2007	24,7	28 июля 1996	35,7
В ночь 12–13 июля 2011 (за 12 часов)	47	*АМСГ Томск*	
		19 июня 1991	30,3
		21 июля 1992	50,1
		9 сентября 2002	26,0
		9 августа 2012	19,5

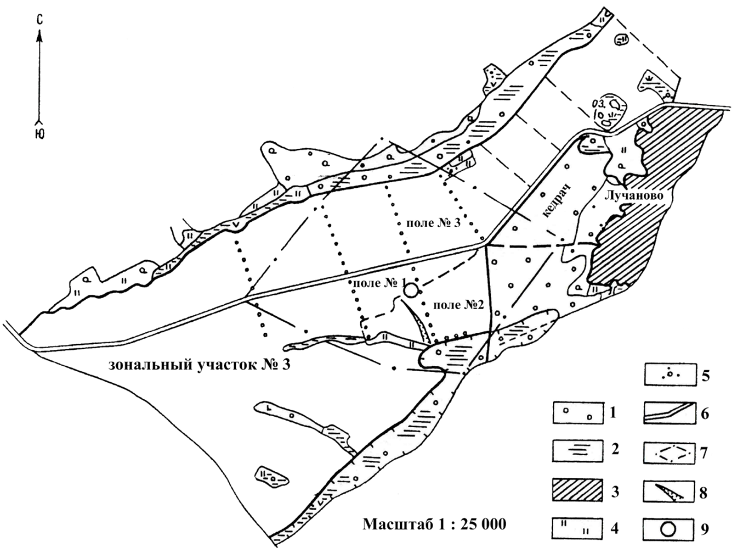


Рис. 1. Лучановский ключевой участок: *1* – лесополоса; *2* – заболоченный участок; *3* – с. Лучаново; *4* – разнотравный луг; *5* – кустарники; *6* – дороги; *7* – ключевой участок; *8* – овраг; *9* – суффозионная западина

С целью изучения интенсивности и динамики развития делювиального процесса с 1983 г. на ключевых участках проводятся ежегодные снегосъемки в микромасштабе, наблюдения за снеготаянием, обмер струйчатых размывов, отбор проб делювия, почв, воды на различные виды анализов (гранулометрический, содержание гумуса, концентрацию элементов питания – азота, фосфора, микроэлементов и др.); проводились исследования водно-физических свойств почв, составлены почвенно-геоморфологические профили и детальные почвенно-эрозионные карты на ключевые участки, а также среднемасштабные карты на территорию ряда районов. Наблюдения на ключах дополняются маршрутными обследованиями пашни на Томь-Яйском, Яя-Кийском, Обь-Томском, Обь-Чулымском и Обь-Шегарском междуречьях.

Наиболее детально делювиальный процесс изучен на Лучановском ключевом участке, расположенном в 20 км к юго-востоку от г. Томска (рис. 1). Наблюдения здесь проводятся с 1988 г. Площадь участка более 50 га, здесь в пределах Томь-Басандайского междуречья распахиваются серые лесные суглинистые почвы. Крутизна склонов в пределах пашни изменяется от 0–1° до 15–20°, преобладают склоны крутизной до 7–10°.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ литературных источников и материалов авторов позволяет сделать следующие выводы:

1. Интенсивность смыва почв ливневыми осадками на Томь-Яйском междуречье достигает 40–100 м^3/га, что зафиксировано после ливней 30 июня 1987 г. и 1 июля 1987 г., когда в сумме за 9,5 часов выпало 74,7 мм осадков. В результате на склоне северной экспозиции, занятой посадками картофеля, образовались струйчатые размывы и промоины. Длина наиболее крупной из них составила 200 м, ширина варьировала от 0,3 до 1,5 м, а глубина – от 0,1 до 0,7 м. На склоне южной экспозиции длиной 50 м по зяби было смыто 4–5 м^3/га почвы. Наблюдения за результатами воздействия ливней на пашне в 1990, 1992, 2002, 2003 и других годах показали, что после ливней на пашне с посевами злаковых, льна, по зяби со склонов более 3° сносится чаще от 0,5–1 до 5–8 м^3/га почвы [16].

2. Смыв почв талыми снеговыми водами изменяется в широких пределах и, по данным наблюдений на ключевых участках и маршрутных обследований, составляет: на склонах северной и восточной экспозиции 10–70 м^3/га [18], по нашим данным – от 0,5–1 до 30 м^3/га. Со склонов южной экспозиции ежегодно выносится от 0,5–2 до 50–80 м^3/га почв. Интенсивность развития делювиального процесса зависит от запасов воды в снеге, метеорологических условий снеготаяния, глубины оттайки мерзлых почв, состояния агрофона, экспозиции склона и др. Наиболее полно названные факторы развития делювиального процесса, вызываемого стоком талых снеговых вод, изучены на Лучановском ключевом участке. Ниже дается краткая характеристика ряда факторов. Микрорельеф, экспозиция склонов, растительность существенно влияют на накопление снега на пашне (табл. 3).

Наиболее интенсивное снеготаяние с максимумом стока талых вод наблюдается при адвекции теплых воздушных масс и ясном небе (радиационно-адвективный тип снеготаяния). Талые воды, устремляясь вниз по склону, формируют на пашне струйчатые размывы глубиной до 10 см, местами промоины (0,8–1,3 м), реже более значительной. Скорости воды в размывах изменяются от 1–10 см/с до 1,55 м/с, чаще в пределах 0,2–0,7 м/с. Такие скорости значительно превышают допустимые неразмывающие скорости лессовидных грунтов (0,27–0,37 м/с), пыли и ила (0,12–0,24 м/с) [20].

Таблица 3

Основные характеристики снежного покрова Лучановского ключевого участка за период 1988–2012 гг. [19]

Ландшафт	Средняя высота снега, см	Средняя плотность, г/см^3	Средние влагозапасы, мм	Минимальные/ максимальные влагозапасы, мм
Кедровый лес	59	0,21	123	93 (1996 г.) / 156 (1997 г.)
Южный склон пашни	53	0,26	137	61 (1996 г.) / 178 (2007 г.)
Северный склон пашни	55	0,26	146	54 (1990 г.) / 205 (2010 г.)
Распахиваемая ложбина на южном склоне пашни	38	0,27	99	10 (1999 г.) / 161 (2010 г.)

Рис. 2. Конус выноса на склоне ключевого участка (фото З.Н. Квасниковой)

Количество струйчатых размывов на южных склонах пашни (площадь около 13,3 га) достигает 80. Обмеры струйчатых размывов и промоин показали, что на пашне Лучановского ключевого участка ежегодно развивается делювиальный процесс с образованием конусов выноса в депрессиях и нижних частях склона (рис. 2). Интенсивность делювиального процесса изменяется от слабой (менее 2 м³/га) до очень сильной (50–80 м³/га), составляя в среднем 5–9 м³/га (табл. 4).

Необходимо отметить, что в табл. 4 приведены средние значения величин смыва почв со склонов. В реальности они неравномерны даже на одном склоне и, при прочих равных условиях, в значительной мере зависят от микрорельефа склона пашни. Интенсивность смыва, по нашим наблюдениям, варьирует от 1–5 до 81 м³/га.

Таблица 4

Средние значения смыва талыми водами со склонов разных экспозиций и агрофона на Лучановском ключевом участке на примере ряда лет

Южные склоны			Северные склоны	
Год	Состояние агрофона	Смыв, м³/га	Состояние агрофона	Смыв, м³/га
1992	Поле 1*, боронованная вдоль склона зябь Поле 2, боронованная вдоль склона зябь	24–25 25–30	Поле 3, всходы клевера, рядки поперек склона	1–3
1997	Поле 1, зябь, боронованная поперек склона Поле 2, стерня злаковых	8–9 0,5–2	Поле 3, всходы озимых, рядки поперек склона	1–3
2010	Поле 1, всходы клевера, поросшие негустой травой Поле 2, после уборки льна, местами рядки неубранного льна	16–18 12–13	Поле 3, зябь, боронованная поперек склона	4–6
2011	Поле 1, большая часть склона задернована, нижняя часть склона – под редкой травой Поле 2, зябь, боронованная в основном вдоль склона	6–7 23–24	Поле 3, осенняя вспашка поля после уборки зерновых, боронование – поперек склона. Повсеместно видны остатки стерни	1–2

* См. рис. 1.

3. В результате денудации склонов пашни талыми и ливневыми водами происходит изменение микрорельефа их поверхности: на склонах формируются ложбины – вытянутые отрицательные формы рельефа с пологими, мягкими склонами, местами овраги. Со временем на склонах обособляются их микробассейны площадью до 5 га, по которым из года в год происходит сток талых и дождевых вод. Морфометрические показатели таких микроформ рельефа динамичны, особенно глубина и крутизна склонов.

Ярким примером этого является микробассейн распахиваемой ложбины на склоне южной экспозиции (поле 1). Длина ложбины более 300 м, глубина в устье в 1989 г. составляла 3–5 м, в настоящее время – около 3 м. Склоны крутизной чаще от 2–3 до 7–9°, площадь водосбора около 5 га. Смыв почвы талыми водами с поверхности микроводораздела ложбины за 1989–2012 гг. изменялся от 0,5–1 до 20–22 м³/га (2000 г.), в среднем составил 5–6 м³/га. Делювиальный процесс в пределах микробассейна ложбины привел к значительному смыву гумусового горизонта со склонов (табл. 5, рис. 3) и выносу питательных веществ для растений, а также микроэлементов.

Рис. 3. Аккумуляция гумусового горизонта почв, вынесенного со склонов талыми снеговыми водами (фото З.Н. Квасниковой)

Анализ таблицы показывает следующее:

– за 23 года мощность гумусового горизонта на вершинных поверхностях (П-3) уменьшилась на 3–6 см (на 6,7–13,3%), а содержание гумуса – на 1,03%. Такое снижение мощности горизонта и содержания гумуса в основном связано с естественными процессами деградации гумусового горизонта при сельскохозяйственном использовании;

– на склонах происходит смыв почв талыми и ливневыми водами, а на наветренных склонах местами проявляется дефляция, что отражается в значительном снижении мощности гумусового горизонта (на 11–12 см, или 65–71%). Содержание гумуса в почве на склоне левобережья ложбины (П-2) за 1989–2011 гг. уменьшилось с 3,73 до 1,5–2,8% (т.е. на 20–40%). В результате на левобережье ложбины в агропроизводство вовлечен горизонт A_2B, местами вскрывается карбонатный горизонт, который на плакорах (П-3) залегает на глубине более 80 см;

– в депрессиях рельефа различного генезиса происходит аккумуляция делювия. Так, на днище ложбины с 1989 по 2011 г. (П-1) накопился слой делювия мощностью до 69 см (табл. 5). Средняя скорость седиментации делювия – до 3 мм/год. Наши наблюдения показали, что в пределах микроводосбора ложбины за 1989–2011 гг. доля слабоэродированных почв увеличилась более чем в 1,5 раза. Значительно увеличилась доля намытых почв.

Таблица 5

Изменение мощности гумусового горизонта и содержания гумуса в серых лесных почвах по контрольным почвенным разрезам

Разрез	Почва	Мощность гумусового горизонта, см			Содержание гумуса, %	
		1989 г.	2001 г.	2011 г.	1989 г.	2011 г.
П-3 – вершинная поверхность (плакор)	Серая лесная	45	44	39–42	6,53	5,5
П-2 – верхняя часть склона на левобережье ложбины	Серая лесная сильноэродированная	17	12	5–6	3,73	1,5–2,8
П-1 – днище ложбины в низовьях на краю поля	Серая лесная намытая	63	97	до 132	4,52	5,9

В защищенной геосистеме – кедровом лесу – существенных изменений в мощности гумусового горизонта и содержания гумуса в почве не произошло.

4. Перераспределение масс почвогрунтов в пространстве происходит не только на склонах пашни, но и на вершинных поверхностях (плакорах), что также отражается в структуре почвенного покрова и выражается в следующем. На вершинных поверхностях развит нано- и микрорельеф – это депрессии суффозионно-нивационно-просадочного генезиса. Глубина их варьирует от 0,2–0,5 до 3 м, длина склонов – от первых метров до 30–50 м; крутизна склонов у депрессий достигает местами 10–20°. В результате на плакорах создается мозаика склонов разной длины, крутизны и экспозиции. Этот микрорельеф практически не находит отражения даже на крупномасштабных картах, в том числе 1: 25 000 масштаба (рис. 4). Тем не менее он способствует развитию делювиального процесса, особенно смыву почв талыми снеговыми водами.

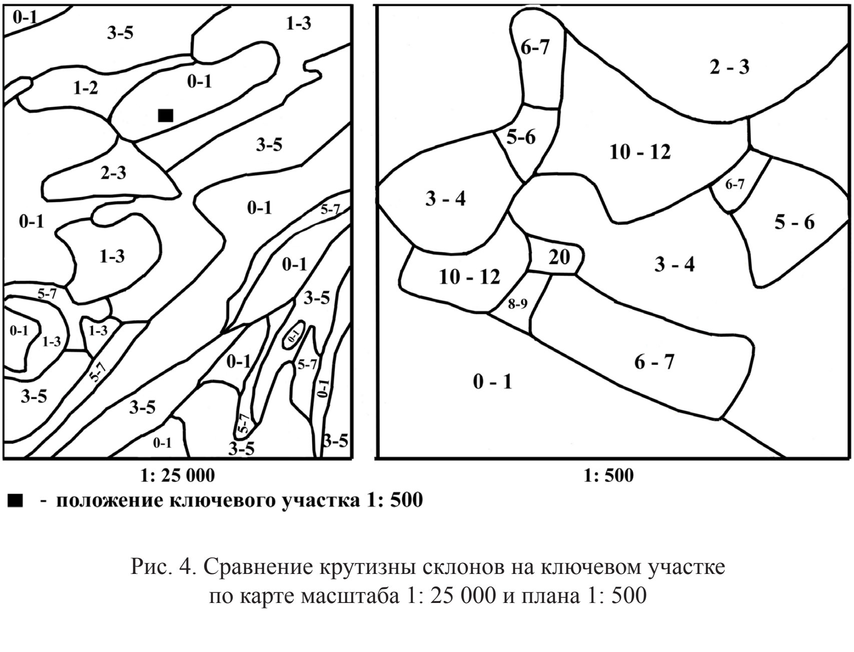


Рис. 4. Сравнение крутизны склонов на ключевом участке по карте масштаба 1: 25 000 и плана 1: 500

Механизм процесса следующий: в холодный период года на плакорах происходит неравномерное накопление снега, а весной – неравномерное его стаивание и распределение талых вод. В депрессиях на плакорах снег часто не тает до конца апреля – начала мая. Это вызывает развитие суффозионного процесса с выносом илистых частиц и формирование элювиально-иллювиального горизонта, в нем образуется временное переувлажнение с развитием элювиально-глеевого процесса и формирование серых поверхностно-глеевых почв. В результате этого происходит преобразование элементарного почвенного ареала серых лесных почв в двучленный почвенный покров, состоящий из серых лесных и серых поверхностно-глееватых почв.

Кроме того, на днищах депрессий наблюдается аккумуляция делювия, смытого с их склонов. Исследования показывают, что в депрессии ежегодно поступает от 0,1 до 5 м^3, местами до 15–25 м^3 делювия. Эти отложения скапливаются на днище депрессий, кольматируют почвенные поры, что снижает водопроницаемость почв и ведет к застаиванию в них влаги вплоть до образования в глубоких депрессиях озерков. Такие озерки мы наблюдали на пашне в районе сел Кожевниково – Уртам и др. Таким образом, на плакорах также встречаются намытые почвы.

В разрезах почв на днищах ложбин и депрессий делювий хорошо отличается от ниже залегающих почв своей слоистостью: чередованием темных гумусированных слойков и более светлых. Мощность слойков чаще составляет 1–2 мм (рис. 5).

Рис. 5. Мощность и строение делювия на днище ложбины Лучановского ключевого участка. Делювий накопился за снеготаяние 2012 г. (фото Н.С. Евсеевой)

5. Антропогенное воздействие на почвы, особенно старопахотные, приводит к интенсификации делювиального процесса. Это связано с утратой почвами агрономически ценной водопрочной структуры. А.Г. Дюкарев [21] отмечает, что на 5–7-й год после распахивания содержание агрономически ценных агрегатов в пахотном слое уменьшается в 1,5–2 раза, а водопрочность их – в 5–10 раз. Кроме того, происходит уплотнение пахотного слоя – до 1,30 г/см^3. В подпахотной толще формируется плотная плужная подошва, плотность сложения которой достигает 1,5–1,74 г/см^3, например на ключевых участках Лучановском и «10 км» [22]. Это ведет к снижению общей порозности и водопроницаемости пахотного слоя. А.Г. Дюкаревым [21] установлено, что водопроницаемость при определении с поверхности уменьшается до неудовлетворительной – в 30–40 раз в сравнении с целинными почвами.

Выводы

1. Делювиальный процесс на пашне южной части Томской области развивается интенсивно: величина смыва почв варьирует от 0,5–1,0 до 50–80 м^3/га. Согласно СНиП-95 [23], скорость развития водной эрозии изменяется от 2–5 м^3/га за год (умеренно опасный процесс) до 10–15 м^3/га год (весьма опасный процесс).

2. В результате водной эрозии происходит деградация почв: уменьшается мощность гумусового горизонта, содержание гумуса в почвах, происходит вынос питательных веществ для растений и др. Так, на Лучановском и других ключевых участках местами полностью смыт горизонт А и пахотными являются горизонты A_2B и B_1.

3. З.И. Ястремская [18] рассчитала ежегодные потери питательных веществ с полей Томской области за период весеннего снеготаяния – до 580 тыс. т гумуса, 32 тыс. т азота, 19 тыс. т калия, 17 тыс. т фосфора.

По данным Г.Е. Пашневой, Л.А. Изерской и др. в период снеготаяния с талыми водами ежегодно выносится с 1 га пашни около 1,5 т гумуса, 180 кг азота, 90 кг фосфора. Балл бонитета эродированных почв в 1,5–3 раза ниже по сравнению с их естественными аналогами. В. Каличкин, Н. Округин [24] определили потери гумуса с пашни области за период снеготаяния в 0,6–1,7 т/га.

По нашим данным, на Лучановском ключевом участке ежегодно за время снеготаяния теряется от 0,42 до 12,4 ц/га гумуса, 0,13–0,83 ц/га азота, 0,11–83 ц/га фосфора и др. Значительный диапазон показателей связан с динамикой развития делювиального процесса и его причинами, изложенными выше.

4. По данным Г.Е. Пашневой и др. [25], площадь распространения эродированных почв в южных районах области составляет 143 тыс. га, по оценке З.И. Ястремской [18] – до 300 тыс. га. В настоящее время оценка степени эродированности почв в агроландшафтах юга Томской области является актуальной проблемой.

5. В результате развития делювиального процесса происходит усложнение микрорельефа пашни, изменяются направления потоков вещества

(твердого и жидкого) и их распределение в пространстве и времени, что, несомненно, отражается и будет отражаться в дальнейшем на структуре почвенного покрова.

Литература

1. *Тимофеев Д.А.* Принципы типизации геоморфологических процессов // Геоморфология. 2004. № 4. С. 16–20.
2. *Четырехъязычный* энциклопедический словарь терминов по физической географии. М. : Сов. энцикл., 1980. 703 с.
3. *Джеррард А.Дж.* Почвы и формы рельефа. Комплексное геоморфолого-почвенное исследование : пер. с англ. Л. : Недра, 1984. 208 с.
4. *Литвин Л.Ф.* География эрозии почв сельскохозяйственных земель России. М. : ИКЦ «Академия», 2002. 255 с.
5. *Экологический* мониторинг: Доклад о состоянии окружающей среды Томской области в 2011 году / А.М. Адам, В.А. Коняшкин, А.В. Дмитриев, Ю.В. Лунева. Томск : Графика DTP, 2012. 168 с.
6. *Трофимов В.Т., Балыкова С.Д., Андреева Т.В. и др*. Опорные инженерно-геологические разрезы лессовых пород Северной Евразии. М. : КДУ, 2008. 608 с.
7. *Строкова Л.А.* Состав и свойства покровных отложений Томского Приобья // Обский вестник. 1999. № 1–2. С. 122–126.
8. *Состояние* окружающей среды Томской области в 2002 году. Томск : Дельтаплан, 2003. 62 с.
9. *Беннет Х.* Основы охраны почв : пер с англ. М. : Иностр. лит., 1958. 411 с.
10. *Тимофеев А.Ф*. Особенности защиты почв от водной эрозии в Нечерноземной зоне // Земледелие. 2003. № 3. С. 12–13.
11. *Трифонова Л.И.* Климат // География Томской области. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1988. С. 42–76.
12. *Барашкова Н.К., Иванова Н.С., Кужевская И.В.* Климатические условия функционирования автомобильной отрасли Томской области: состояние и возможные изменения // Вестн. Том. гос. ун-та. 2012. № 361. С. 157–164.
13. *Рутковская Н.В*. География Томской области. Сезонно-агроклиматические ресурсы. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1984. 158 с.
14. *Барашкова Н*.К., *Волкова М.А., Кужевская И.В*. Оценка современной климатической составляющей хозяйственного комплекса Томской области в холодный период года // Вестн. Том. гос. ун-та. 2011. № 351. С. 163–168.
15. *Сморкалова А.Г.* Характеристика ливневых дождей по Омской, Томской и Тюменской областям // Вопросы географии Сибири. Томск, 1976. Вып. 9. С. 30–34.
16. *Евсеева Н.С*. Современный морфолитогенез юго-востока Западно-Сибирской равнины. Томск : Изд-во НТЛ, 2009. 484 с.
17. *Евсеева Н.С., Ромашова Т.В.* Опасные метеорологические явления как составная часть природного риска // Вестн. Том. гос. ун-та. 2011. № 353. С. 199–204.
18. *Ястремская З.И.* Влияние эрозионных процессов на народное хозяйство и экологические условия Томской области // Хозяйственная оценка ландшафтов Томской области. Томск, 1988. С. 198–199.
19. *Петров А.И., Евсеева Н.С.* Динамика основных характеристик снежного покрова на юго-востоке Томской области в эпоху глобального изменения климата // Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «Климатология и гляциология Сибири», Томск, 2012. С. 212–214.
20. *Киселев П.Г.* Справочник по гидравлическим расчетам. М. ; Л. : Госэнергоиздат, 1957. 242 с.

21. *Дюкарев А.Г.* Агрофизическая деградация пахотных почв и их оценка // Хозяйственная оценка ландшафтов Томской области. Томск, 1988. С. 118–120.
22. *Аникеева С.А.* Антропогенная трансформация пахотных почв подтайги Притомья // Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 80-летнему юбилею А.М. Ивлева. Владивосток, 2007. С. 135–137.
23. *СНиП 22-01-95.* Геофизика опасных природных воздействий. М., 1996. 8 с.
24. *Каличкин В., Округин Н.* Как вспашешь, так и пожнешь… // Красное Знамя. 1988. 4 марта.
25. *Пашнева Г.Е., Евсеева Н.С.* Эколого-экономический ущерб пашне юга Томской области от развития эрозионных процессов // Эколого-экономические проблемы природопользования в Сибири. Новосибирск, 1992. С. 46–48.

Поступила в редакцию 15.09.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 7–19

doi: 10.17223/19988591/24/1

Nina S. Evseeva, Galina E. Pashneva, Zoia N. Kvasnikova

Tomsk State University, Tomsk, Russia

DELUVIAL PROCESSES IN THE SOUTH AGROLANDSCAPES TOMSK REGION AND THEIRECOLOGICAL GEOMORPHOLOGICALASPECTS

The results of long-term researches (1985–2012) of deluvial process in agrolandscapes of the southeast of the Western Siberia are presented. Deluvial process is washing away of soils by thawed and rain snow (a water erosion of soils); it is one of the main forms of migration of substance in the agrolandscapes, leading to a decrease in fertility of soils and efficiency of a soil cover, etc.

The work purpose is an assessment of intensity and dynamics of development of diluvial process on an arable land of the southern part of Tomsk region and identification of ecological aspects of this process. It is established that:

1) Natural factors such as relief, lithology and climate are favorable for development of diluvial process. The steepness of slopes of an arable land changes from 0–1° to 10–12°, sometimes more. On the surface there are deposited loess rocks that soak overnight in water (for 2–120 minutes); soils have low resistance to erosion and runoff. For the territory, intensive storm activity is characteristic, during one heavy rain there are up to 80.5 mm of precipitations. Average annual water reserves in snow vary from 100 to 140 mm, in some years up to 180 mm.

2) The intensity of soil erosion, heavy rains in the area between Tom-Yaya is 40–100 m^3/ha in the event of loss of rainfall over 50 mm/day, more runoff from the slopes of arable land is 0.5–8 m^3/ha.

3) The intensity of soil erosion by melted snow water varies from 0.5–1.0 m^3/ha to 50–80 m^3/ha, depending on weather conditions of snowmelt, slope, length, exposure, slope, soil fertility status, etc. The main contribution to the development of soil erosion is made by thawed snow water.

4) The analysis of literature and our data show that during snowmelt from 0.6 to 15 kg/ha of humus, from 0.13 to 1.8 kg/ha of nitrogen, 0.11–0.90 kg/ha of phosphorus, etc. are annually carried away by melting waters from 1 ha of arable land.

Key words: *Deluvial process; agrolandscapes; soil erosion; West Siberian Plain.*

Received September 15, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 20–35

УДК 631.4
doi: 10.17223/19988591/24/2

С.В. Лойко[1], М.В. Бобровский[2], Т.А. Новокрещенных[1]

[1] Томский государственный университет (г. Томск)
[2] Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (г. Пущино)

ПРИЗНАКИ ВЕТРОВАЛЬНОГО МОРФОГЕНЕЗА В ФОНОВЫХ ПОЧВАХ ЧЕРНЕВОЙ ТАЙГИ (НА ПРИМЕРЕ ТОМЬ-ЯЙСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ
(проекты № 12-04-31514-мол_а, №11-04-90780-моб_ст).

Почвы и почвенный покров черневой тайги отличаются значительной спецификой в сравнении с другими лесными районами юга Сибири, что традиционно связывается с особенностями климата, растительности и почвообразующих пород, суперпозиция которых обуславливает специфичный морфогенез почв, описываемый нормальной моделью, а также её латеральными модификациями. Однако проведенные исследования показали, что в морфогенезе почв черневой тайги значительная роль принадлежит и турбационной модели педогенеза, связанной с ветровалами деревьев. В статье описаны 14 ветровальных признаков. Показано, что размеры былых ветровалов, установленные по полиморфонам-котлам, их глубины соответствуют диапазону глубин современных ветровалов пихты и осины, основных лесообразователей черневой тайги. Глубокие ветровалы усиливают контрастность границ между компонентами почвенного покрова, способствуют формированию спорадически-пятнистых элементарных почвенных ареалов, приводят к осветлению почвенной массы, углубляют верхнюю границу текстурного горизонта и приводят к усечению верхних границ остаточно-гумусовых горизонтов. (Гумусово-)элювиальные горизонты со слабоволнистой нижней границей в почвах черневой тайги можно образно назвать «пахотной» толщей, а роль «плуга» отдать выворачивающимся корням деревьев.

Ключевые слова: *ветровалы; ветровальные признаки; черневая тайга; текстурно-дифференцированные почвы.*

Введение

Ветровальным почвенным комплексам (ВПК) и механизмам их формирования посвящено множество публикаций [1, 2]. Установлено, что свойства почв при ветровалах и последующем восстановлении профиля меняются не только в пределах провернутого слоя, но и в залегающих под ним горизонтах. При зарастании и нивелировании ВПК, образованных глубокими вывалами, часть ветровальных признаков сохраняется неопределенно долго, вплоть до следующего вывала, относясь к изменениям необратимого характера [1, 3, 4]. В почвах, подвергавшихся значительному воздействию ветровалов, за голоцен «накопились» необратимые изменения, поэтому применение к ним моделей педогенеза, предполагающих постепенное, последовательное протекание почвенных процессов, будет неадекватно, так как они искажены турбационной моделью. Изучение масштабов этих искажений поможет прояснить многие вопросы, связанные с генезисом почв и почвенного покрова.

В новейшем обзоре по ветровалам P. Samonil с соавт. [2] показано, что изученность ветровалов очень неравномерна. В Евразии большинство работ выполнено на «свежих» ВПК с выраженным микрорельефом в таежных экосистемах Восточно-Европейской равнины и широколиственных лесах горных территорий, тогда как поиску следов, определению глубин и объемов прошлых (древних) ветровалов в «фоновых» почвах, интерпретации почвенных признаков в «ветровальном» аспекте уделено гораздо меньше внимания. Слабо разработаны вопросы, связанные с влиянием ветровалов на долговременную динамику почв [2]. На обширных пространствах Сибири не изучены даже «свежие» ветровалы.

Для восполнения пробелов в изученности географических вариантов реализации ветровального морфогенеза нами были проведены исследования в черневых экосистемах предгорий Западной Сибири, являющихся специфическим вариантом гемибореальных лесов. Черневые экосистемы отличаются наибольшей напряженностью ветровального морфогенеза среди экосистем Сибири, что связано с: 1) благоприятными условиями для развития среднеглубоких корневых систем деревьев; 2) формированием в весенне-раннелетний и позднеосенний периоды надтекстурных верховодок, благодаря чему уменьшается связанность почвенной массы и повышается ветровальность деревьев при шквалистых ветрах; 3) низкой горимостью лесов и слабой заселенностью человеком пояса черневых экосистем, что способствовало более полной реализации ветровальных потенций древостоя. В черневой тайге в древостое два доминанта, поэтому средняя глубина ветровалов должна была быть более стабильной, чем, например, в полидоминантных неморальных и бореально-неморальных лесах Европы. Под черневыми экосистемами развиваются текстурно-дифференцированные почвы, обладающие рядом особенностей: мощные осветленные горизонты (до 60–80 см) с монотонным строением; останцовый характер нижней части элювиальных горизонтов; ровная граница перехода от элювиальных горизонтов к текстурным, наличие резких границ между компонентами почвенного покрова. Сопоставление специфики почв и ветровального морфогенеза натолкнуло на мысль об их генетической связи и определило целью работы изучение признаков ветровального морфогенеза для выявления его роли в генезисе почв черневой тайги.

Материалы и методики исследований

Объектом исследований выступили почвы и почвенный покров осиново-пихтовой высокотравной черневой тайги вершины Томь-Яйского междуречья, являющегося областью сочленения Томь-Колыванской складчатой зоны и Кузнецкого Алатау. Почвенные комбинации по микрорельефу в черневой тайге вершины Томь-Яйского междуречья представлены микросочетаниями дерново-подзолистых либо светло-серых почв (в том числе глееватых) на микроводоразделах, сменяющихся в ложбинах серыми и темно-серыми остаточно-гумусовыми иллювиально-трансформированными темнокутанными почвами [5, 6].

Методы исследований заключались в проведении морфогенетического анализа строения основных компонентов почвенного покрова черневой тайги с использованием двух почвенных траншей, а также фотографий и описаний более чем 70 почвенных разрезов в черневых экосистемах, в том числе с Салаирского кряжа и юга Кузнецкого Алатау. В качестве рабочих поверхностей использовали не только стенки траншей, но и срезы в различных плоскостях по мере выработки траншеи, что позволило установить форму описанных полиморфонов-котлов. Этот способ выработки почвенных траншей зарекомендовал себя ранее [7]. При морфогенетическом анализе широко использованы методы обработки цифровых фотографий. С использованием конструкции А.В. Захарченко [8] (установка, состоящая из опорных и скользящей реек и системы установки уровня) изучена топография верхней ненарушенной поверхности текстурного горизонта темно-серой почвы.

Траншеи заложены с учетом микрорельефа. Траншея Тр12-1 (2,5×2,5 м) вскрыла дерново-подзолистую почву, приуроченную к слабовыпуклому наклоненному склону, дренируемому ложбинами. Траншеей Тр12-2 (1,7×11 м) на склоне ложбины охарактеризованы остальные компоненты почвенного покрова, формирующие вытянутые вдоль тальвега узкие ареалы (10^0–10^1 м): светло-серая остаточно-карбонатная почва сменяется серой остаточно-гумусированной и темно-серой остаточно-гумусовой иллювиально-трансформированной почвой в притальвеговой области ложбины. Подобный выбор места заложения траншеи позволил описать характер границ между компонентами почвенного покрова, а также оценить вклад ветровального морфогенеза в изменение этих границ.

Данные о строении почв, полученные в полевых условиях, дополнены лабораторными исследованиями микромонолитов. Для этого применен комплекс методов: детальное макрофотографирование, мезофотографирование, сканирующая электронная микроскопия с одновременной детекцией элементного состава (приставка Quantax 70 к SEM Hitachi TM3000). Это позволило получить сведения о строении ветровальных признаков, уточнить их генезис. Гранулометрический состав изучали с использованием пипеточного метода Н.А. Качинского и фотоседиментометра для образцов с малой массой (прибор ФСХ-6).

Под морфогенетическим анализом в настоящей работе понимается морфологическое описание почв и почвенных морфологических элементов с одновременной генетической интерпретацией характеризуемых явлений.

При его проведении опирались на разработки Э.А. Корнблюма с соавт. [9], которые предлагают разделять морфологические элементы на простые и сложные. К простым относятся *морфемы*, в пределах которых с помощью невооруженного глаза нельзя обнаружить более мелкие элементы. К сложным – *морфоны*, которые состоят из двух или большего числа типов морфем. Морфоны имеют несколько уровней организации, к ним относятся крупные части горизонтов, а также те морфологические элементы, которые не имеют формы слоя и выделяются вместо горизонтов в «мозаичных» профилях почв. В настоящей работе подобная группа морфем называется *полиморфонами*, что подчеркивает их составной характер из множества морфонов различного состава и генезиса. Подходы к морфогенетическому анализу ветровальных признаков в почвенных профилях описаны во многих работах [3, 4, 10] и были доработаны и обобщены М.В. Бобровским [1].

Результаты исследований и обсуждение

Проведенный морфогенетический анализ почвенных морфологических элементов в черневой тайге показал широкое распространение признаков, которые не могут быть интерпретированы с позиций радиальной модели педогенеза и её латеральных модификаций, предполагающих формирование постепенных, градиентных границ как в вертикальном, так и в горизонтальном простирании. На основании опубликованных работ [1, 10] составлен диагностический список морфологических элементов, которые могут формироваться под воздействием ветровальных педотурбаций. Эти признаки выделяются на различных иерархических уровнях организации почвенных систем от морфонов, соответствующих порово-сегрегатно-агрегатному (обломки различных горизонтов в искоревой смеси былых западин), до полиморфонов-котлов, являющихся предельными структурными элементами почвенного покрова (ветровальные «котлы») и относящихся к уровню почвенных тел. Ниже приводим характеристики изученных признаков.

Ветровальные полиморфоны-котлы. Фиксируются на траншеях и в широких разрезах почв, имеющих в пределах средней глубины ветровалов горизонты с хроматически-контрастным материалом, перемешивание которого приводит к формированию мозаики морфонов (рис. 1, *А*), по своему строению отделяющейся от прилегающих горизонтов. Размеры их соответствуют размерам ветровальных западин. Морфогенез полиморфонов-котлов имеет две составляющие: 1) заполнение в разнообразных сочетаниях и последовательностях западины неизмененным материалом кома и бортов западины; 2) изменение почвенной массы ВПК группой процессов повышенной интенсивности в сравнении с соседними ненарушенными почвами (разрушение агрегатов, сепарация и отмывка частиц, оглеение). Благодаря им появляются морфологические элементы, отсутствующие в фоновых условиях либо имеющие иную степень выраженности.

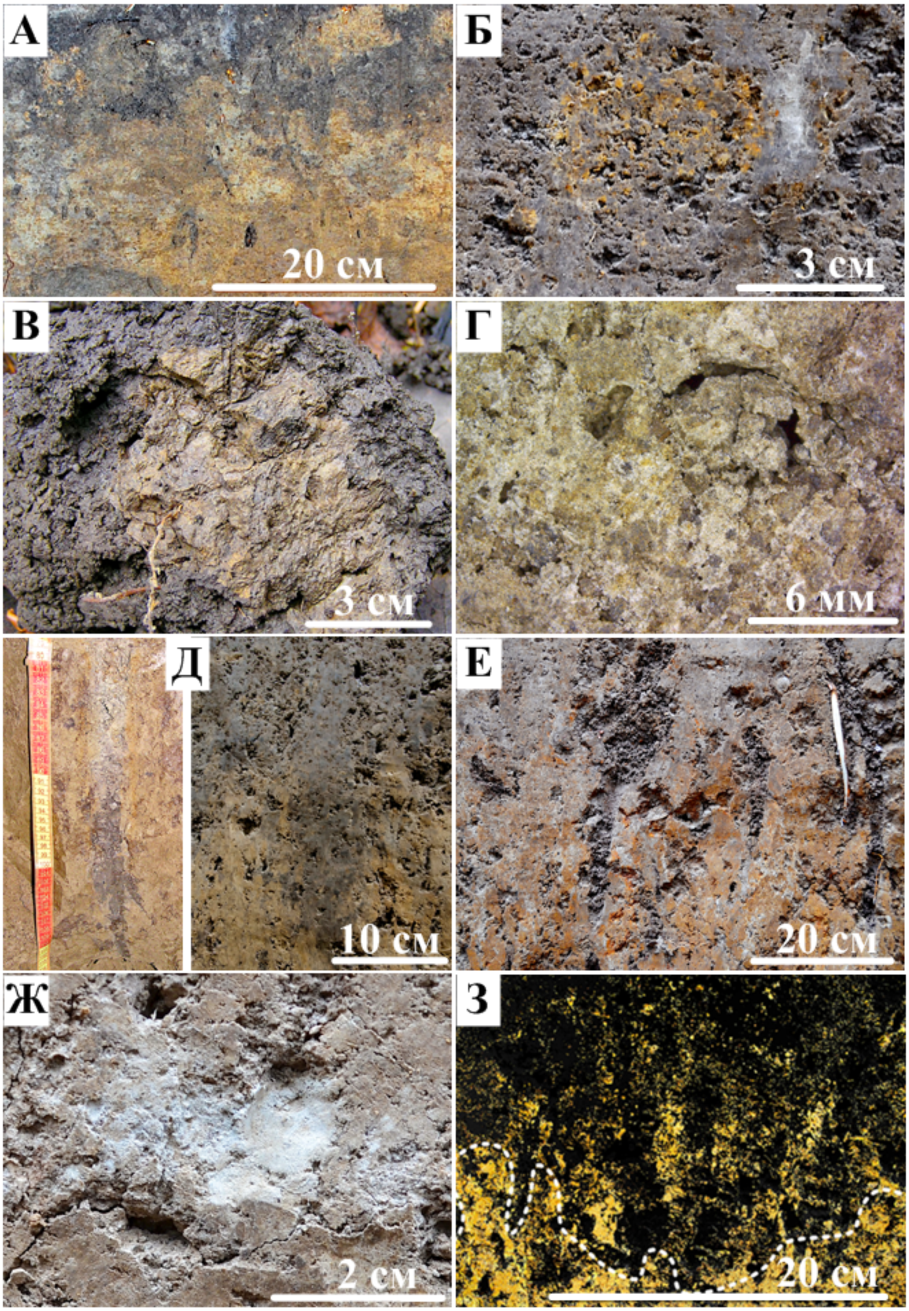


Рис. 1. Признаки ветровалов в фоновых почвах. Обозначения см. в тексте

В изученных дерново-подзолистых почвах (Тр12-1) в силу малого содержания плазмы (отвечающей за хроматические эффекты в почвах) полиморфоны-котлы достаточно слабо обособлены от вмещающих элювиальных и текстурных горизонтов. Они диагностируются по ассоциациям морфонов и морфем, имеющих малую контрастность. В иллювиальных горизонтах следы ветровальных турбаций выявить сложно из-за маскировки кутанами, однако до глубин 110 см периодически встречаются агрегаты, внутрипедная масса которых содержит угли либо инситный гумус. Они приурочены к ходам корней либо участкам, нарушенным при вывале (выдернутые корни с налипшим текстурным горизонтом).

В микрокатене склона ложбины, описанной Тр12-2, характер смены почв от светло-серой верхней части микросклона к темно-серой почве притальвеговой области можно свести к двум закономерностям. Первая сводится к континуальному изменению всех свойств и признаков – в надиллювиальных горизонтах увеличивается содержание гумуса и роль гуминовых кислот в его качественном составе, илистой фракции, усиливается выраженность тонких гумусово-глинистых кутан (ELa→AELi→AUel,hh,i). Вторая заключается в скачкообразных изменениях строения гумусово-элювиальных горизонтов на границах полиморфонов-котлов. Формируется ряд довольно резких границ на уровне диагностических признаков либо даже горизонтов. Полиморфоны-котлы состоят из мозаики различных ветровальных признаков (морфемы и морфоны) и интерпретируются как былые ветровальные западины («котлы»), их максимальные горизонтальные размеры достигают 2 м, что совпадает с размерами современных ВПК пихты и осины в черневой тайге. Так, проведенные промеры вывалов в окрестностях траншеи (35 промеров) показали, что средние размеры западин составляют 2,3×1,4 м, а около 60% ветровалов затрагивают текстурный горизонт (средней глубины 60 см), выноси его обломки на поверхность.

Границы полиморфонов-котлов могут проходить внутри элементарных почвенных ареалов (ЭПА) либо формировать границы между ними. На траншее Тр12-2 переход от одной почвы к другой происходит скачкообразно, а их границы совпадают с границами полиморфонов-котлов. Учитывая, что каждый полиморфон-котел по генезису и размерам соответствует объему предельного структурного элемента, можно говорить о спорадически-пятнистом строении изученных ЭПА, а подобное их строение связать с ветровальным морфогенезом. Наиболее резкие границы характерны для серых остаточно-гумусированных и темно-серых остаточно-гумусовых иллювиально-трансформированных почв (почвы со «вторыми гумусовыми горизонтами»). Резкие границы между почвами в черневой тайге неоднократно наблюдались нами при работе на аналогичных катенах с использованием стандартных почвенных разрезов и при составлении детальной почвенной карты [6]. Совпадение границ вывальных полиморфонов-котлов и ЭПА свидетельствует, что ветровальный морфогенез способствует увеличению контрастности границ между компонентами почвенного покрова.

Разномасштабная морфемно-морфонная мозаика. Фиксируется в масштабе стандартных разрезов и на траншеях. Формируется благодаря смешиванию материала различных горизонтов при заполнении ветровальных западин, в которых после полного их нивелирования оформляется наложенная на ветровальную мозаику серия горизонтов за счет различной интенсивности гумусонакопления, деятельности почвенной фауны, элювиально-иллювиальных процессов и компрессии. Мозаика составляет полиморфоны-котлы, при этом в различных их частях образуются ассоциации морфонов, различающиеся по почвенным морфологическим элементам, что связано с различиями процессов в различных частях ветровальных западин и на разных стадиях их зарастания. Составляющие мозаики могут сохраняться длительное время вплоть последующих турбаций.

Плавающие комки. Изолированные морфоны в AEL/EL горизонтах, состоящие из материала залегающих выше или ниже горизонтов либо отсутствующих в профиле в настоящее время (например, бурые морфоны (b) в гор. AEL (рис. 1, *Б*)). Как правило, от исходных горизонтов плавающие комки сохраняют лишь цвет, однако могут встречаться обломки, сохранившие структуру и новообразования (например, BT в AEL (рис. 1, *В*)).

Морфемная мозаика внутрипедной массы. Мозаика мельчайших морфем, образующих на срезе малоконтрастную «крапчатость» (размеры пятен укладываются в 1 см, обычно меньше). Видна невооруженным глазом. На поверхности агрегатов маскируется кутанами. Лучше всего прослеживается в гор. AEL и ELa серых и светло-серых почв (рис. 1, *Г*) и состоит из обломков гумусовых, элювиальных и иллювиальных горизонтов. В нижней части элювиальных и гумусово-элювиальных горизонтов сохраняется длительное время благодаря низкой активности биотурбационных процессов.

BEL–BTel горизонты. В ряде почвенных разрезов светло-серых почв трансэлювиальных позиций описаны текстурные горизонты, имеющие в верхних 15–20 см обильные скелетаны, покрывающие практически все поверхности призмовидных агрегатов, часто поверх глинистых кутан, и образующие скопления в цилиндрических порах. Подобные горизонты широко распространены в подтайге, граничащей с черневой тайгой, а также в последней на покатых и среднекрутых склонах балок. В трансэлювиальных же позициях подобные горизонты обычно отсутствуют либо имеют фрагментарный характер, а скелетаны – островное распространение и малую толщину. Учитывая их спорадическую встречаемость, когда в одинаковых геогенных условиях они могут как присутствовать, так и отсутствовать, предварительно связываем их происхождение с ветровалами, когда происходит «разрыхление» верхней части текстурного горизонта, а в дальнейшем из западины в появившееся поровое пространство поступает пылеватый материал. Такие горизонты могут исчезать на расстояниях 2 м, в пределах одного ЭПА, соответствуя понятию предельного структурного элемента.

Пластинчатые древесные угли. Крупные неокатанные древесные угли размером более 0,5 см в нижней части (гумусово-)элювиальных горизонтов встречаются практически во всех изученных почвах. Появление их на глубинах более 40 см иначе как в результате погребения не представляется возможным. К тому же чаще всего угли приурочены к внутрипедной массе, а не к порам, и наибольшего количества достигают в полиморфонах-котлах. Изучение кутан с использованием сканирующего микроскопа показало, что водно-миграционным путем угли могут проникать на глубины более метра, однако их размер в изученных случаях не превышал 0,2 мм. На Тр12-2 описан неглубокий (25 см) котел, дно которого выстлано крупными углями пластинчатой формы (до 2,5 см длиной). При этом никакими другими признаками материал котла не отличался от вмещающих горизонтов. Поэтому крупные угли также рассматриваются как свидетельство ветровальных турбаций, фиксирующих глубину вывала.

Морфоны на месте выдернутых корней в верхней части текстурных горизонтов (корневые заклинки) (рис. 1, *Д*). Вытянутые образования конусовидной формы с тупым окончанием, заполненные материалом тех горизонтов, которые залегали выше текстурного в момент формирования заклинка (ширина в пределах 5–10 см, длина до первых десятков сантиметров). Формируются при выдергивании корней с налипшим на них материалом текстурного горизонта. Этот тип морфонов наиболее специфичен для почв черневой тайги из-за ровной и довольно резкой границы текстурного горизонта, а также наличия у пихты и осины множества тонких равнозначных корней, внедряющихся в текстурный горизонт. При глубоком вывале, затрагивающем текстурный горизонт, формируется, как правило, несколько индивидуальных заклинков, реже они объединяются в более крупные блоки. Заклинки не формируются в результате выгнивания корня с последующим заполнением материалом вышележащего горизонта, как может показаться первоначально. Об этом говорит нехарактерное для корней соотношение длины и ширины заклинков, их тупое окончание. К тому же заклинки заканчиваются «корневым шнуром» – цилиндрической порой, заполненной кутаной, которая образовалась или при выгнивании корня, или при его выдергивании без налипшего материала. Корневые заклинки часто заполнены искоревой смесью. Из-за высокой плотности гор. ВТ корни внедряются лишь в его верхнюю часть. В глубину по трещинам уходят самые мелкие корни диаметром обычно не более 1 см. Поэтому при вывалах в настоящий период происходит лишь поверхностное разрушение текстурного горизонта.

Пятнистость глеевого происхождения. Сюда отнесены ржаво-охристые (железистые кутаны, пропитка) и сизоватые пятна, разводы на границе с текстурным горизонтом (рис. 1, *Е*). Подобные новообразования, связанные с глеевым процессом, широко распространены в полугидроморфных и гидроморфных почвах. Рассматриваемый признак характерен для автоморфных почв, когда площади морфонов с ржаво-охристыми и сизыми участками составляют несколько сотен квадратных сантиметров, внезапно исчезая и появляясь. Предположить возникновение в ненарушенных автоморфных почвах зон с контрастным окислительно-восстановительным режимом на площади меньшей одного ЭПА проблематично, особенно учитывая, что обычно в автоморфных условиях черневых экосистем наиболее крупными новообразованиями являются микроконкреции и нодули (< 1 мм) преимущественно железисто-марганцевого состава. Многочисленными исследованиями на свежих ветровалах доказана возможность развития оглеения в ветровальных западинах. Нами наблюдались случаи, когда в западине в течение одного сезона благодаря палой листве формировались глеевые сизые прослои мощностью несколько сантиметров. Также пятнистость глеевого происхождения образует парагенез с иными ветровальными признаками, например с корневыми заклинками (сизоватый ореол, отороченный ржаво-охристой каймой). Поэтому пятна и разводы также отнесены к ветровальным признакам, а нижний уровень их развития маркирует глубину ветровальной западины.

Отмытый пылеватый материал в порах (белесые «черточки» и пылеватые белесые «глазки») (рис. 1, *Ж*). Белесые «черточки» формируются при заполнении цилиндрических пор (червороины, корневые ходы) пылеватым материалом. Их формирование связано с отмывкой тонкодисперсной фракции на незащищенной растительностью поверхности западины и кома. При анализе траншей отмечено, что «черточки» распространены под полиморфонами с ярко выраженным комплексом ветровальных признаков. Формирование белесых «глазков» также связывается с поверхностными процессами сепарации и накопления пылеватой фракции в микролакунах, которые в дальнейшем погребаются при заплывании западины. В отличие от плавающих комков они имеют значительно более легкий гранулометрический состав и малые размеры (до 2 см). Состоят из скоплений пылеватой массы, а также агрегатов с сохраняющимся ядром, не испытавшим обезыливания. В силу их малых размеров и значительной примеси исходного неотмытого материала анализ их гранулометрического состава был проведен на фотометрическом седиментометре ФСХ-6, который работает с малыми навесками (до 0,5 г). Показано, что содержание илистой фракции (12 проб) в материале «глазка» в среднем в 1,9 раза меньше, чем во вмещающей массе. Осветление материала происходит за счет выноса как ила, так и мелкопылеватой фракции, более крупные частицы сохраняют стабильность.

Ореховато-призмовидная структура остаточно-гумусовых иллювиально-трансформированных горизонтов («вторых гумусовых горизонтов»). Анализ строения темно-серой остаточно-гумусовой иллювиально-трансформированной почвы вскрытой траншеи (Тр12–2), а также ряда широких разрезов позволил установить, что комплекс ветровальных признаков внутри полиморфонов-котлов (плавающие комки, останцы, общее осветление горизонтов в пределах былой западины, белесые скопления, заклинки) дополняется сплошным либо частичным формированием ореховатой или ореховато-мелкопризматической структуры в диапазоне от 35/45 см до гор. BTcn. В прилегающих «фоновых» участках (из признаков вывалов имеются только заклинки и останцы) темно-серой почвы на этой глубине преобладает копролитово-(зернисто)-мелкокомковатая структура. Предположительно такая структурная переорганизация происходит из-за трещинного оструктуривания заплывшей почвенной массы в западине, после её зарастания. Подобный тип оструктуривания (компрессионно-гидротермическое, свойственное иллювиальным горизонтам) возможен благодаря достаточно высокому содержанию илистой фракции (до 25%), соответственно в более легких элювиальных горизонтах такой трансформации не происходит. С течением времени, по мере проработки почвенной массы дождевыми червями, должна восстанавливаться исходная изометричная копрогенная структура.

Бесструктурные морфоны в (гумусово-)элювиальных горизонтах. В ряде стандартных разрезов отмечались участки (до десятков сантиметров) с заплывшим строением гумусово-элювиальных горизонтов, иногда дополненные сизоватыми разводами с ржаво-охристой каймой. На этих участках поровое пространство представлено лишь порами по ходам корней. Для гор. AEL и ELa автоморфных почв черневой тайги свойственна копрогенно-мелкокомковатая структура в верхней части горизонтов, в нижней части эта структура подвергается уплотнению и развивается плитовидная делимость, лучше выраженная под темнохвойными парцеллами. Слитное сложение не характерно. Оно возникает при заплывании и структурной дезорганизации горизонта из-за оглеения в ветровальных западинах. Такие участки сохраняются достаточно длительное время, так как в исследованных случаях на поверхности следы западин не обнаруживались.

Останцовый тип перехода от текстурных горизонтов к (гумусово-) элювиальным или остаточно-гумусовым иллювиально-трансформированным горизонтам (рис. 1, *З*). Рассматривается в работах А.И. Гоголева, В.О. Таргульяна [11], В.Д. Тонконогова [12] и связан с географическими особенностями деградации текстурной толщи. Представляет собой модификацию субэлювиального горизонта, когда в осветленный и облегченный материал элювиального горизонта включены более тяжелые и плотные бурокрашенные островные фрагменты (останцы) материала текстурного горизонта. Формирование останцов нами связывается с включением обломков текстурного горизонта, вынесенных вывалом, в массу осветленных горизонтов при заполнении западины вывала [1]. Интересно, что в работе А.И. Гоголева и В.О. Таргульяна [11] останцовый тип перехода описан в лесной подзолисто-красноземной почве Западной Грузии, которая потенциально подвержена влиянию ветровалов, в то время как в глее-солоди подового понижения юга Украины и подбеле (лесная почва, но из-за выраженных глеевых явлений в гор. A2n корневые системы приповерхностные) юга Дальнего Востока тип перехода фронтальный.

Анализ элементного состава на микроанализаторе (приставка Quantax 70 к SEM Hitachi TM3000) показал, что в нижних частях гумусово-элювиальных и остаточно-гумусовых горизонтов к останцам зачастую приурочены области накопления гидроксидов железа. Останцы благодаря большему содержанию илистой фракции выступают зонами, вокруг которых формируются железистые примазки. Изучение 21 образца показало, что в ожелезненных останцах в среднем в 1,5 раза больше содержание железа, чем во внутрипедной массе. Останцы без хроматических признаков ожелезнения имеют содержание железа, приблизительно равное внутрипедной массе. В сравнении с почвообразующей породой железа в останцах больше в 1,2–1,6 раза. Несмотря на значительные различия степени оподзоленности светло-серой и темно-серой почв на траншее Тр12-2 рисунки распределения останцов и уровни накопления в них железа схожи. Всё это свидетельствует о том, что в современных условиях в нижней части элювиированных горизонтов останцы не разрушаются элювиальными процессами, имеют иной, не остаточно-элювиальный генезис либо же сформировались в иные периоды. Однако последнее маловероятно, так как подзолистый процесс в исследуемом районе активизировался во второй половине суббореального периода (по датировкам вторых гумусовых горизонтов не ранее 3400–4000 лет назад, а скорее, еще позже, учитывая кумулятивный возраст гуминовых кислот второй фракции). Климатические условия с того времени если и менялись, то в сторону увеличения количества осадков, о чем свидетельствует увеличение к субатлантическому периоду доли пихты в споро-пыльцевом спектре торфяника в 30 км от места заложения траншей [13]. Поэтому предполагать, что останцы унаследованы от эпох более интенсивного подзолообразования, нет оснований. Отметим, что сказанное относится лишь к тем останцам, которые «прижаты» к текстурному горизонту, залегающие же в верхней части гумусово-элювиального горизонта несут признаки осветления, обезыливания (от 0 до 35–45 см). На территории исследований в тальвегах ложбин встречаются темно-серые почвы, в которых максимум содержания илистой фракции приурочен не к текстурному горизонту, а к остаточно-гумусовому иллювиально-трансформированному. Но и в этих случаях обнаруживаются останцы, т.е. механизм их формирования действует даже в тех условиях, когда элювиальный процесс не диагностируется, а следовательно, происхождение их, вероятнее всего, связано с ветровальными турбациями, а у самых мелких – с деятельностью дождевых червей.

Топография верхней поверхности текстурного горизонта, волнисто-заклинчатая форма границы. Форму поверхности в мезомасштабе ($n*10^0 \div n*10^1$, где $1 \leq n \leq 10$) можно охарактеризовать как заклинчато-западинную, имеющую генезис, связанный с воздействием корневых систем, которые при вывалах вырывают из текстурного горизонта налипшие на корни комки. В условиях лучшего дренажа и более глубокого проникновения корневых систем средние глубины поверхности горизонта BT больше на

15–20 см, а заклинки (лунки) глубже, чем в почвах с признаками поверхностного переувлажнения. Съемка формы верхней границы текстурного горизонта на срезе траншеи показала не только заклинки, но и ветровальные западины, сохраняющиеся от наиболее глубоких вывалов, затрагивающих текстурный горизонт.

Изменение гранулометрического состава при вывалах. Анализ строения изученных почв показал, что ветровальные полиморфоны-котлы в сравнении с вмещающими горизонтами имеют более высокую степень осветления. К глубоким полиморфонам-котлам приурочены области усечения остаточно-гумусовых горизонтов, или горизонтов с признаками остаточной гумусированности. Так, в серой почве (траншея Тр12-2) области с усеченным остаточно-гумусированным горизонтом приурочены к участкам с большей глубиной текстурного горизонта. Сохранившиеся фрагменты остаточно-гумусированного горизонта примыкают к участкам с меньшей глубиной залегания текстурного горизонта («холмики»). Это подтверждает роль вывалов в углублении гумусово-элювиальных горизонтов за счет разрушения текстурного и остаточно-гумусированного.

Анализ гранулометрического состава стенок траншей показал, что в дерново-подзолистых, светло-серых и серых почвах происходит уменьшение содержание илистой фракции как по средним образцам в полиморфонах-котлах (сравнение с «фоном»), так и в отдельных морфемах («глазки», «черточки» – сравнение с вмещающей массой). Это свидетельствует о том, что в черневой тайге вывалы могут усиливать обезыленность материала в пределах глубины педотурбации. Однако на отдельных глубинах полиморфона-котла в темно-серой почве обнаружено утяжеление гранулометрического состава в сравнении с фоном. Это связано с переносом более тяжелого по гранулометрическому составу остаточно-гумусового и обломков текстурного при турбации, однако даже в таких местах отмечены участки с отмытым и осветленным материалом – белесовато-серые плавающие комки, пылеватые «глазки» и «черточки». В текстурных горизонтах залегающих ниже полиморфонов-котлов обнаружено усиление выраженности иллювиального максимума содержания илистой фракции в сравнении с прилегающими фоновыми участками, что можно объяснить активизацией лессиважа при ветровале. Подобный эффект наблюдался нами в дерново-подзолистой остаточно-гумусовой почве южной тайги Васюганской равнины, где в текстурном горизонте под ветровальной западиной, уничтожившей остаточно-гумусовый горизонт, сформировался линзовидной формы полиморфон, отличающийся от прилегающих областей текстурного горизонта значительно большей выраженностью гумусово-глинистых кутан.

Эволюция почв элювиального ряда южной тайги Западной Сибири в субатлантическом периоде голоцена характеризуется усилением выраженности в почвах признаков подзолистого процесса и увеличением доли почв в почвенном покрове с деградировавшим остаточно-гумусовым горизонтом.

Дерново-подзолистые почвы, как наиболее продвинутые в отношении процессов, «стирающих» остаточно-гумусовый горизонт, приурочены к наиболее дренируемым придолинным участкам, по микрорельефу занимая выпуклые позиции [14]. Аналогичные закономерности характерны и для северной экотональной части ареала черневой тайги Томь-Яйского междуречья. В изученных микрокатенах от микроводоразделов через склоны ложбин к их тальвегам эволюционно происходит «отступление» почв с остаточно-гумусовыми горизонтами от бортов к центрам ложбин. Об этом свидетельствуют многократные находки в текстурных горизонтах светло-серых и дерново-подзолистых почв микроводоразделов темно- или серогумусовых морфонов, по содержанию илистой фракции практически не отличающихся от вмещающей массы. При этом в элювиальных горизонтах почв с находками следы былых темных и обогащенных илом гумусовых горизонтов слабо выражены и прижаты к текстурному горизонту. Как показали полученные при изучении траншей данные, процесс эволюционного «отступления» остаточно-гумусовых горизонтов (для которых характерно и большее содержание илистой фракции) может ускоряться при активизации ветровального морфогенеза. Он приводит к усилению обезыливания, перемещению более осветленных верхних горизонтов вглубь профиля, формированию белесых морфонов и морфем, которые в дальнейшем биотурбационными процессами включаются во вмещающую массу, приводя к общему уменьшению содержания илистой фракции осветленных горизонтов.

Заключение

Проведенные исследования показали, что в морфогенезе почв черневой тайги значительная роль принадлежит ветровальным педотурбациям, в результате которых в фоновых почвах формируется парагенетический комплекс ветровальных признаков, которые и были описаны в статье для основных компонентов почвенного покрова черневой тайги (дерново-подзолистые, светло-серые, серые и темно-серые почвы) предгорных ландшафтов. Описаны следующие признаки: полиморфоны-котлы в надтекстурных горизонтах; разномасштабная морфемно-морфонная мозаика (плавающие комки в (гумусово-)элювиальных горизонтах, морфемная мозаика внутрипедной массы в нижней части (гумусово-)элювиальных горизонтов); BEL–BTel горизонты; пластинчатые древесные угли; морфоны на месте выдернутых корней в верхней части текстурных горизонтов («корневые заклинки»); ржаво-охристые и сизоватые пятна на границе с текстурным горизонтом; отмытый белесоватый пылеватый материал в порах; ореховатая структура «вторых гумусовых горизонтов»; бесструктурные морфоны (гумусово-) элювиальных горизонтов; останцовый тип перехода от (гумусово-)элювиальных или «вторых гумусовых» к текстурным горизонтам; лунковидно-западинная форма верхней границы текстурного горизонта; гранулометрический профиль почв. Перечисленные ветровальные признаки в то же время формируют часть почвенных свойств, которые традиционно описываются как специфические для почв черневых экосистем (глубокая оподзоленность, относительно ровная нижняя граница элювиальных горизонтов, останцовый тип субэлювиального горизонта, пространственная монотонность свойств ведущих компонентов почвенного покрова – дерново-подзолистых и светло-серых почв). Наилучшую выраженность ветровальные признаки имеют в серых почвах, которые образуют переходы между светло-серыми и дерново-подзолистыми почвами. Это связано с наличием в профиле почв наиболее контрастных морфонов (от EL до AU и BT). Серые остаточно-гумусовые иллювиально-трансформированные почвы являются эволюционным переходом от темно-серых остаточно-гумусовых иллювиально-трансформированных к светло-серым остаточно-гумусированным почвам. Глубокие ветровалы усиливают контрастность границ между компонентами почвенного покрова, способствуют формированию спорадически-пятнистых ЭПА, приводят к осветлению почвенной массы, углубляют верхнюю границу текстурного горизонта и приводят к усечению верхних границ остаточно-гумусовых горизонтов, тем самым ускоряя превращение серых почв в светло-серые.

Литература

1. *Бобровский М.В.* Лесные почвы Европейской России. М. : Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 359 с.
2. *Šamonil P., Král K., Hort L.* The role of tree uprooting in soil formation: A critical literature review // Geoderma. 2010. Vol. 157. P. 65–79.
3. *Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. М. : Лесн. пром., 1983. 192 с.
4. *Васенев И.И., Таргульян В.О.* Ветровал и таежное почвообразование. М. : Наука, 1995. 247 с.
5. *Лойко С.В., Герасько Л.И.* Факторы дифференциации и компонентный состав почвенного покрова таежных экосистем Томь-Яйского междуречья // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2009. № 1(5). С. 63–70.
6. *Лойко С.В.* Закономерности формирования почв и почвенного покрова предгорных ландшафтов Томь-Яйского междуречья : автореф. дис. … канд. биол. наук. Томск, 2012. 22 с.
7. *Бобровский М.В., Лойко С.В., Истигечев Г.И. и др.* Следы ветровалов в темногумусовых почвах заповедника «Калужские засеки» // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2012. № 4 (20). С. 7–20.
8. *Захарченко А.В., Захарченко Н.В.* Опыт трехмерной морфометрии поверхностей почвенных горизонтов в натурных исследованиях // Почвоведение. 2006. № 2. С. 153–160.
9. *Корнблюм Э.А., Михайлов И.С., Ногина Н.А. и др.* Базовые шкалы свойств морфологических элементов почв. М. : Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 1982. 57 с.
10. *Пономаренко Е.В.* Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб. : РБО, 1999. С. 34–57.

11. *Гоголев А.И., Таргульян В.О.* Переходные горизонты почв с глинисто-дифференцированным профилем как результат процессов педогенной дифференциации // Почвоведение. 1994. № 6. С. 5–14.
12. *Тонконогов В.Д.* Автоморфное почвообразование в тундровой и таежной зонах Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин. М. : Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2010. 304 с.
13. *Бляхарчук Т.А.* Послеледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области : дис. … д-ра биол. наук : 03.02.01. Томск, 2010. 514 с.
14. *Караваева Н.А.* О генезисе вторых гумусовых горизонтов в дерново-подзолистых почвах Западной Сибири // Специфика почвообразования в Сибири. Новосибирск : Наука, 1979. С. 60–68.

Поступила в редакцию 05.06.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 20–35

doi: 10.17223/19988591/24/2

Sergey V. Loyko[1], Maxim V. Bobrovsky[2], Tatyana A. Novokreshchennykh[1]

[1] Tomsk State University, Tomsk, Russia
[2] Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Sciences of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russia

INDICATIONS OF WINDFALL MORPHOGENESIS IN SOILS IN THE BLACKISH TAIGA (BY THE EXAMPLE OF THE INTERFLUVE BETWEEN THE TOM' AND THE YAYSK RIVERS)

The study was supported by RFBR (projects Nos. 12-04-31514-mol_a and 11-04-90780-mob_st).

Soils in Blackish taiga are significantly different from soils in other forest regions located in the South of Siberia. The reason of this is traditionally associated with the peculiarities of climate, vegetation, and bedrocks: the superposition of these peculiarities causes specific soil morphogenesis which is described by the normal model and its lateral modifications. However, our research showed that in Blackish taiga tree falls with uprooting (windfalls) play an important role in the soil morphogenesis and a pedoturabtion model can be developed. We have analyzed traces of windfalls in soil profiles in forest without evident windfalls and the structure of the modern windfalls and their distribution in landscape as well. We showed when edificators of Blackish taiga Abies sibirica L. and Populus tremula L. fall with uprooting, they form pits with an average depth of 60 cm that are wide spread in forests undisturbed by man. There is not a major root in the root systems of these trees; the root systems are composed of a set of medium-sized roots that are embedded in the upper part of the argic horizon. This structure leads to windfalls with a flat lower boundary from which the cylinder morphones are separated down up to 30 cm. On the basis of soil trenches and 70 soil profiles we have described the following indicators of windfalls in the soil: contours of windfall pits; multiscale morphological mosaic ("floating lumps" in the elluvial horizons, mosaics of the finest fragments of various horizons distinguishable on the slice of soil aggregates); lamellar wood coal at depths of up to 75 cm; morphones in place *of plucked roots in the upper part of the argic horizons ("root wedges"); gley spots on the border with textured horizon; washed clean whitish powdery material in the pores; nuciform of "the second humus horizons"; unstructured areas in the (humus-)elluvial horizons; residual type of transition from (humus-)elluvial or "secondary humus" horizons to the textural horizons; hole-pits shape of the top border of the argic horizon; particle soil profile; etc. The paper first discusses the irreversible impact of windfalls on the structure of the in excess deep bleached soils and dark humus soils in the Blackish taiga in the interfluve between the Tom' and the Yaysk rivers. We showed that the depths of the old windfalls correspond to the depths of the modern windfalls of Abies sibirica and Populus tremula. We defined that deep windfalls increase the contrast of the boundaries between the soil components. They also contribute to the formation of sporadic-spotted elementary soil areas, lead to a clarification of the soil, deepen the upper boundary of the argic horizon and lead to the truncation of the upper boundaries of the residual humus horizons. Windfalls influence soil evolution by accelerating the underlying trend of soil formation. (Humus-)elluvial horizons with undulating lower bound in the Blackish taiga soils can be figuratively titled as "arable" thickness, and the role of "plow' to give the eversible tree roots.*

Key words: *windfalls; signs of windfalls; Siberian Blackish taiga; texture-differentiated soils.*

Received June 05, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 36–46

УДК 631.417
doi: 10.17223/19988591/24/3

О.А. Некрасова[1], М.И. Дергачева[2]

[1] Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина (г. Екатеринбург)
[2] Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск), Томский государственный университет (г. Томск)

РЕДКОЗЕМЕЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ГУМИНОВЫХ КИСЛОТАХ И ПОЧВАХ АРХЕОЛОГИЧЕСКОГО ПАМЯТНИКА СТЕПНОЕ 7 (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Данные исследования в Уральском федеральном университете поддержаны грантом Правительства РФ, договор № 11.G34.31.0064.

Изучено содержание в гумусовых горизонтах современных почв, палеопочв и культурных слоях редкоземельных элементов лантана, церия, неодима, самария, европия, тербия, иттербия и лютеция. Убывающий ряд среднего содержания элементов един для современных почв и почв и культурных слоев археологического объекта Степное 7 и выглядит следующим образом: Ce > Nd > La > Sm > Yb > Eu > Tb > Lu. Выявлена тенденция их накопления в ряду погребенные палеопочвы → культурные слои → современные фоновые почвы. В препаратах гуминовых кислот (ГК) наибольшее содержание приходится на элементы, аналогичные для почвы. С целью установления вклада ГК в связывание редкоземельных элементов почвами содержание элементов в препаратах было пересчитано на их количество в почве, приходящееся на гуминовые кислоты, с учетом содержания общего органического углерода в почве, доли гуминовых кислот в составе гумуса и содержания углерода в препаратах ГК. Доля микроэлементов, связанных гуминовыми кислотами палеопочв и культурных слоев эпохи средней бронзы, в общем пуле редкоземельных элементов в 3 и более раз ниже, чем в современных выщелоченных черноземах.

Ключевые слова: *редкоземельные элементы; гуминовые кислоты; черноземы; палеопочвы; культурные слои; Южный Урал.*

Введение

Рост масштабов использования в современном промышленном производстве редких элементов, влияние которых на живые организмы недостаточно изучено и может быть непредсказуемым, требует активизации исследований с целью мониторинга их содержания в окружающей среде. Редкоземельные элементы относятся к группе элементов, геохимический статус которых в последнее время начал меняться ввиду их использования в нанотехнологиях, попадания в окружающую среду в составе отходов промышленного производства, тепловой энергетики, а также непосредственно в почву в составе гуминовых препаратов, применение которых с каждым годом существенно увеличивается [1–5]. Вышесказанное позволяет отметить, что в настоящее время для оценки содержания и динамики накопления редкоземельных металлов в почвах и почвенных компонентах требуется сбор данных, характеризующих региональные или локальные территории. Оценке накопления элементов в почвах может способствовать сопоставление данных по их количественному содержанию в современных почвах и в древних аналогах, изъятых из активного функционирования, тем более что по содержанию редкоземельных элементов между разными типами почв отсутствуют резкие различия [6].

Таким образом, состояние изученности проблемы определяет цель настоящей работы: оценить содержание редкоземельных элементов в современных почвах, палеопочвах и культурных слоях эпохи средней бронзы южной лесостепи Зауралья (на примере территории расположения археологического памятника Степное-7) и выявить тенденцию их изменения во времени в последние 4 тыс. лет.

Материалы и методики исследования

Объектами исследования послужили современные фоновые почвы, а также палеопочвы и культурные слои (КС) археологического объекта Степное 7, расположенного на Южном Урале в Челябинской области в Пластовском районе, северо-западнее села Степное. Территория местонахождения памятника Степное 7 приурочена к первой надпойменной террасе левого берега реки Уй, которая в настоящее время является условной границей раздела лесостепной и степной зон Южного Урала [7]. По климатическому районированию местоположение ключевого участка относится к континентальной Западно-Сибирской южной теплой, недостаточно влажной области [8]. Она характеризуется среднегодовой температурой воздуха около +1°С, суммой температур выше 10°С в пределах 1950–2000°С, годовым количеством осадков около 450 мм и превышением над последними испаряемости более чем на 100 мм. Растительный покров южной лесостепи Зауралья, на территории которой расположен археологический памятник, представлен сочетанием березовых, осиново-березовых колков и островных сосновых боров с луговыми и настоящими злаково-разнотравными и петрофитными степями, а также остепненными и пойменными лугами [9]. В целом экологическая ситуация в районе расположения объектов исследования благоприятная из-за отсутствия вредных производств и предприятий, имеющих сверхнормативные выбросы загрязняющих веществ.

Археологические раскопки памятника Степное 7, содержащего различные археологические объекты эпохи средней бронзы, велись Д.Г. Здановичем и Е.В. Куприяновой. Одним из объектов является крупный курганный могильник, состоящий из 56 курганов, другим – укрепленное поселение.

Подкурганные палеопочвы имеют мощность гумусового горизонта, варьирующую в пределах 20–27 см, магнитная восприимчивость почвенной массы которых не превышает $3{,}3\times10^{-6}$ СГСЕ/г, реакция среды лежит в слабощелочной области значений. Содержание общего органического углерода в горизонте [A] составляет в среднем 0,7%, на долю гуминовых кислот приходится 40–45%, фульвокислот – 17–20%, соотношение гуминовых и фульвокислот превышает 2,5, гумус имеет гуматный состав [10], гуминовые кислоты содержат в среднем 52,4% углерода от массы, характеристики их элементного состава соответствуют степным условиям формирования [11].

Укрепленное поселение, в котором в период проживания людей происходило преобразование верхних горизонтов почв в культурный слой, отличается следующими характеристиками: магнитная восприимчивость погребенных культурных слоев поселения мощностью около 10 см изменяется от $2{,}4\times10^{-6}$ до $4{,}4\times10^{-6}$ СГСЕ/г, pH среды варьирует от 6,7 до 7,3, содержание углерода не превышает 0,7%, доля гуминовых кислот составляет около 50%, величина $C_{ГК}$:$C_{ФК}$ имеет значения 2,6–2,7, определяя гуматный состав гумуса. Характеристики состава гуминовых кислот отвечают степному типу почвообразования: содержание углерода составляет в среднем 53,5 масс. %, величина Н:С лежит в пределах 0,7–0,8 [Там же].

Поскольку укрепленное поселение в его поздней фазе было связано с петровским комплексом могильника Степное 7 [12], гумусовые горизонты палеопочвы кургана и культурные слои поселения относятся к близкому времени (3700–3600 л.н.). Культурные слои представляет собой органо-минеральные горизонты степных почв, которые в период функционирования укрепленного поселения испытывали антропогенное воздействие. Впоследствии они, как и палеопочвы, были изолированы и вышли из активного биологического круговорота.

Таким образом, в характеристиках состава погребенных почв и культурных слоев обнаружено много общего: содержание гумуса составляет около 1%, доля гуминовых кислот в нем превышает долю фульвокислот, определяя его гуматный состав, гуминовые кислоты имеют близкий элементный состав, отвечающий степным условиям функционирования.

Профиль современных фоновых почв отмыт от легкорастворимых солей, гипса и карбонатов и по морфологическим признакам соответствует черноземам выщелоченным, имеющим слабощелочную среду и магнитную восприимчивость органоминерального горизонта, изменяющуюся от $2{,}3\times10^{-6}$ до $3{,}5\times10^{-6}$ СГСЕ на 1 г осадка. В гумусовом горизонте в среднем содержится 3,2% органического углерода, около 50% от него приходится на гуминовые кислоты, что превышает количество фульвокислот более чем в 2 раза и обуславливает гуматный тип гумуса. Гуминовые кислоты верхней толщи горизонта [A] почвенного профиля содержат от массы 50,5±3,4% С, 4,2±0,3% Н, 41,5±2,87% О и 3,3±0,3% N.

Почвенные образцы современных фоновых почв (из разреза и прикопок) и органо-аккумулятивных горизонтов палеопочвы и культурных слоев (из зачисток, сделанных на протяжении вскрытого археологического раскопа через каждые 25–50 см) отбирались сплошной колонкой с учетом границ горизонтов каждые 5–10 см. Общий органический углерод определялся методом Тюрина, состав гумуса – по Пономаревой – Плотниковой [13]. Гуминовые кислоты выделялись 0,1н NaOH после предварительного декальцирования почв и осаждением их 2н HCl, с повторным растворением в щелочи и переосаждением [14], т.е. традиционная жесткая очистка препаратов гуминовых кислот 6н HCl или смесью HF и HCl не проводилась. Элементный состав гуминовых кислот определялся в аналитической лаборатории НИОХ СО РАН на автоматических элементных CHN-анализаторах «Hewlett Packard» mod.185 (США) и «Carlo Erba» mod.1106 (Италия) и дублировался классическим методом по Преглю.

Валовое содержание редкоземельных элементов La, Ce, Nd, Sm, Eu, Tb, Yb и Lu в гуминовых кислотах и почвах определялось методом многоэлементного нейтронно-активационного анализа в лаборатории Томского политехнического университета по аттестованным методикам. Достоверность анализа оценивалась по использованию стандартов, в том числе международного стандарта морских отложений ST. Статистическая обработка полученных данных проводилась с помощью программы StatSoft STATISTICA.

Содержание отдельных редкоземельных элементов в препаратах гуминовых кислот было пересчитано с учетом массовых процентов в них углерода, доли их в составе гумуса и содержания в почве общего органического углерода на содержание связанных с гуминовыми кислотами элементов в почве (в мг/кг почвы). Далее этот показатель был соотнесен с содержанием соответствующего элемента во всей почве для определения доли гуминовых кислот в его валовом количестве.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ данных (табл. 1) позволяет отметить, что гумусовые горизонты современных выщелоченных черноземов и палеопочв, а также культурные слои поселения в наибольших количествах, превышающих 7–10 мг/кг, содержат лантан, церий и неодим. В меньших количествах (округленно не превышающих 3 мг/кг) все изученные объекты содержат самарий, европий, тербий, иттербий и лютеций. Следует отметить, что несмотря на принадлежность к редкоземельным элементам, содержание некоторых из них сопоставимо с содержанием в черноземах этого же региона кобальта (La, Nd) и даже меди и свинца (Ce) [15], которые, в отличие от лантаноидов, имеют нормативы содержания в почвах.

Для редкоземельных элементов ПДК в почвах не разработаны. В этом случае при нормировании содержания валовых форм элементов обычно за норму принимается концентрация, не превышающая удвоенный кларк. Сопоставление полученных данных с кларками в литосфере, предложенными А.П. Виноградовым [16] и S.R. Taylor [17], позволяет считать, что изученные современные почвы, палеопочвы и культурные слои лантаноидами не загрязнены (табл. 1).

Таблица 1

Содержание редкоземельных элементов в палеопочвах, современных почвах и культурных слоях, мг/кг

Элемент	Палеопочвы (n = 12)	Культурные слои (n = 6)	Фоновые почвы (n = 3)	Кларк по Виноградову	Кларк по Taylor
La	9,0±1,5 / 7,1–11,2	10,3±3,3 / 8,4–16,9	11,7±2,0 / 9,7–13,6	29	30
Ce	22,7±4,0 / 16,9–27,9	26,3±6,3 / 20,8–37,3	40,7±24,0 / 24,9–68,4	70	60
Nd	11,3±1,9 / 8,4–15,1	12,1±2,3 / 10,2–16,1	13,9±1,8 / 12,1–15,6	37	28
Sm	1,8±0,4 / 1,25–2,76	1,8±0,3 / 1,48–2,18	2,3±0,7 / 1,58–2,99	8	6
Eu	0,55±0,06 / 0,47–0,66	0,57±0,09 / 0,49–0,73	0,61±0,01 / 0,51–0,71	1,3	1,2
Tb	0,22±0,04 / 0,16–0,29	0,24±0,06 / 0,17–0,33	0,26±0,06 / 0,20–0,32	4,3	0,9
Yb	1,06±0,10 / 0,89–1,22	1,08±0,08 / 1,00–1,22	1,24±0,09 / 1,09–1,45	0,33	3
Lu	0,14±0,02 / 0,12–0,17	0,14±0,01 / 0,12–0,15	0,15±0,01 / 0,15–0,16	0,80	0,5

Примечание. В числителе – среднее содержание и стандартное отклонение; в знаменателе – пределы варьирования.

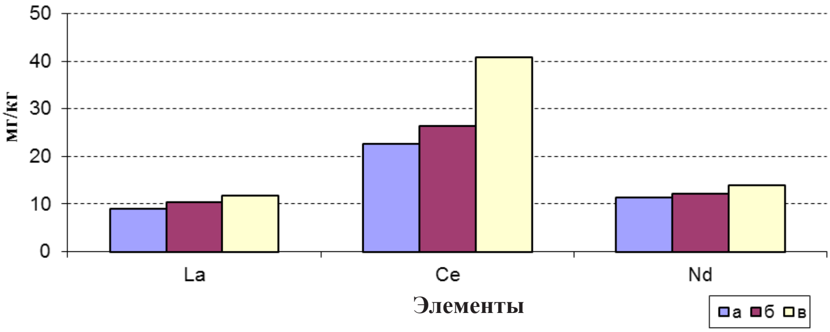
Ряд содержания элементов, составленный по средним данным по мере убывания их количества, для современных почв, палеопочв и культурных слоев совпадает и выглядит следующим образом:

Ce > Nd > La > Sm > Yb > Eu > Tb > Lu.

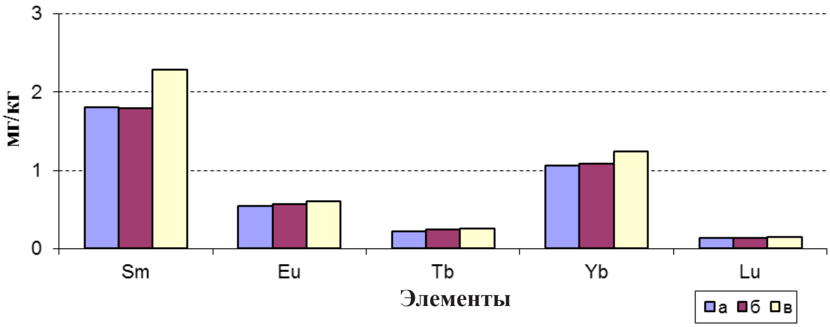
Последовательность из первых четырех элементов соответствует ряду убывания их кларкового числа по Виноградову, а порядок последних четырех элементов совпадает с рядом уменьшения кларков по Тэйлору.

Практически для всех элементов среднее содержание в современной фоновой почве значительно выше, чем в погребенных почвах и культурных слоях, хотя значимые различия с помощью t-критерия Стьюдента для сравниваемых объектов не выявлены ни для одного металла. Тем не менее совершенно четко просматривается тенденция увеличения содержания лантаноидов в современной почве по сравнению с другими объектами (рис. 1).

Как следует из данных анализа содержания лантаноидов в препаратах гуминовых кислот (рис. 2), в наибольших количествах в них, так же как и в почве, представлены церий и лантан, а для ГК культурного слоя и современной почвы ещё и неодим. Среднее содержание самария, европия, тербия, иттербия и лютеция в гуминовых кислотах не превышает 0,5 мг/кг, для палеопочвы это касается и неодима.



А



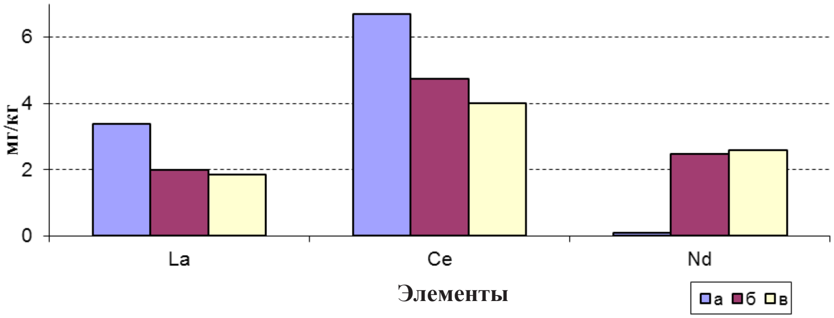
Б

Рис. 1. Среднее содержание редкоземельных элементов в горизонтах [А] подкурганных почв (*а*), культурных слоях (*б*) и гумусовых горизонтов фоновых черноземов выщелоченных (*в*). *А* – для лантана, церия, неодима; *Б* – для самария, европия, тербия, иттербия и лютеция

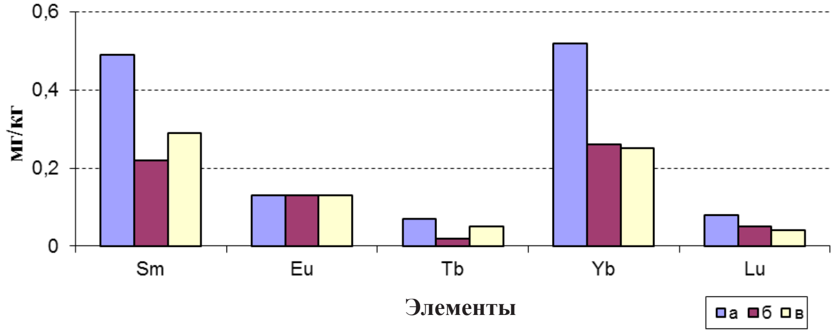
Изученные элементы в современной почве имеют по степени накопления в препаратах гуминовых кислот ряд:

Ce > Nd > La > Sm > Yb > Eu > Tb > Lu.

В культурном слое они образуют следующую последовательность: Ce > Nd > La > Yb > Sm > Eu > Lu > Tb, в палеопочве практически отсутствует неодим, остальные элементы располагаются в таком же порядке. Таким образом, в современной почве изученные редкоземельные элементы имеют отличающийся от других объектов ряд накопления в препаратах гуминовых кислот.



А



Б

Рис. 2. Содержание элементов в гуминовых кислотах подкурганных почв (*а*), культурных слоев (*б*) и фоновых черноземов выщелоченных (*в*). *А* – для лантана, церия, неодима; *Б* – для самария, европия, тербия, иттербия и лютеция

Как было указано выше, содержание элементов в препаратах было пересчитано на их количество в почве, приходящееся на гуминовые кислоты, с целью установления вклада последних в их связывание почвами (табл. 2).

Результаты показали (рис. 3), что наиболее высокие доли всех элементов обнаружены в современных фоновых почвах, наименьшие – в почвах, погребенных под курганами. Суммарный процент всех изученных редкоземельных металлов в гуминовых кислотах составляет по отношению к их содержанию в современной почве 4,03%, в культурном слое – 1,56% и в погребенной палеопочве – 1,28%.

Таким образом, вклад гуминовых кислот современных выщелоченных черноземов в пул редкоземельных элементов в 3–3,5 раза выше по сравнению с таковым для ГК почв и культурных слоев эпохи средней бронзы. Ввиду близости элементного состава гуминовых кислот изучаемых объектов и, следовательно, схожести в соотношении ароматической и алифатической частей (компоновки макромолекулы), потенциальные возможности связывания металлов у них должны быть тоже близки. Это указывает на то, что вклад гуминовых кислот в связывание редкоземельных элементов в последние 3,6–3,7 тыс. лет изменился в сторону увеличения, наблюдается тенденция их накопления гуминовыми кислотами в процессе функционирования системы гумусовых веществ.

Таблица 2

Содержание редкоземельных элементов в гуминовых кислотах почв

$C_{общ.}$, %	% ГК	масс. % С в ГК*	Содержание элементов, пересчитанное на углерод ГК почвы**							
			La	Ce	Nd	Sm	Eu	Tb	Yb	Lu
Палеопочва (n = 16)										
0,58	50,68	52,44	0,018 / 0,20	0,037 / 0,16	≤ 0,0027 / <0,02	0,0029 / 0,16	0,00072 / 0,13	0,00016 / 0,07	0,0027 / 0,25	0,00044 / 0,31
Культурный слой поселения (n = 6)										
0,74	55,08	54,57	0,017 / 0,17	0,040 / 0,15	0,021 / 0,17	0,0018 / 0,32	0,0011 / 0,19	0,00016 / 0,07	0,0021 / 0,19	0,00042 / 0,30
Фоновая почва (n = 5)										
3,18	44,55	50,50	0,052 / 0,45	0,111 / 0,27	0,073 / 0,53	0,0081 / 0,36	0,0036 / 0,59	0,0014 / 0,54	0,007 / 0,56	0,0011 / 0,73

* Среднее значение из 2–5 повторностей.
** В числителе – мг/кг, в знаменателе – % от валового содержания.

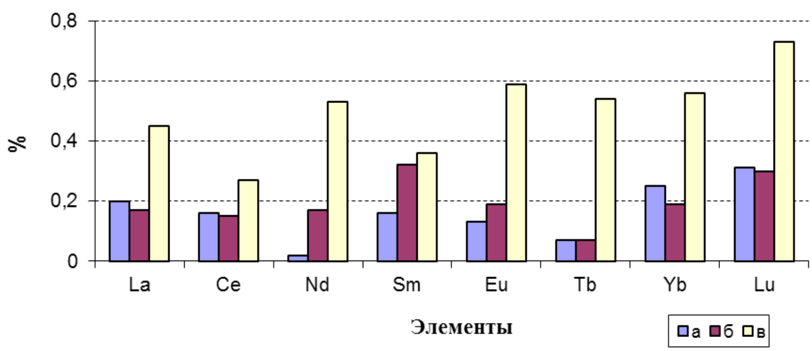


Рис. 3. Доля элементов, связанных с гуминовыми кислотами подкурганных почв (а), культурных слоев (б) и фоновых черноземов выщелоченных (в)

Выводы

Выявлен тренд увеличения содержания большинства редкоземельных элементов в ряду погребенные палеопочвы → культурные слои → современные фоновые почвы, хотя значимые количественные различия между сравниваемыми объектами пока отсутствуют. Изучаемым объектам присущи одинаковые качественные ряды среднего содержания этих элементов.

Наибольшее содержание в препаратах гуминовых кислот имеют те же элементы, что и в почве. Доля микроэлементов, связанных гуминовыми кислотами палеопочв и культурных слоев, в общем пуле редкоземельных элементов в 3 и более раз ниже, чем в современных почвах.

Представленные данные валового содержания лантаноидов в почвах локальной территории, расположенной в лесостепной зоне Южного Урала, могут быть в дальнейшем использованы для мониторинговых исследований на данной территории.

Дальнейшее получение статистически значимых массивов данных для других локальных территорий разных по природным условиям регионов даст возможность оценить вклад гуминовых кислот разных условий формирования в биогеоценотические и глобальные экологические функции почв.

Литература

1. *Алексеенко В.А.* Редкие химические элементы в почвах ландшафтов юга европейской части России // Современные проблемы загрязнения почв : материалы III Междунар. научн. конф. (Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, 24–28 мая 2010 года). М. : МГУ, 2010. С. 20–21.
2. *Алексеенко В.А.* Редкие химические элементы в почвах населенных пунктов // Тяжелые металлы и радионуклиды в окружающей среде : материалы VII Междунар. научно-практ. конф. (Семипалатинский гос. педагогический институт, 4–8 октября 2012 года). Семипалатинск : Семей, 2012. Т. 1. С. 28–34.
3. *Водяницкий Ю.Н.* Геохимическое фракционирование лантанидов в почвах и горных породах (обзор литературы) // Почвоведение. 2012. № 1. С. 69–81.
4. *Безуглова О.С.* Удобрения и стимуляторы роста. Ростов н/Д : Феникс, 2002. 320 с.
5. *Безуглова О.С.* Гуминовые вещества в биосфере. Ростов н/Д : Феникс, 2009. 121 с.
6. К*абата-Пендиас А., Пендиас Х.* Микроэлементы в почвах и растениях. М. : Мир, 1989. 439 с.
7. *Макунина А.А.* Ландшафты Урала. М. : МГУ, 1974. 159 с.
8. *Национальный* атлас России. Природа и экология. М. : АСТ, Астрель, Роскартография. Т. 2. 496 с.
9. *Куликов П.В.* Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург : УрО РАН, 2010. 969 с.
10. *Некрасова О.А.* Состав гумуса погребенных почв археологического памятника Степное-7 (Южный Урал) // Материалы V Всероссийского съезда почвоведов им. В.В. Докучаева, 18–23 августа 2008 г. Ростов н/Д : Ростиздат, 2008. С. 333.
11. *Дергачева М.И., Некрасова О.А., Оконешникова М.В. и др.* Соотношение элементов в гуминовых кислотах как источник информации о природной среде формирования почв // Сибирский экологический журнал. 2012. № 5. С. 667–676.
12. *Зданович Г.Б., Батанина И.М.* Аркаим – Страна городов: Пространство и образы (Аркаим: горизонты исследований). Челябинск : Изд-во Крокус ; Юж.-Урал. кн. изд-во. 2007. 260 с.

13. *Пономарева В.В., Плотникова Т.А.* Методика и некоторые результаты фракционирования гумуса черноземов // Почвоведение. 1968. № 11. С. 104–117.
14. *Дергачева М.И., Некрасова О.А., Лаврик Н.Л.* Гуминовые кислоты современных почв Южного Урала. Препринт. Новосибирск. 2002. 24 с.
15. *Некрасова О.А., Дергачева М.И.* Содержание микроэлементов в черноземах обыкновенных и их гуминовых кислотах // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2011. № 4 (16). С. 7–16.
16. *Виноградов А.П.* Средние содержания химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры // Геохимия. 1962. № 7. С. 555–571.
17. *Taylor S.R.* Abundance of chemical elements in the continental crust – a new table // Geochimica et Cosmochimica Acta. 1964. Vol. 28. P. 1273–1285.

Поступила в редакцию 15.04.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 36–46

doi: 10.17223/19988591/24/3

Olga A. Nekrasova[1], Maria I. Dergacheva[2, 3]

[1] Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Ekaterinburg, Russia
[2] Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[3] Tomsk State University, Tomsk, Russia

RARE EARTH ELEMENTS IN HUMIC ACIDS AND SOILS OF THE ARCHAEOLOGICAL SITE STEPNOE 7 (SOUTHERN URALS)

The growth of rare elements used in modern industrial production requires research activation with a view to their monitoring and regulation. The comparison of trace elements content in modern soils with ancient analogues withdrawn from active functioning, can help to assess the accumulation of elements in soils of the date hereof. Modern background soil, as well as paleosols and cultural layers of the archaeological site Stepnoe 7 of Bronze epoch, located in the Southern Urals in Chelyabinsk region are the objects of the study. Profile of modern soil background in morphology corresponds to leached chernozems, has a slightly alkaline environment and the magnetic susceptibility of organic-horizon 2.3–3.5×10^{-6} CGSE per/g of sediment. The humus horizon contains on average 3.2% of organic carbon, about 50% of it is humic acids, which exceeds the number of fulvic acids in more than 2 times and causes humate type of humus. Humic acids of the A horizons upper thickness of the soil profile contains 50.5 ± 3.4% C, 4.2 ± 0.3% H, 41.5 ± 2.87% O and 3.3 ± 0.3% N from mass. Buried soils and cultural layers have similar characteristics: the humus content is about 1%, it is characterized by humate composition, and the elemental composition of humic acids corresponds to steppe conditions of their functioning. Humic acids were allocated from 0.1n NaOH extracts after preliminary decalcification by their sedimentation 2n HCl, with the subsequent dissolution in alkali and resedimentation. The total content of rare earth elements in humic acids and soils was determined by multi-element neutron activation analysis in the laboratory of Tomsk Polytechnic University.

A comparison of the content of rare earth elements in modern soils, paleosols and cultural layers with Clark in the lithosphere allows us to consider them non-contaminated lanthanides. Waning row of average element content is the same for all objects *under study and looks as follows: Ce> Nd> La> Sm> Yb> Eu> Tb> Lu. However, for almost all of the elements the average content in the modern background soil is much higher than in the buried soils and cultural layers, although significant differences using the Student's t-test for the objects being compared are not identified for any metal. In order to establish the contribution of HA in the binding of rare earth element content of soils, the contents of elements in the preparations were recalculated to their number in the soil, per humic acid. The content of total organic carbon in the soil, the share of humic acids in the humus composition and carbon content in HA preparations were taken into account. The total percentage of all studied rare-earth metals in humic acids in relation to their content is 4/03% in the modern soil, 1.56% in the cultural layers and 1.28% in the buried paleosols.*

Thus, it clearly shows a tendency of increasing the content of rare earth elements in modern southern forest-steppe soil of Zauralye in the last four thousand years. The share of trace elements associated with humic acids of modern soils in the total pool of rare earth elements of more than 3 times higher than in paleosols and cultural layers.

Keywords: rare earth elements; humic acids; chernozems; paleosols; cultural layers; Southern Urals.

Received April 15, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 47–66

БОТАНИКА

УДК 635.92 (571.16)
doi: 10.17223/19988591/24/4

Т.Э. Куклина, И.Е. Мерзлякова

Томский государственный университет (г. Томск)

АССОРТИМЕНТ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ В ОЗЕЛЕНЕНИИ г. ТОМСКА

Приведены результаты многолетнего изучения видового разнообразия древесных растений, используемых в озеленении г. Томска. Проанализированы тенденции изменения используемого ассортимента за период с 2000 по 2012 г., данные о встречаемости, распространении на объектах озеленения и характере использования 135 видов, форм и сортов древесных растений. Изучены таксономический и биоморфологический составы, ареалы естественного и искусственного произрастания выявленных растений, а также их практическая ценность. Выявлены особенности, характерные для озеленения г. Томска: достаточно широкий ассортимент, преобладание в используемом ассортименте нескольких видов, большой удельный вес растений местной флоры, использование в озеленении школ, придомовых полос растений, дающих съедобные плоды, единичные случаи вертикального озеленения с использованием древесных лиан, редкое использование декоративных форм и сортов, выращивание и посадка березы без разделения на виды, сокращение насаждений тополя бальзамического за счет сноса старых экземпляров. Показаны пути расширения сложившегося ассортимента древесных растений в озеленении г. Томска в настоящее время.

Ключевые слова: *древесные растения; ассортимент; анализ; озеленение.*

Введение

Многочисленные исследования, проведенные в разных городах [1–15], показали, что ассортименты древесных видов, рекомендованные для озеленения ботаническими садами, лишь частично совпадают с реально существующими. Чаще используемый ассортимент уступает рекомендованному, однако бывает, что в озеленении утверждаются виды, отсутствующие в предложениях специалистов [14]. Отмечены случаи использования в озеленении видов, не входящих даже в коллекции интродукционных учреждений [11]. Как правило, основная причина – состояние и возможности городских декоративных питомников [2–5, 16]. Кроме того, и сам Сибирский ботанический сад (СибБС) на протяжении десятков лет поставляет в озеленение виды и культивары, отсутствующие в рекомендованном ассортименте [14].

Целью данной работы является изучение ассортимента древесных растений, используемых в озеленении г. Томска, анализ его структуры, динамики, возможностей его расширения.

Материалы и методики исследования

В Томске изучение видового разнообразия древесных растений проводилось в период с 2003 по 2008 г. (сначала в 2000–2003 гг., затем списки уточнялись в 2008–2009 гг.). Объектом исследований являлись древесные растения внутригородских насаждений г. Томска. Видовая принадлежность растений определялась на месте, при необходимости собирался гербарий. Были обследованы внутригородские объекты озеленения различных категорий и типов в четырех административных районах города. Сведения о структуре и площади объектов озеленения общего пользования г. Томска получены в Департаменте природных ресурсов и охраны окружающей среды Томской области. Кроме того, обследовалось приблизительно пропорциональное количество объектов озеленения ограниченного пользования (территории школ, детских дошкольных, лечебных, культовых учреждений, придомовые полосы, дворы и т.д.) и специального назначения (насаждения улиц и магистралей, защитные насаждения и т.д.). При этом определялись: встречаемость видов (часто (на 50 и более обследованных объектах), обычно (на 10–49), редко (на 9 и менее)) [1, 6] и тип посадок (М – массивы, Г – группы, Е – единичные посадки (солитеры), РП – рядовые посадки, ЖИ – живые изгороди).

Основные результаты изучения дендрологической структуры внутригородских насаждений (соотношение местных и интродуцированных видов, характер размещения, встречаемость и удельный вес каждого таксона), а также сравнения полученных списков с конспектом флоры г. Томска [17], рекомендациями СибБС разных лет и ассортиментом древесных растений, выращиваемых в основных источниках посадочного материала – питомнике декоративных и плодово-ягодных культур ОАО «Томскзеленстрой» и СибБС, получены и частично опубликованы в 2004–2010 гг. [7, 16, 14]. Была проанализирована динамика используемого ассортимента за семь лет по данным обследования насаждений и за прошлые годы по публикациям сотрудников СибБС, а также высказаны предположения о возможных изменениях ассортимента в будущем [14]. В 2011–2012 гг. списки вновь уточнялись. Данным исследованием не были охвачены частные сады (городские и пригородные), в которых давно и успешно культивируются многие редкие растения, а также коллекционные участки Заповедного парка СибБС, сад Шкроева, Игуменский парк. Названия видов приводятся по Т.Н. Встовской, И.Ю. Коропачинскому [18, 19]; для ряда видов в скобках даны наиболее часто упоминаемые синонимы. Названия декоративных форм и культиваров взяты в основном из работ A. Rehder [20], L.H. Bailey [21], А.И. Колесникова [22, 23], А.П. Царева [24], Т.Н. Встовской, И.Ю. Коропачинского [18], В.Т. Бакулина и др. [25], а также из материалов СибБС.

Результаты исследования и их обсуждение

Всего на территории г. Томска установлено 135 видов, форм и сортов древесных растений, используемых в озеленении. Выявленные виды и сорта относятся к 57 родам и 25 семействам (таблица).

Наибольшее число таксонов зарегистрировано в семействах *Rosaceae* (36 видов и 6 форм), *Salicaceae* (13 и 8), меньше – в семействах *Oleaceae* (7 и 3), *Pinaceae* (6 и 1), *Betulaceae* (6 и 1), *Berberidaceae* (3 и 2), *Caprifoliaceae* (5), *Aceraceae* (4 и 1), *Grossulariaceae* (5), *Fabaceae* (4), *Cupressaceae* (2 и 2), *Cornaceae* (1 и 3), более половины (13 семейств) представлено 1–3 таксонами.

Среди зарегистрированных на объектах озеленения г. Томска растений преобладают кустарники (60 видов и 18 форм и сортов; 57,8%), деревья составляют 37% (42 вида и 8 сортов), полукустарники представлены 5 видами (3,7%), лианы – 1 видом и 1 сортом (1,5%).

При анализе ареалов естественного произрастания встреченных нами растений были выявлены следующие закономерности: наиболее представлены евразиатские виды (37, или 27,4%), в меньшей степени – азиатские (16, или 11,85%), североамериканские (15, или 11,1%), дальневосточные (13, или 9,63%), европейские (11, или 8,15%). 28 сортов и форм (20,7%) растений встречены нами только в культуре, поэтому мы отнесли их в группу растений с искусственным типом ареала.

Кроме декоративных качеств, исследованные нами виды растений представляют несомненный интерес и с практической точки зрения. Наиболее многочисленными являются группы медоносных растений (79 видов), лекарственных (71 вид), технических (66 видов), менее представлены пищевые (39 видов) и кормовые растения – 31 вид.

Уточнение списка в 2011–2012 гг. показало, что предположение о расширении ассортимента в основном за счет растений из группы встречающихся «редко» (преимущественно кустарников) оказалось верным (таблица). Однако данная группа является весьма изменчивой, так как в ее составе значительная часть видов и сортов представлена одним-двумя экземплярами: некоторые виды (*Miricaria bracteata* Royle, *Spiraea pachystachys* Zbl. и др.) за последние годы исчезли из озеленения, другие появились (*Swida alba* ‘Spaethii’, *Berberis thunbergii* ‘Atropurpurea’, *Pinus mugo* Turra и др.). Большинство редких видов и сортов обнаружено в городских скверах, на озелененных участках общественных зданий, в школьных дендрариях.

Древесные растения в озеленении г. Томска

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Арония черноплодная *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott	К	И	Р	Е, Г, ЖИ	Л, О	*Rosaceae*	Сев. Америка
Барбарис амурский *Berberis amurensis* Maxim.	К	И	Р	Е	О	*Berberida-ceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Барбарис падуболистный (Магония падуболистная) *Berberis aquifolium* Lindl. (*Mahonia aquifolium* Nutt.)	Квз (пвз)	И	Р	Г	К	*Berberida-ceae*	Сев. Америка
Барбарис Тунберга ‘Темнопурпуровый’ *Berberis thunbergii* ‘Atropurpurea’	К	И	Р	ЖИ	Л	*Berberida-ceae*	В культуре
Барбарис обыкновенный *Berberis vulgaris* L.	К	И	Р	Е, Г, ЖИ	С, К	*Berberida-ceae*	Европа
Барбарис обыкновенный ‘Темнопурпуровый’ *Berberis vulgaris* ‘Atropurpurea’	К	И	Р	ЖИ	С	*Berberida-ceae*	В культуре
Бархат амурский *Phellodendron amurense* Rupr.	Д	И	Р	Е	К	*Rutaceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Береза повислая *Betula pendula* Roth	Д	М	Ч	Е, Г, РП, М, СВ	К, С, Л, О	*Betulaceae*	Евразия
Береза пушистая (Б. белая) *Betula pubescens* Ehrh. (*B. alba* L.)	Д	М	Ч	Е, Г, РП, М, СВ	К, С, Л, О	*Betulaceae*	Европа, Сибирь, Ср. Азия
Береза ребристая, желтая *Betula costata* Trautv.	Д	И	Р	Г	К	*Betulaceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Бересклет европейский *Euonymus europea* L.	К	И	Р	Г	С	*Celastra-ceae*	Европа, Малая Азия
Боярышник зеленомясый (Б. Шредера) *Crataegus chlorosarca* Max-im. (*C. schroederi* Koehne)	Д	И	Р	Е, Г	К, О	*Rosaceae*	РД. Восток, Япония

Продолжение табл.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Боярышник кроваво-красный (Б. алтайский) *Crataegus sanguinea* Pall. (*C. altaica* Lange)	Д	М	О	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Европа, Сибирь, Ср. Азия, Зарубежная Азия
Боярышник Максимовича *Crataegus Maximowiiczii* C.K. Schneid.	Д	И	Р	Е	К	*Rosaceae*	Вост. Сибирь, Ср. Азия, Зарубежная Азия
Боярышник перистонадрезанный *Crataegus pinnatifida* Bunge	Д	И	Р	ЖИ	К	*Rosaceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Бузина кистистая, обыкновенная (Б. сибирская) *Sambucus racemosa* L. (*S. sibirica* L.)	К	И	Р	Е, Г	К, С	*Sambucaceae*	Евразия, Сев. Америка
Груша уссурийская *Pyrus ussuriensis* Maxim.	Д	И	Р	Е, Г, ЖИ	К, О	*Rosaceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Дрок красильный *Genista tinctoria* L.	ПК	И	Р	Г	О	*Fabaceae*	Европа, Зап. Сибирь
Дуб летний (Д. черешчатый) *Quercus robur* L.	Д	И	Р	Е, Г	С, К, О	*Fagaceae*	Европа
Душекия кустарниковая *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar	К	М	Р	Е	К	*Betulaceae*	Евразия, Сев. Америка
Ежевика сизая *Rubus caesius* L.	ПК вщ	М	Р	Е	О	*Rosaceae*	Европа, Зап. Сибирь, Ср. и Зарубежная Азия
Ель колючая ‘Сизая’ *Picea pungens* ‘Glauca’	Д	И	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Pinaceae*	В культуре
Ель сибирская *Picea obovata* Ledeb.	Д	М	О	Е, Г, РП, ЖИ	К, С, Л, О	*Pinaceae*	Евразия

Продолжение табл.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Жестер уссурийский *Rhamnus ussuriensis* Ja. Vassil.	К	И	Р	Г	К	*Rhamnaceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Жимолость обыкновенная *Lonicera xylosteum* L.	К	М	Р	Е, Г	К, О	*Caprifoliaceae*	Европа, Сибирь
Жимолость сизая *Lonicera dioica* L.	Л	И	Р	Г	К	*Caprifoliaceae*	Сев. Америка
Жимолость татарская *Lonicera tatarica* L.	К	М	О	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Caprifoliaceae*	Сибирь, Европа, Ср. Азия, Китай
Жимолость черная *Lonicera nigra* L.	К	И	Р	Г	К	*Caprifoliaceae*	Европа
Ива белая ‘Любимица Рузских’	Д	И	Р	Г	К, С	*Salicaceae*	В культуре
Ива белая ‘Серебристая’ (И. б. ‘Прекрасная’) *Salix alba* ‘Argentea’ (*S. a.* ‘Splendens’)	Д	М	О	Е, Г, РП, М	К, С, Л, О	*Salicaceae*	В культуре
Ива грушанколистная *Salix pyrolifolia* Ledeb.	Д	М	Р	Г	К, С	*Salicaceae*	Евразия
Ива ‘Извилистая’ *Salix sp.* (В. Шабуров)*	Д	И	Р	Е	С	*Salicaceae*	В культуре
Ива козья *Salix caprea* L.	**К**	М	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Salicaceae*	Евразия
Ива Ледебура ‘Плакучая’ *Salix ledebouriana* ‘Pendula’ (*Salix ledebouriana* f. *kuraika* nom. nov.)	К	И	Р	Е	К, С	*Salicaceae*	В культуре
Ива ломкая *Salix fragilis* L. ♂	Д	И	О	Е, Г, РП	К, С, Л, О	*Salicaceae*	Европа, Малая Азия
Ива мелкосережчатая ´ Ива тонколистная *Salix microstachya* Turcz. Ex Trautv.´ *Salix tenuifolia* Turcz. ex E. Wolf	К	И	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Salicaceae*	В культуре
Ива пепельно-серая *Salix cinerea* L.	К	М	Р	Е	О	*Salicaceae*	Европа, Сибирь

Продолжение табл.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Ива прутовидная (И. русская) *Salix viminalis* L. (S. rossica Nas. p. p.)	**К**	М	О	Е, Г	К, С, Л, О	*Salicaceae*	Евразия
Ива пятитычинковая *Salix pentandra* L.	**К**	М	Р	Е	Л	*Salicaceae*	Европа, Сибирь, Ср. Азия
Ива трехтычинковая *Saliz triandra* L.	**Д**	М	Р	Е, Г	К, С	*Salicaceae*	Евразия
Ива Шверина Salix schwerinii E. Wolf	К	И	Р	Е	К	*Salicaceae*	Вост. Сибирь, РД. Восток, Зарубежная Азия
Ирга ольхолистная (И. обильноцветущая) *Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt. (*A. florida* Lindl.)	К	И	Р	Е, Г, ЖИ	К, С	*Rosaceae*	Сев. Америка
Ильм гладкий *Ulmus laevis* Pall.	Д	И	О	Е, Г, РП, СВ	К, С, Л, О	*Ulmaceae*	Европа, Зап. Сибирь
Ильм голый (И. шершавый) *Ulmus glabra* Huds. (*U. scabra* Mill.)	Д	И	Р	Е	К	*Ulmaceae*	Европа
Ильм приземистый, низкий *Ulmus pumila* L.	**Д**	И	Р	Е, Г, РП	К, Л, О	*Ulmaceae*	Вост. Сибирь, РД. Восток, Зарубежная Азия
Калина обыкновенная *Viburnum opulus* L.	К	М	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Viburnaceae*	Европа, Сибирь, Ср. и Малая Азия, Африка
Карагана древовидная *Caragana arborescens* Lam.	К	М	О	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Fabaceae*	Сибирь, Монголия
Карагана кустарниковая *Caragana frutex* (L.) C. Koch	К	М	Р	Е, Г	К, С, Л	*Fabaceae*	Европа, Сибирь, Ср. Азия, Монголия

Продолжение табл.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Кедр сибирский *Pinus sibirica* Du Tour	Д	М	О	Е, Г, РП	К, С, Л, О	*Pinaceae*	Евразия
Кизильник блестящий *Cotoneaster lucidus* Schlecht.	К	И	Р	Е, Г	К, О	*Rosaceae*	Восточная Сибирь
Кизильник черноплодный *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. Et Blytt (*C. integerrimus* Medik.)	К	М	Р	Г	К	*Rosaceae*	Евразия
Клен гиннала (приречный) *Acer ginnala* Maxim.	**Д**	И	О	Е, Г, РП	К, С, Л, О	*Aceraceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Клен остролистный *Acer platanoides* L.	**К**	И	Р	Е	К	*Aceraceae*	Европа, Малая Азия
Клен татарский *Acer tataricum* L.	Д	И	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Aceraceae*	Европа, Малая Азия
Клен ясенелистный *Acer negundo* L.	Д	И	Ч	Е, Г, М, СВ	К, С, Л, О	*Aceraceae*	Сев. Америка
Клен ясенелистный ‘Золотистый’ *Acer negundo* ‘Auratum’	Д	И	Р	Е	К	*Aceraceae*	В культуре
Крушина ольховидная, ломкая *Frangula alnus* Mill. (Rhamnus frangula L.)	К	М	Р	Г, ЖИ	Л, С	*Rhamnaceae*	Европа, Сибирь, Ср. и Малая Азия, Китай
Крыжовник игольчатый *Grossularia acicularis* Spach.	К	И	Р	Г	Л, С	*Grossulaiaceae*	Сибирь, Ср. Азия, Китай, Монголия
Курильский чай даурский *Pentaphylloides davurica* (Nestl.) Ikonn.	К	И	Р	Г	Л	*Rosaceae*	Вост. Сибирь, РД. Восток, Китай
Курильский чай кустарниковый *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz	К	И	Р	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Евразия, Сев. Америка
Лещина американская *Corylus americana* Watt.	К	И	Р	Г	К	*Betulaceae*	Сев. Америка

П р о д о л ж е н и е т а б л.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Липа мелколистная (Л. сибирская) *Tilia cordata* Mill. (*T. sibirica* Bayer)	Д	И	О	Е, Г, РП, СВ	К, С, Л, О	*Tiliaceae*	Европа, Сибирь, Малая Азия
Лиственница сибирская *Larix sibirica* Ledeb.	Д	М	О	Е, Г, РП	К, С, Л, О	*Pinaceae*	Европа, Сибирь, Ср. и Зарубежная Азия
Ломонос Жакмана *Clematis ´ jackmanii* Moore	Л	И	Р	Е	С	*Ranunculaceae*	В культуре
Малина душистая *Rubus odoratus* L.	ПК	И	Р	Г	К	*Rosaceae*	Сев. Америка
Малина обыкновенная *Rubus idaeus* L.	ПК	М	Р	Г	О	*Rosaceae*	Европа, Сибирь
Миндаль низкий (М. Ледебура) *Amygdalus nana* L. (*A. ledebouriana* Schlecht.)	К	И	Р	Г	Л	*Rosaceae*	Европа, Зап. Сибирь, Ср. и Зарубежная Азия
Можжевельник обыкновенный Juniperus communis L.	К	И	Р	Е, Г	К, О	*Cupressaceae*	Европа, Зап. Сибирь, Сев. Америка
Облепиха крушиновая *Hippophaё rhamnoides* L.	Д	И	Р	СВ	К	*Elaeagnaceae*	Сибирь, Европа, Ср. Азия
Ольха серая *Alnus incana* (L.) Moench	Д	И	Р	Е	К	*Betulaceae*	Европа, Зап. Сибирь
Ольха серая ‘Рассеченнолистная’ *Alnus incana* ‘Pinnatifida’	Д	И	Р	Е, Г	К, Л	*Betulaceae*	В культуре
Орех маньчжурский *Juglans mandshurica* Maxim.	Д	И	Р	Е, Г, СВ	К, С, Л, О	*Juglandaceae*	РД. Восток и Зарубежная Азия
Пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb.	Д	М	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Pinaceae*	Сибирь, Европа, Монголия

Продолжение табл.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Пузыреплодник калинолистный *Phisocarpus opulifolius* (L.) Maxim.	К	И	О	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Сев. Америка
Пузыреплодник калинолистный ‘Желтый’ *Phisocarpus opulifolius* ‘Lutea’	К	И	Р	Е	Л, С	*Rosaceae*	В культуре
Роза даурская *Rosa davurica* Pall.	К	И	Р	Е, Г	К, Л	*Rosaceae*	Сибирь, РД. Восток и Зарубежная Азия
Роза иглистая *Rosa acicularis* Lindl.	К	М	О	Е, Г	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Евразия, Сев. Америка
Роза колючейшая *Rosa spinosissima* L. (*R. pimpinellifolia* L.)	К	И	Р	Г	О	*Rosaceae*	Европа, Сибирь, Ср. и Малая Азия
Роза колючейшая ‘Гиспида’ *Rosa spinosissima* ‘Hispida’	К	И	Р	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Rosaceae*	В культуре
Роза майская (Р. коричная) *Rosa majalis* Herrm. (*R. cinnamomea* L.)	К	М	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Европа, Сибирь, Ср. Азия
Роза морщинистая *Rosa rugosa* Thunb.	К	И	О	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Rosaceae*	РД. Восток и Зарубежная Азия
Роза морщинистая ‘Красная махровая’ *Rosa rugosa* ‘Rubro-plena’	К	И	Р	Е, Г	Л, О	*Rosaceae*	В культуре
Роза прелестная *Rosa blanda* Ait	К	И	Р	Г	К	*Rosaceae*	Сев. Америка
Роза французская *Rosa gallica* L.	К	И	Р	Е	Л	*Rosaceae*	Европа
Рябина обыкновенная (Р. сибирская) *Sorbus aucuparia* L. (*S. sibirica* Hedl.)	Д	М	О	Е, Г, РП	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Евразия

П р о д о л ж е н и е т а б л.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Рябинник рябинолистный *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.	К	М	О	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Сибирь, РД. Восток и Зарубежная Азия
Свида белая (дерен белый) *Swida alba* (L.) Opiz (*Cornus alba* (L.) Pojark.)	К	М	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Cornaceae*	Евразия
Свида белая ‘Серебристоокаймленная’ *Swida alba* ‘Argenteo-marginata’	К	И	Р	Г	С	*Cornaceae*	В культуре
Свида белая ‘Сибирская’ *Swida alba* ‘Sibirica’	К	И	Р	Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Cornaceae*	В культуре
Свида белая ‘Шпета’ *Swida alba* ‘Spaethii’	К	И	Р	Е	К	*Cornaceae*	В культуре
Секуринега полукустарниковая *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd.	ПК	И	Р	Г	К	*Euphorbiaceae*	Вост. Сибирь, РД. Восток и Зарубежная Азия
Сирень амурская (Трескун амурский) *Syringa amurensis* Rupr. (*Ligustrina amurensis* Rupr.)	К	И	Р	Е, Г	К, С, Л	*Oleaceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Сирень венгерская *Syringa josikaea* Jacq. fil.	К	И	Ч	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Oleaceae*	Европа
Сирень Вольфа *Syringa wolfii* Schneid.	К	И	О**			*Oleaceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Сирень Комарова *Syringa komarovii* Schneid.	К	И	Р**			*Oleaceae*	Китай
Сирень мохнатая *Syringa villosa* Vahl.	К	И	О**			*Oleaceae*	Китай
Сирень мохнатая ‘Розовая’ *Syringa villosa* ‘Rosea’	К	И	Р	Е	Л	*Oleaceae*	В культуре
Сирень обыкновенная *Syringa vulgaris* L.	К	И	О	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Oleaceae*	Европа, Малая Азия

Продолжение табл.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Сирень обыкновенная ‘Белая’ *Syringa vulgaris* ‘Alba’	К	И	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Oleaceae*	В культуре
Сирень обыкновенная ‘Белая махровая’ *Syringa vulgaris* ‘Albo-plena’	К	И	Р	Г	К	*Oleaceae*	В культуре
Слива войлочная (Вишня войлочная) *Prunus tomentosa* Thunb. (*Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall.)	К	И	Р	Е, Г	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Китай, Япония, Гималаи
Слива Маака (Черемуха Маака) *Padus maackii* (Rupr.) Kom.	Д	И	О	Е, Г	К, С, Л, О	*Rosaceae*	РД. Восток, Зарубежная Азия
Слива пенсильванская (Черемуха пенсильванская) *Prunus pensylvanica* L. f. (*Padus pensylvanica* (L. f.) Sok.	Д	И	Р	Г	К	*Rosaceae*	Сев. Америка
Смородина альпийская *Ribes alpinum* L.	К	И	Р	Г, ЖИ	К, С, Л	*Grossulariaceae*	Европа
Смородина золотая *Ribes aureum* Pursh.	К	И	Р	ЖИ	О	*Grossulariaceae*	Сев. Америка
Смородина черная *Ribes nigrum* L.	К	М	Р	Е, Г	Л	*Grossulariaceae*	Евразия, Сев. Америка
Смородина красная (С. щетинистая) *Ribes rubrum* L. (*R. hispidulum* (Jancz.) Poiark.)	К	М	Р	Е, Г	О	*Grossulariaceae*	Евразия
Снежноягодник белый, кистевой *Symphoricarpos albus* (L.) Blake	К	И	Р	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Caprifoliaceae*	Сев. Америка
Сосна Муго (С. горная) *Pinus mugo* Turra. (*P. montana* Mill.)	К	И	Р	Е	С	*Pinaceae*	Европа

Продолжение табл.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Сосна обыкновенная *Pinus silvestris* L.	Д	М	О	Е, Г	К, С, Л, О	*Pinaceae*	Евразия
Спирея березолистная *Spiraea betulifolia* Pall.	К	И	Р	ЖИ	К	*Rosaceae*	Вост. Сибирь, РД. Восток, Зарубежная Азия
Спирея Бумальда ‘Антони Ватерер’ *Spiraea ´ bumalda* ‘Anthony Waterer’	К	И	Р	Е	С	*Rosaceae*	В культуре
Спирея Бумальда ‘Голден Фламе’ *Spiraea ´ bumalda* ‘Golden Flame’	К	И	Р	Е	Л	*Rosaceae*	В культуре
Спирея дубровколистная *Spiraea chamaedrifolia* L.	К	М	О	Е, Г, ЖИ	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Европа, Сибирь, Ср. Азия
Спирея зверобоелистная *Spiraea hipericifolia* L.	К	И	Р	Е	К	*Rosaceae*	Европа, Сибирь, Ср. и Зарубежная Азия
Спирея иволистная *Spiraea salicifolia* L.	К	М	Р	Е, Г, ЖИ	К, Л	*Rosaceae*	Евразия
Спирея средняя *Spiraea media* Franz Schmidt	К	М	Р	Е, Г	К, Л	*Rosaceae*	Европа, Сибирь, РД. Восток, Ср. Азия
Спирея японская ‘Красноватая’ *Spiraea japonica* ‘Ruberrima’	К	И	Р	Г	К	*Rosaceae*	В культуре
Тополь бальзамический *Populus balsamifera* L.	Д	И	Ч	Е, Г, РП, М, СВ	К, С, Л, О	*Salicaceae*	Сев. Америка

Продолжение табл.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Тополь белый *Populus alba* L.	Д	М	Р	Е, Г	К, Л	*Salicaceae*	Европа, Зап. Сибирь, Ср. и Зарубежная Азия
Тополь гибридный (Ф.Ф. Самусев) *Populus hybr*ida	Д	И	Р	Г	К	*Salicaceae*	В культуре
Тополь дрожащий, осина *Populus tremula* L.	Д	М	Р	Е, Г	К, С, О	*Salicaceae*	Евразия
Тополь лавролистный *Populus laurifolia* Ledeb.	Д	М	Р	Е	К, Л	*Salicaceae*	Сибирь, Ср. и Зарубежная Азия
Тополь Ленинградский (тополь канадский ´ тополь душистый) *Populus leningradensis* Bogd. (П.Л. Богданов) (*Populus canadensis* Moench. ´ *Populus suaveolens Fisch*.) ♂	Д	И	Р	Г	К	*Salicaceae*	В культуре
Тополь сибирский серебристый № 12 (В.Т. Бакулин) *Populus sibirica argentea № 12 – P. alba L. ´ P. bolleana Lauche* ♀	Д	И	Р	Г	К, С	*Salicaceae*	В культуре
Тополь черный *Populus nigra* L.	Д	М	Р	Е	К, Л, О	*Salicaceae*	Европа, Сибирь, Ср. и Зарубежная Азия
Туя западная *Thuja occidentalis* L.	Д	И	Р	Е, Г, РП	С, К	*Cupressaceae*	Сев. Америка
Туя западная ‘Вересковидная’ *Thuja occidentalis* ‘Ericoides’	К	И	Р	Е	С	*Cupressaceae*	В культуре
Туя западная ‘Шаровидная’ *Thuja occidentalis* ‘Globosa’	К	И	Р	Е	К, С	*Cupressaceae*	В культуре

Окончание табл.

Название растений	Жизненная форма[1]	Происхождение[2]	Встречаемость и характер использования видов и культиваров на объектах озеленения г. Томска			Семейство	Ареал[6]
			Группа встречаемости[3]	Характер использования[4]	Район города[5]		
Хамаецитизус русский (Ракитник русский) *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex Woloszcz.) Klaskova	К	И	Р	Е, Г	К	*Fabaceae*	Европа
Хеномелес Мауля, или айва низкая *Chaenomeles maulei* (Mast.) C.K. Schneid.	К	И	Р	Е	Л	*Rosaceae*	Япония
Черемуха обыкновенная *Prunus padus* L. (*Padus avium* Mill.)	Д	М	О	Е, Г	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Европа, Сибирь, Ср. и Зарубежная Азия
Чубушник венечный *Philadelphus coronarius* L.	К	И	Р	Г	К	*Hydrangeaceae*	Юг Западной Европы
Яблоня ягодная (Я. Палласа, сибирская) *Malus baccata* Borkh. (*M. pallasiana* Juz.)	Д	И	Ч	Е, Г, РП, ЖИ, СВ	К, С, Л, О	*Rosaceae*	Сибирь, РД. Восток и Зарубежная Азия
Ясень пенсильванский (Я. зеленый) *Fraxinus pensylvanica* Marsh. (*F. viridis* Mich.)	Д	И	О	Е, Г, РП, СВ	К, С, Л, О	*Oleaceae*	Сев. Америка

Примечания. [1]Форма роста: Д – дерево, К – кустарник, ПК – полукустарник, Л – лиана, вщ – вьющийся, вз – вечнозеленый, пвз – полувечнозеленый. Выделение жирным шрифтом означает, что данный вид в условиях г. Томска может проявлять другую форму роста. [2]М – растение местной флоры; И – интродуцент (культивары и садовые формы отнесены к интродуцентам). [3]Ч – часто, О – обычно, Р – редко. [4]Е – единичные экземпляры (солитеры), Г – группы, РП – рядовые посадки, ЖИ – живые изгороди, М – массивы, СВ – семенное возобновление вида на объектах озеленения; ♂ – мужские клоны, ♀ – женские клоны. [5]К – Кировский район, С – Советский район, Л – Ленинский район, О – Октябрьский район. [6]Вост. Сибирь – Восточная Сибирь; Зап. Сибирь – Западная Сибирь; РД. Восток – российский Дальний Восток; Сев. Америка – Северная Америка; Ср. Азия – Средняя Азия. * Гибрид неизвестного происхождения, полученный в г. Омске В.И. Шабуровым [25], размножена в питомнике декоративных и плодово-ягодных культур ОАО «Томскзеленстрой», черенки из ЦСБС. ** по данным СибБС.

В целом для озеленения г. Томска характерны те же особенности, что и для озеленения других городов: достаточно широкий ассортимент, большую часть которого составляют виды, отмеченные на объектах озеленения редко, в том числе в количестве одного-двух экземпляров; преобладание в используемом ассортименте нескольких видов; большой удельный вес растений местной флоры (при незначительной доле в общем списке), особенно в парках и на территории жилой застройки, где они образуют крупные массивы насаждений; использование в озеленении школ, придомовых полос растений, дающих съедобные плоды; единичные случаи вертикального озеленения с использованием древесных лиан; редкое использование декоративных форм и сортов за исключением двух декоративных форм местной флоры (обычной в озеленении *Salix alba* 'Argentea' (*S. a.* 'Splendens') и *Swida alba* 'Sibirica', посадки которой в настоящее время расширяются); выращивание и посадка березы без разделения на виды; отсутствие в озеленении части видов, рекомендованных СибБС и, наоборот, использование отдельных видов, отсутствующих в рекомендуемом ассортименте. Как и в Новосибирске [11], отдельные виды и сорта, отмеченные на городских объектах, отсутствуют даже в коллекции СибБС. Это редкий в использовании гибрид *Populus sibirica argentea* № 12 селекции В.Т. Бакулина (черенки были привезены в питомник ОАО «Томскзеленстрой» в 1998 г. из ЦСБС) и один из самых распространенных в озеленении видов *Populus balsamifera* L., происхождение которого неизвестно.

Заключение

Таким образом, изменения в ассортименте древесных растений за последние 2–3 года в целом соответствуют сделанным ранее предположениям: постепенно сокращаются насаждения тополя за счет сноса старых экземпляров (при этом он по-прежнему остается одним из самых распространенных в озеленении деревьев), ассортимент расширяется преимущественно за счет кустарников (*Spiraea ´ bumalda* 'Golden Flame', *Pinus mugo* и др.). За счет посадок *Tilia cordata* последних лет этот вид теперь следует относить к группе встречающихся в озеленении «часто». Существенные изменения в направлении деятельности древесного питомника ОАО «Томскзеленстрой» (переориентация его на выращивание овощных культур) привели к тому, что значительная часть посадочного материала для озеленения города в настоящее время поступает из разных источников, в том числе и из других городов. Нельзя не отметить сокращение посадок березы (*Betula pendula* и *Betula pubescens*), которую в настоящее время вообще не выращивают в питомниках [14]. Определенную роль здесь играет и аллергенная опасность березовой пыльцы, на которую все больше внимания обращают специалисты [26]. Между тем береза (оба местных вида) остается на первом месте по встречаемости и обилию в озеленении г. Томска.

На объектах озеленения города наблюдается семенное возобновление *Acer negundo, Fraxinus pensylvanica, Juglans mandshurica, Malus baccata, Populus balsamifera, Syringa josikaea*, *Tilia cordata, Ulmus laevis*, а также многих местных видов. На крышах старых домов, заброшенных гаражей, складских помещений и других подобных построек кроме березы нередко поселяются *Populus balsamifera* и *Acer negundo*. Серьезной проблемой озеленения стало засорение живых изгородей самосевом *Acer negundo*, который нарушает их целостность не только за счет морфологических отличий от вида, используемого в изгороди, но и за счет значительного превышения его в скорости роста.

Проведенный анализ показал, что ассортимент древесных растений, используемых в озеленении г. Томска, в целом сложился. Возможности его расширения связаны прежде всего с продолжающимися в настоящее время интродукционными исследованиями, проводимыми сотрудниками СибБС [27, 28]. Сибирский ботанический сад располагает богатой коллекцией декоративных форм и сортов, включающей в том числе и природные формы местной флоры [29]. На протяжении ряда лет в Томске ведутся селекционные работы с хвойными [30]. Исследования показали, что городские насаждения также могут служить ценным источником природных форм, представляющих интерес для селекционной работы. В первую очередь это касается местных видов [31], однако изучение внутривидового разнообразия интродуцентов в городских посадках также заслуживает внимания с точки зрения отбора декоративных форм [32].

Литература

1. *Якушина Э.И.* Древесные растения в озеленении Москвы. М. : Наука, 1982. 156 с.
2. *Плотникова Л.С., Якушина Э.И., Рябова Н.В. и др.* Ассортимент древесных растений, рекомендуемый Главным ботаническим садом АН СССР для озеленения Москвы // Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы. М. : Наука, 1990. С. 14–48.
3. *Якушина Э.И., Рябова Н.В.* Тенденции изменения видового состава древесных растений в озеленении центральной части Москвы // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 160. С. 57–64.
4. *Плотникова Л.С., Якушина Э.И.* Совершенствование ассортимента зеленых насаждений Москвы и их роль в оптимизации среды // Бюл. Гл. ботан. сада. 1995. Вып. 171. С. 72–77.
5. *Плотникова Л.С., Демидов А.С., Карписонова Р.А.* К концепции озеленения г. Москвы // Бюл. ГБС. Вып. 176. 1998. С.147–150.
6. *Чиндяева Л.Н.* Экологические особенности формирования устойчивых насаждений г. Новосибирска : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 21 с.
7. *Куклина Т.Э.* Древесные растения в озеленении г. Томска // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений : материалы Междунар. науч. конф. Красноярск : СибГТУ, 2004. С. 99–103.
8. *Сродных Т.Б., Денеко В.Н.* Ассортимент древесных видов, используемый в озеленении северных городов Западной Сибири // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений : материалы Междунар. науч. конф. Красноярск : СибГТУ, 2004. С. 169–173.

9. *Колмогорова Е.Ю.* Видовое разнообразие и жизненное состояние древесных растений в зеленых насаждениях г. Кемерово : дис. … канд. биол. наук : 03.00.05. Томск, 2005. 163 с.
10. *Сродных Т.Б.* Состояние озеленения в городах на севере Западной Сибири // ИВУЗ. Лесн. журн. 2005. № 3. С. 26–33.
11. *Чиндяева Л.Н., Банаев Е.В., Потемкин О.Н.* Анализ арборифлоры урбанизированных районов Сибири // Сибирский экологический журнал. 2007. № 3. С. 401–408.
12. *Кожевников А.П.* Состав ассортимента и устойчивость древесных видов в озеленительных посадках г. Уфы и г. Екатеринбурга // Ландшафтная архитектура и садово-парковое строительство: современные тенденции: материалы Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж, 3–4 сентября 2010 г. / под ред. В.В. Кругляка. Воронеж : ГОУ ВПО «ВГЛТА», 2010. Т. 1. С. 150–153.
13. *Козик Е.В., Сунцова Л.Н., Иншаков Е.М.* Видовой состав и возрастная структура насаждений общего пользования г. Красноярска // Ландшафтная архитектура и садово-парковое строительство: современные тенденции : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж, 3–4 сентября 2010 г. / под ред. В.В. Кругляка. Воронеж : ГОУ ВПО «ВГЛТА», 2010. Т. 1. С. 153–158.
14. *Куклина Т.Э., Ассонов Д.Ю.* Дендрологическая структура насаждений г. Томска // Ландшафтная архитектура и садово-парковое строительство: современные тенденции : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж, 3–4 сентября 2010 г. / под ред. В.В. Кругляка. Воронеж : ГОУ ВПО «ВГЛТА», 2010. Т. 1. С. 170–175.
15. *Куприянов А.И., Лазарев К.С.* Древесные растения в городе Кемерово // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири : материалы V Междунар. интернет-конференции, г. Томск ; Томский государственный университет. Томск : Изд-во Томского политехнического университета, 2011. С. 105–117.
16. *Куклина Т.Э., Рогозин В.И.* Питомник декоративных и плодово-ягодных культур ОАО «Томскзеленстрой» – основной источник посадочного материала для озеленения г. Томска // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири : материалы IV Междунар. интернет-семинара (декабрь 2008 г.). Томск : Томский государственный университет, 2009. С. 138–144.
17. *Пяк А.И., Мерзлякова И.Е.* Сосудистые растения города Томска : учеб. пособие. Томск : Изд-во ТГУ, 2000. 80 с.
18. *Встовская Т.Н., Коропачинский И.Ю.* Древесные растения Центрального Сибирского ботанического сада. Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2005. 235 с.
19. *Встовская Т.Н., Коропачинский И.Ю.* Определитель местных и экзотических растений Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, В 85 филиал «Гео», 2003. 702 с.
20. *Rehder* A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y. : The Macmillan Company, 1949. 996 p.
21. *Bailey L.H.* Manual of cultivated plants. Most commonly grown in the continental United States and Canada. N.Y. : The Macmillan Company, 1961. 1116 p.
22. *Колесников А.И.* Декоративные формы древесных пород. М. : Изд-во Мин-ва коммун. хозяйства РСФСР, 1958. 272 с.
23. *Колесников А.И.* Декоративная дендрология. М. : Лесная промышленность, 1974. 703 с.
24. *Царев А.П.* Сортоведение тополя. Воронеж : Изд-во ВГУ, 1985. 152 с.
25. *Древесные* растения для озеленения Новосибирска / В.Т. Бакулин, Е.В. Банаев, Т.Н. Встовская и др. / под общ. ред. И.Ю. Коропачинского. Новосибирск : Гео, 2008. 303 с.
26. *Крат И.В.* Влияние состояния окружающей среды на качество лекарственного сырья и распространенность сезонного аллергического ринита : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2003. 23 с.

27. *Морякина В.А., Свиридова Т.П.* Изучение интродуцентов как один из способов обогащения культурной флоры // Природокомплекс Томской области. Томск : Изд-во ТГУ, 1995. Т. II : Биологические и водные ресурсы. С. 32–37.
28. *Морякина В.А., Баранова А.Л.* Интродукция древесных лиан как новой жизненной формы для Сибири // Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе : вопросы теории и практики : материалы Междунар. науч. конф. Краснодар, 1993. Ч. II. С. 540–543.
29. *Баранова А.Л.* Состояние фондов внутривидовых форм и сортов древесных растений открытого грунта в Сибирском ботаническом саду ТГУ // Труды Томского государственного университета. Т. 274. Сер. Биологическая : Ботанические сады. Проблемы интродукции. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2010. С. 74–77.
30. *Ямбуров М.С.* «Ведьмины метлы» мутационного типа у некоторых видов семейства Pinaceae : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 2010. 21 с.
31. *Куклина Т.Э.* Внутривидовое разнообразие *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. в озеленении г. Томска // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений : материалы Междунар. науч. конф. Красноярск : СибГТУ, 2010. С. 99–103.
32. *Петухова И.П., Богачев Г.В.* Декоративные формы древесных растений во Владивостоке // Бюл. ГБС. Вып. 162. 1991.

Поступила в редакцию 15.08.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 47–66

doi: 10.17223/19988591/24/4

Tatiana E. Kuklina, Irina E. Merzlyakova

Tomsk State University, Tomsk, Russia

ASSORTMENT OF WOODY PLANTS USED IN TOMSK LANDSCAPE GARDENING

This article presents the results of long-term studies of woody plants species diversity used for Tomsk landscape gardening. The tendencies of the used assortment change are analyzed from 2000 to 2013. The data on occurrence, distribution and types of planting on landscape gardening objects of 135 species, forms and sorts of woody plants are presented. The taxonomical and biomorphological composition, natural and artificial ranges and their practical value are studied. The peculiarities of Tomsk landscape gardening have been revealed. They are as follows: sufficiently broad assortment; a great number of native species; the use of plants giving edible kinds of fruit in landscape gardening of schools and areas located near houses; several instances of the use of woody climbers; rare application of ornamental forms and sorts, growing and planting birches without dividing them into species, a decrease in balsam poplar plantations because of cutting down old trees. Some ways of broadening the available woody plants assortment in Tomsk landscape gardening are shown in the article.

The area of Tomsk region presents 135 species, forms and sorts of woody plants used in landscape gardening. The revealed species and sorts belong to 57 genera and 27 families. A great number of taxa have been found in Rosaceae family (36 species and 6 forms), Salicaceae family (13 and 8), a smaller part – in Oleaceae family (7 and 3), Pinaceae family (6 and 1), Betulaceae family (6 and 1), Berberidaceae family (3 and 2), Caprifoliaceae family (5), Aceraceae family (4 and 1), Grossulariaceae family (5), Fabaceae family (4), Cupressaceae family (2 and 2), Cornaceae family (1 and 3), more *than a half (13 families) is presented by 1–3 taxa. Among the plants registered in Tomsk landscape gardening objects, shrubs are dominant (60 species and 18 forms and sorts, 57.8%), trees comprise 37% (42 species and 8 sorts), semishrubs are presented by 5 species (3.7%), lianas comprise 1 species and 1 sort (1.5%). When analyzing the natural ranges of plants, the following regularities with regard to natural laws were revealed: Eurasian species are the most numerous (37 or 27.4%), Asian species (16 or 13.85%), North American species (15 or 11.1%), Far Eastern species (13 or 9.63%) and European species (11 or 8.15%) are less numerous. 28 forms and sorts (20.7%) are found only in culture, so they refer to the group with an artificial range type. Apart from ornamental features, the species revealed are interesting from the practical point of view. The groups of honey-bearing plants (79 species), medicinal plants (71 species) and technical plants (66 species) are numerous. A smaller part consists of food (39 species) and fodder plants – 31 species.*

Key words: *woody plants; assortment; landscape gardening; analysis; Tomsk.*

Received August 15, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 67–76

ЗООЛОГИЯ

УДК 576.895.421
doi: 10.17223/19988591/24/5

Т.М. Панкина[1], В.Н. Романенко[2], С.В. Истраткина[1], А.В. Шихин[1], Т.Н. Полторацкая[1]

[1] *ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Томской области» (г. Томск)*
[2] *Томский государственный университет (г. Томск)*

АКАРОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ ЮГА ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Изучение иксодовых клещей, переносчиков ряда опасных природно-очаговых инфекций, на юге Томской области показало, что максимальная численность иксодид в лесопарковых зонах г. Томска и его окрестностей варьирует от 5 до 19 экземпляров на 1 км, а в природных биотопах Томского района – от 15 до 150. Продолжительность сезона активности иксодовых клещей на юге Томской области составляет 120–200 дней. Максимальная численность клещей в природных биотопах регистрируется в 1–2-й декадах июня, в окрестностях г. Томска – во 2–3-й декадах мая. Содержание вируса клещевого энцефалита в не питавшихся клещах, собранных на городских территориях, составило 0–23%, возбудителей иксодового клещевого боррелиоза – 36,4–63,8%, а в природных биотопах – 0–13,3% и 15,4–62,0% соответственно. В очагах с высоким риском присасывания иксодовых клещей и высоким риском заражения на локальных территориях проводимые противоклещевые обработки достигают эффективности 95–100%.

Ключевые слова: *иксодовые клещи; клещевые инфекции; неспецифическая профилактика.*

Введение

Иксодовые клещи, обитающие в таежной зоне Западной Сибири, участвуют в трансмиссивной передаче многих природно-очаговых инфекций, в том числе опасных для человека. На территории Томской области имеются природные очаги ряда опасных заболеваний, переносимых иксодовыми клещами, наиболее значимые из которых – клещевой энцефалит (КЭ) и иксодовый клещевой боррелиоз (ИКБ), или «болезнь Лайма». Главными переносчиками являются клещи *Ixodes persulcatus* P.Sch., 1930, и обнаруженный в начале XXI в. в г. Томске и на его окраинах *Ixodes pavlovskyi* Pom., 1946. После прекращения в 80-х гг. XX в. авиационных противоклещевых обработок примыкающих к городу и прочим населенным пунктам лесов резко увеличилось количество людей, пострадавших от присасывания клещей, и возросло количество заболеваний КЭ и ИКБ [1, 2]. Ежегодно в Томской области регистрируется от 16 до 25 тысяч присасываний клещей к людям и, соответственно, до 1 000 случаев заболеваний клещевыми инфекциями: КЭ, ИКБ, эрлихиозами [3]. Круг распространяемых клещами инфекций, опасных для человека, постоянно расширяется. Так, в последние годы при исследовании клещей, собранных в черте г. Томска и его окрестностях, выявлены возбудители лихорадки Западного Нила (ЛЗН), уже регистрируются случаи этого заболевания [4, 5].

Наиболее сложная ситуация складывается на юге области. На территории г. Томска и Томского района регистрируется 65–70% от всех случаев заражения клещевыми инфекциями в Томской области. Жители подвергаются нападению клещей не только при посещении леса, но и в черте города: в парках отдыха, на территориях детских дошкольных комбинатов, в аллеях и скверах. Кроме того, проводимые мониторинговые исследования показали, что на территории г. Томска обитают самостоятельные активно действующие популяции иксодид [6, 7]. Клещи обнаруживаются в лесопарковых зонах, где имеются большие участки, покрытые древесно-кустарниковой растительностью с выраженным травянистым ярусом, и где сохраняются, накапливаясь годами, осенняя листва, травяной опад. Относительно высокая численность иксодид отмечается в лесопосадках кладбища «Южное», в окрестностях стадиона Политехнического университета, вдоль Иркутского тракта, а в отдельные годы – в Мокрушинском лесопарке. Меньшая плотность заселения в Лагерном саду, Михайловской роще и прилегающей к Областной клинической больнице (ОКБ) лесопарковой зоне, где растительный опад частично механически вытаптывается людьми [8, 9]. При этом на территории города и его окраин абсолютно доминирует *I. pavlovskyi*, по мере удаления от города и поймы реки Томи доминирующим становится таёжный клещ *I. persulcatus,* его доля достигает 100% [10].

В последнее время были проведены значительные исследования по биологии и распространению иксодид на территории города и на его окраинах: установлена численность, сезонная динамика во многих городских парках и на южной окраине города, выявлены основные инфекции, переносимые клещами, в том числе ЛЗН [4, 11–15]. В то же время сведений по биологии клещей, обитающих в удалённых от города на десятки километров антропогенно не нарушенных биотопах, явно недостаточно. К тому же на значительных территориях Томской области произошли некоторые изменения в растительном покрове. В одних местах идут вырубки лесов, в других, главным образом на брошенных полях агроценозов, вновь вырастают деревья.

Целью работы явилось определение уровня численности иксодовых клещей в естественных, не нарушенных биотопах юга Томской области, выявление доли особей, заражённых вирусом КЭ и боррелиями (возбудителями ИКБ), и оценка эффективности применяемых мер для снижения заболеваемости населения, в частности детей в летних оздоровительных учреждениях (ЛОУ).

Материалы и методики исследования

В ходе исследования проводились ежедекадные сборы клещей рода *Ixodes* на стационарном маршруте с растительности с помощью флага по стандартной методике [16]. Собранные клещи были исследованы на зараженность вирусом КЭ или возбудителями ИКБ. Содержание вируса определялось методом иммуноферментного анализа (ИФА), зараженность боррелиями устанавливалась методом фазово-контрастной микроскопии по общепринятой методике. Для уточнения территорий с высоким риском заражений проводился мониторинг (по данным пунктов профилактики и муниципальных лечебно-профилактических учреждений) эпидемиологических и энтомологических данных с картографической разработкой по случаям присасывания и заражения клещевыми инфекциями.

Результаты исследования и обсуждение

Регулярные сборы клещей с растительности на фиксированном маршруте в биотопе, расположенном в пойме р. Томи, в окрестностях с. Коларово, показывают, что сезонный ход численности клещей имеет четко выраженную одновершинную кривую (рис. 1). В мае численность клещей быстро нарастает и в исследуемом периоде достигает максимума в 1–2-й декадах июня. Однако в отдельные годы, в связи с ранним сходом снега, пик численности наблюдался с 3-й декады мая по 1-ю декаду июня. В окрестностях города пик численности иксодид приходится на более ранние сроки – на 2–3-ю декады мая [12]. Снижение численности (активности, от которой зависит возможность отлова на флаг во время учётов) иксодид происходит более плавно, но во 2-й декаде июля численность резко сокращается, к августу основная масса клещей исчезает. На территории города клещи исчезают в конце июня, а на окраинах исчезают полностью к середине июля, т.е. на 2–4 недели позже [11, 17].

В отсутствие антропогенного воздействия общая продолжительность сезона активности иксодовых клещей на юге Томской области составляет 120–200 дней, в 2011 г. она составила 196 дней. Следует отметить, что на всех исследованных естественных территориях Томского района доминировал *I. persulcatus*. Доля *I. pavlovskyi* в некоторых местах составляла не более 1–2%.

Периодические сборы клещей в различных точках мониторинга в Томском районе показывают, что численность иксодовых клещей на маршрутном учётном километре (ос./уч. км) различается. Если судить по пиковым показателям, в окрестностях д. Халдеево в период максимальной численности клещей (1–2-я декады июня) отлавливалось до 150 ос./уч. км, около д. Некрасово – 80 ос./уч. км. Более низкая численность иксодовых клещей отмечалась в окрестностях с. Курлек (25 ос./уч. км) и д. Кузовлево (15 ос./уч. км). Относительно невысока численность клещей в некоторых лесных массивах, прилегающих к территории г. Томска: на Степановке (5 ос./уч. км), в Сосновом Бору (19 ос./уч. км), где преобладают хвойные породы деревьев, кустарниковый ярус разрежен, лесная подстилка слабо выражена.

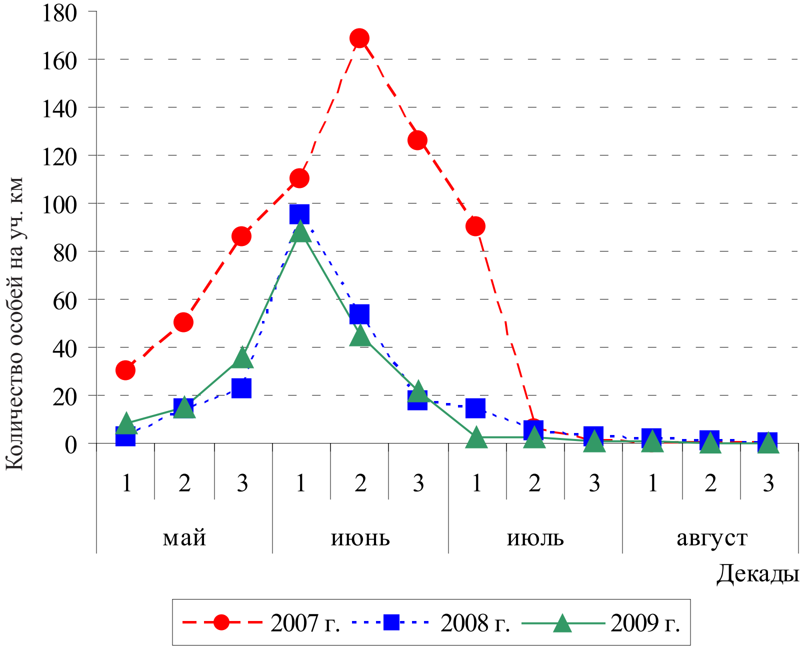


Рис. 1. Динамика активности иксодовых клещей в окрестностях с. Коларово в 2007–2009 гг.

Для ряда естественных биотопов Томского района была определена вирусофорность иксодовых клещей, собранных с растительности. В период 2002–2011 гг. доля заражённых вирусом КЭ составляла от 1,9 до 7,7%, при этом наименьшее количество заражённых особей КЭ отмечалось в окрестностях с. Коларово (0–6,3%) и с. Курлек (0–0,5%). В клещах, собранных в окрестностях с. Семилужки и д. Кузовлево, вирус КЭ не выделялся. Более высокая доля клещей, содержащих в своём организме вирусные частицы, отмечалась в лесных биотопах п. Богашево – до 11,1%, д. Халдеево – до 12,7%, д. Некрасово – до 13,3%.

В лесопарковых зонах г. Томска и его ближайших окраин содержание вируса в иксодовых клещах, собранных с растительности, варьирует от невысокого уровня (Заварзино (0–0,1%), Степановка (0%)), до бóльших показателей: Академгородок (3,6–23,3%), Аникино (до 20%).

В 2009 г. с помощью ИФА заражённость голодных клещей вирусом КЭ регистрировалась крайне редко. Так, клещи, собранные в окрестностях населенных пунктов Богашево, Коларово, Заварзино и др., согласно результатам исследования, были свободны от вируса. Лишь отдельные особи из природных биотопов в окрестностях п. Калтай были заражены КЭ. Общая вирусофорность исследованных голодных клещей по Томскому району составила 0,5%. Вероятно, показатели низкой зараженности иксодид связаны с тем, что метод ИФА недостаточно чувствителен к низкой концентрации вирусных частиц в голодных клещах; это отмечалось рядом исследователей и об этом свидетельствует то, что более реальный уровень заражения вирусом КЭ показывают частично напитавшиеся клещи [18]. Поэтому при исследовании снятых с человека клещей, имевших в кишечнике фрагменты крови, методом ИФА вирусофорность выявлялась значительно чаще, а на пункты профилактики г. Томска обращается за сезон от 11 000 до 17 000 жителей города и Томского района. В клещах, присосавшихся к человеку в окрестностях с. Коларово, вирус обнаруживается у 21,2–29,7% особей, а в снятых с людей около п. Богашево – у 15,7–33,3%, около д. Халдеево – у 16,0–22,2%. Клещи, прикрепившиеся к людям в лесопарковых зонах г. Томска, также имели более высокие показатели зараженности вирусом: в Лагерном саду – у 7,4–21,4%, в Академгородке – у 16–28%, в мкр. Степановка – у 22–29,5%. Причем по результатам исследования клещей, снятых с людей в г. Томске и его окрестностях, доля зараженных вирусом КЭ клещей *I. persulcatus* составила от 48,78%, а *I. pavlovskyi* – 35,0% [14].

Накопленные в течение последнего десятилетия данные показывают, что клещи могут иметь множественное заражение патогенными для человека и животных вирусами, бактериями и гельминтами, и это является скорее правилом, нежели исключением [19]. Проведённое нами исследование зараженности клещей, собранных в природных биотопах Томского района и г. Томска, показало, что боррелии – возбудители ИКБ – выявляются существенно чаще, чем вирусы КЭ. Специального исследования по выявлению уровней зараженности боррелиями голодных и питавшихся клещей не проводилось. На территории г. Томска наибольшая доля зараженных была в Академгородке – до 63,8% и на Иркутском тракте – до 36,4%. В природных биотопах окрестностей с. Коларово – 62,0%, п. Богашево – до 36,6%, в д. Халдеево – до 40,0%. Наименьшая зараженность в д. Некрасово – 15,4%, в окрестностях п. Кузовлево – 13,3%. Средняя доля заражённых вирусом КЭ и боррелиями клещей в Томском районе от года к году изменялась (рис. 2). Например, количество особей, зараженных боррелиями, за 10 лет наблюдений варьировало от 21,3 до 49,8%.

Выявление возбудителей природно-очаговых инфекций в иксодовых клещах, собранных с растительности в течение эпидемиологического сезона, свидетельствует о том, что показатели вирусофорности и заражённости ИКБ существенно изменяются (рис. 3). Наибольшая вирусофорность наблюдается в клещах, собранных с растительности в весенний период (3,1–7,1%). В последующее время эпидемиологического сезона количество клещей, содержащих вирус КЭ, снижается, и к середине июля положительные находки отмечаются в единичных экземплярах иксодид. Доля клещей, заражённых боррелиями, среди перезимовавших клещей, напротив, минимальная – 19–25%, затем количество инфицированных клещей в течение летнего сезона возрастает до 32,6–35,3%.

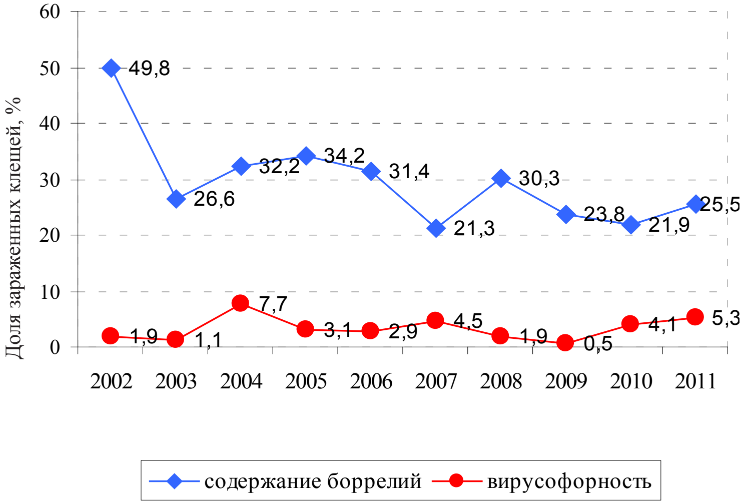


Рис. 2. Заражённость собранных с растительности иксодовых клещей вирусом КЭ и боррелиями в Томском районе

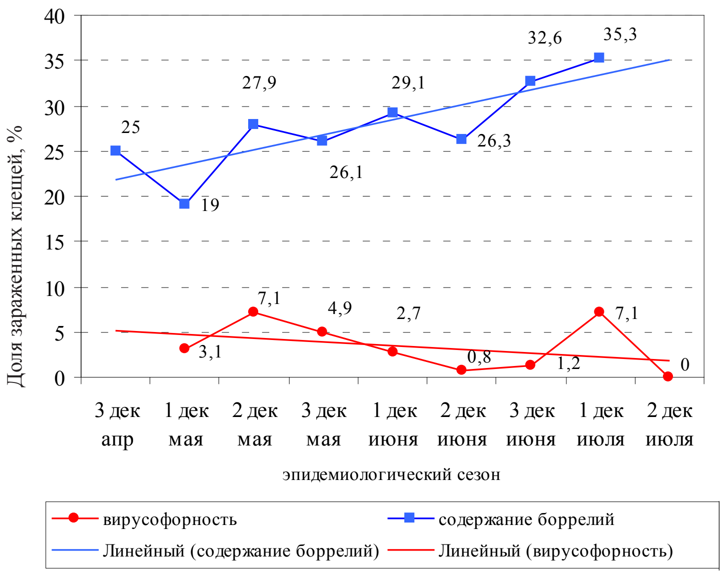


Рис. 3. Изменение заражённости иксодовых клещей вирусом КЭ и боррелиями в течение эпидемиологического сезона

Кроме того, следует отметить, что самки и самцы заражены вирусом КЭ и возбудителями ИКБ почти в равной мере, что делает их потенциально равнозначными в распространении природно-очаговых инфекций. Так, содержание вируса КЭ выявлено у 1,5–5,4% самок и у 2,2–4,9% самцов, боррелий – у 18,0–34,0% самок и у 21,8–34,4% самцов.

Для снижения риска заражения клещевыми инфекциями на эндемичных территориях проводится ряд мероприятий. Помимо мер специфической профилактики (вакцинация), актуальными в настоящее время являются меры неспецифической профилактики, в том числе наземные противоклещевые обработки, проводимые на локальных территориях. На территории Томской области, в том числе и в окрестностях г. Томска, в течение ряда лет проводились наземные противоклещевые обработки препаратами, разрешенными к применению: такими как «Карбафос» (30%), «Байтекс» (40%), «Акаритокс» (5%), «Цифокс» (25%) [20]. Данные препараты обладают достаточно сильным инсектоакарицидным свойством, но ограниченным сроком действия.

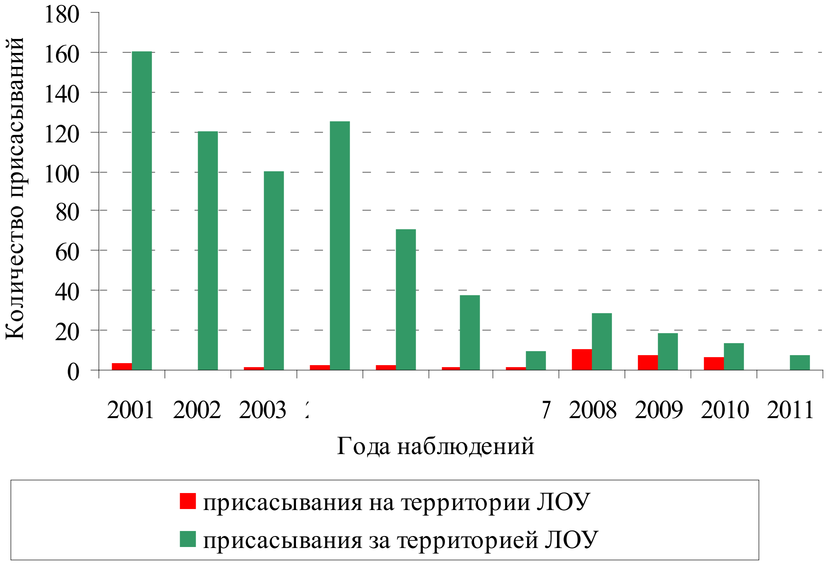


Рис. 4. Паразитологическая эффективность наземной противоклещевой обработки в летних оздоровительных учреждениях

Многолетний мониторинг случаев нападения клещей показал, что на обрабатываемых территориях ежегодно снижается количество случаев присасывания клещей. Однако эффективность истребительных мероприятий зависит в значительной мере от сроков и объёмов обработок. Детские летние оздоровительные учреждения находятся под особым контролем и подлежат обязательной обработке акарицидами. Они имеют четкие границы обрабатываемой территории; площадь, подлежащая обработке, качественно освобождается от лесной подстилки, валежника и мусора. Однако бывают случаи присасывания клещей к детям и на территории ЛОУ. Число детей, пострадавших от присасывания клещей, за эпидемиологический сезон варьирует от 0 до 10, в то время как за пределами ЛОУ количество присасываний велико (рис. 4). В результате многолетних обработок территорий ЛОУ – а в последние годы истребительные мероприятия стали проводиться и в 50-метровой зоне вокруг ЛОУ – выявилась тенденция к резкому снижению количества случаев присасывания клещей за пределами оздоровительных учреждений. Начиная с 2007 г. таких случаев за летний сезон было не более 28, хотя в 2001 г. их было 160. Можно считать, что регулярная тщательная обработка ЛОУ и прилегающих к ним территорий приводит к резкому снижению поражения клещами детей и за пределами ЛОУ, что, вероятно, является следствием снижения численности иксодид не только на обрабатываемой территории, но и вокруг нее.

Заключение

Таким образом, проведённое исследование показало, что сезонная динамика численности иксодовых клещей естественных биотопов имеет одновершинный характер с подъёмом численности преимущественно в 1–2-й декадах июня.

За время наблюдений с 2002 по 2011 г. показатель зараженности иксодовых клещей, собранных с растительности, вирусом КЭ варьировал от 0,5 до 7,7% и составил в среднем 3,3%. Зараженность боррелиями была значительно выше и колебалась от 21,3 до 50%, в среднем 29,7%. Установлено, что во время эпидемиологического сезона наибольшей вирусофорностью обладают перезимовавшие клещи; количество клещей, содержащих боррелии, наоборот, увеличивается в течение летнего периода.

Взаимозависимости доли клещей, зараженных КЭ и ИКБ, не наблюдается.

В черте г. Томска и его окрестностях выявлены территории наибольшего риска заражения клещевыми инфекциями, что позволило целенаправленно проводить основные мероприятия по неспецифической профилактике клещевых инфекций. На локальных территориях после проведения истребительных мероприятий значительно снижено количество присасывания клещей и отсутствовали случаи заражения клещевыми инфекциями.

Литература

1. *Панкина Т.М., Шихин А.В., Истраткина С.В. и др.* Акарологическая ситуация юга Томской области // Дезинфекционное дело. 2009. № 4. С. 33–35.
2. *Жукова Н.Г., Шихин А.В., Полторацкая Т.Н. и др.* Эпидемиологическая обстановка и актуальность проблемы клещевых инфекций в Томской области // Сибирский консилиум. Новосибирск, 2006. С. 44–49.
3. *О санитарно-эпидемиологической* обстановке на территории Томской области в 2007 году : государственный доклад. Управление Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека по Томской области. Томск, 2008. 140 с.

4. *Москвитина Н.С., Романенко В.Н., Терновой В.А. и др.* Выявление вируса Западного Нила и его генотипирование в иксодовых клещах (Parasitiformes: Ixodidae) в Томске и его пригородах // Паразитология. 2008. № 3. С. 210–225.
5. *Ильинских Е.Н., Лепёхин А.В., Прокопчук Т.С. и др.* Клинико-эпидемиологическая характеристика случаев лихорадки Западного Нила в Томске // Актуальные проблемы инфекционной патологии. Томск : Печатный двор, 2009. С. 56–57.
6. *Романенко В.Н.* Особенности биологии иксодовых клещей, обитающих в окрестностях г. Томска // Паразитология. 2005. № 5. С. 365–370.
7. *Романенко В.Н.* Видовой состав иксодовых клещей, нападающих на человека на окраинах г. Томска и в его окрестностях // Энтомологические исследования в Северной Азии. Новосибирск, 2006. С. 429–430.
8. *Романенко В.Н.* Мониторинг видового состава и численности иксодовых клещей (Parasitiformes: Ixodidae) в антропургических биотопах // Вестн. Том. гос. ун-та. 2009. № 324. С. 376–379.
9. *Романенко В.Н.* Особенности распределения таежного клеща (Ixodidae) в г. Томске // Паразитология. 1999. № 1. С. 61–65.
10. *Романенко В.Н.* Видовой состав клещей рода *Ixodes* в антропогенно нарушенных биотопах // Алтай: экология и природопользование. Бийск : РИО БПГУ, 2005. С. 129–134.
11. *Романенко В.Н.* Продолжительность сезона активности клещей рода *Ixodes* в антропогенных ландшафтах таёжной зоны Западной Сибири // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск, 2009. С. 243–245.
12. *Романенко В.Н.* Многолетняя динамика численности и видового состава иксодовых клещей (Ixodidae) на антропогенно нарушенных и естественных территориях // Паразитология. 2011. № 5. С. 384–391.
13. *Романенко В.Н.* Иксодовые клещи (Parasitiformes: Ixodidae) в парках и окрестностях г. Томска // Материалы Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы науки и образования в области естественных и сельскохозяйственных наук» (27–28 апреля). Петропавловск, 2012. Ч. III. С. 257–263.
14. *Романенко В.Н., Кондратьева Л.М.* Заражённость иксодовых клещей, снятых с людей, вирусом клещевого энцефалита на территории города и его окрестностей // Паразитология. 2011. № 1. С. 3–10.
15. *Чаусов Е.В., Терновой В.А., Протопопова Е.В. и др.* Генетическое разнообразие инфекционных агентов, переносимых иксодовыми клещами, в г. Томске и его пригородах // Паразитология. 2009. № 5. С. 374–388.
16. *Петрищева П.А., Олсуфьев Н.Г.* Методы изучения природных очагов болезней человека. М. : Медицина, 1964. 307 с.
17. *Романенко В.Н.* Факторы, влияющие на продолжительность сезона активности пастбищных клещей рода *Ixodes* в антропогенных ландшафтах Западной Сибири // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований в области зоологии беспозвоночных. Томск, 2011. С. 110–115.
18. *Мельникова О.В., Ботвинкин А.Д., Данчинова Г.А.* Сравнительные данные о зараженности вирусом клещевого энцефалита голодных и питавшихся таежных клещей (по результатам иммуноферментного анализа) // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1997. № 1. С. 44–49.
19. *Алексеев А.Н.* Диагностически и клинически важные аспекты изучения смешанных клещевых инфекций // РЭТ-инфо. 2004. № 3. С. 10–16.
20. *Маракулин В.П., Зинченко Н.С.* Применение инсектоакарицидного средства «Акаритокс» при проведении наземных акарицидных обработок в Томской области // Сибирь-Восток. 2006. № 5. С. 48–49.

Поступила в редакцию 03.10.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 67–76

doi: 10.17223/19988591/24/5

Tatjyna M. Pankina[1], Vladimir N. Romanenko[2], Svetlana I. Istratkina[1], Aleksandr V. Shichin[1], Tatjyna M. Poltorackaj[1]

[1] *Center of Hygiene and Epidemiology in Tomsk region, Tomsk, Russia*
[2] *Tomsk State University, Tomsk, Russia*

ACARIOLOGICAL SITUATION IN THE SOUTH PART OF TOMSK REGION

There are some centers of natural diseases, trans-missed by ixodes ticks on the territory of Tomsk region. The most dangerous of this are ixodes ticks encephalitus (ITE) and ixodes ticks borreliosus (ITB); but some other diseases have been registered (erlihiosus, West Nile fever). Between 16000 to 25000 suction attacks of ticks and up to 1000 morbid events are registered on the territory of Tomsk region annually. Ixodes pavlovskyi Pom 1946 dominated on town and suburbs territories, but as far as from town and the Tom river valley Ixodes persulcatus P.Sch 1930 became dominant species (up to 100%).

Seasonal activity of ticks in Tomsk district characterized by a cleary shown one pike. Maximal density of ticks is registered in the first part of June, but in August most part of ticks disappears. On the town's territory the pike of activity is registered early – in the 2–3 decades of May. On the town's territory ticks disappear at the end of June and on the suburbs territories up to mid-July respectively (2–4 weeks earlier). The whole period of ticks activity on the south part of Tomsk region is 120–200 days in case of absence of human impact. Ticks virus infectiousness collected from the grass on the territory of Tomsk district was specified. The part of ticks infected by ITE was 1.9–7.7% during 2002–2011. The lowest part of infected ticks was nearby Kolarovo (0–6.3%) and Kurlek (0–0.5%) villages. There were no viruses in ticks collected nearby Semiluzhki and kuzovlevo villages, The high part of infected ticks were collected in the forests nearby Bogashevo (up to 11.1%), Haldeevo (up to 12.7%) and Nekrasovo (up to 13.3%) villages. Virus of ITE was specified more often (by the IFA method) in ticks suckinghu-man blood. The virus of ITE was found in the ticks sucking human blood as often as: in Kolarovo 21.2–29.7% in Bogashevo – 15.7–33.3%, in Haldeevo – 16.0–22.2%. In the ticks sucked to a human in Tomsk and in suburbs the virus of ITE was found in Ixodes pavlovskyi (from 34.76%) and in Ixodes persulcatus (49.78%). Among ticks inhabited in the natural ecosystems of Tomsk the percent of ticks infected by ITB was up to 63,8 in Academgorodok and up to 36,4% nearby Irkutsky road. The virus of ITB was found in ticks in Kolarovo (62%), in Bogashevo – up to 36.6%, in Haldeevo – up to 40% , in Nekrasovo – 15.4% and in Kuzovlevo – 13.3%. The middle percent of ITB infected ticks in Tomsk region was between 21.3 and 49.8% during last ten years. There were maxi-mal infectiousness among ticks collected from the grass in spring period (3.1–7.1%); in the mid-July there were few infectious ticks only. The percent of infectiousness among over-wintering ticks were at the minimum in spring (19–25%), but increasing during summer up to 32–35%. The most effective measure against ticks was on the territories with clear borders and with good preliminary preparation for the action. For example, on the territories of summer child camps the effectiveness of actions was 95–100% and the number of sucking ticks were as less as ten during the season.

Key words: *ixodid ticks, tick-borne infections, non-specific prophylaxis*

Received October 03, 2013

УДК [597.6+598.1](571.1)
doi: 10.17223/19988591/24/6

Л.А. Эпова[1], В.Н. Куранова[2], С.Г. Бабина[1]

[1] Государственный природный заповедник «Кузнецкий Алатау» (г. Междуреченск)
[2] Томский государственный университет (г. Томск)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ЗАПОВЕДНИКА «КУЗНЕЦКИЙ АЛАТАУ» В ГРАДИЕНТЕ ВЫСОТНОЙ ПОЯСНОСТИ (ЮГО-ВОСТОК ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

Рассмотрены и обобщены сведения о видовом составе, биотопическом и вертикальном распределении, обилии земноводных и пресмыкающихся на территории заповедника «Кузнецкий Алатау». Показано, что в заповеднике обитают 2 вида земноводных (серая жаба и остромордая лягушка) и 3 яйцеживородящих вида пресмыкающихся (живородящая ящерица, обыкновенная гадюка, обыкновенный щитомордник), которые распределены крайне неравномерно. Высокая заселенность местообитаний характерна для серой жабы (52,5%) и остромордой лягушки (47,4%), низкая – для живородящей ящерицы (15%) и обыкновенной гадюки (7,5%). Обыкновенный щитомордник, имеющий северную периферию ареала, на ключевых участках не встречен. Земноводные и пресмыкающиеся отсутствуют в горно-тундровом поясе. Наибольшее обилие земноводных характерно для черневых лесов горно-лесного пояса, с подъемом в горы оно заметно снижается. В сообществе земноводных субальпийского пояса доминирует остромордая лягушка, черневой тайги низкогорья – серая жаба ($p < 0,01$). Пресмыкающиеся распространены неравномерно: живородящая ящерица доминирует в сообществах субальпийского и горно-лесного поясов ($p < 0,01$), обыкновенная гадюка обычна в черневой тайге низкогорья и редка в субальпийском среднегорье.

Ключевые слова: *земноводные; пресмыкающиеся; пространственное распределение; обилие; вертикальная зональность; заповедник «Кузнецкий Алатау»; Западная Сибирь.*

Введение

Заповедник «Кузнецкий Алатау» (54°N, 87–88°E) расположен в центральной части хребта Кузнецкий Алатау, являющегося частью Кузнецкого нагорья, и занимает около 5% восточной территории Кемеровской области в границах трех административных районов: Тисульского, Новокузнецкого и Междуреченского. Площадь заповедника 412 900 га [1] (рис. 1). Особенностью горных экосистем является высотная поясность, определяющая комплекс местообитаний, экологические условия которых резко различаются, что оказывает влияние на вертикальное распределение позвоночных животных в горах, в том числе земноводных и пресмыкающихся [2–8]. Для

Кузнецкого Алатау характерны лесостепной, горно-лесной, субальпийский и горно-тундровый высотные пояса, причем условия среды между разными макросклонами различаются [9–11].

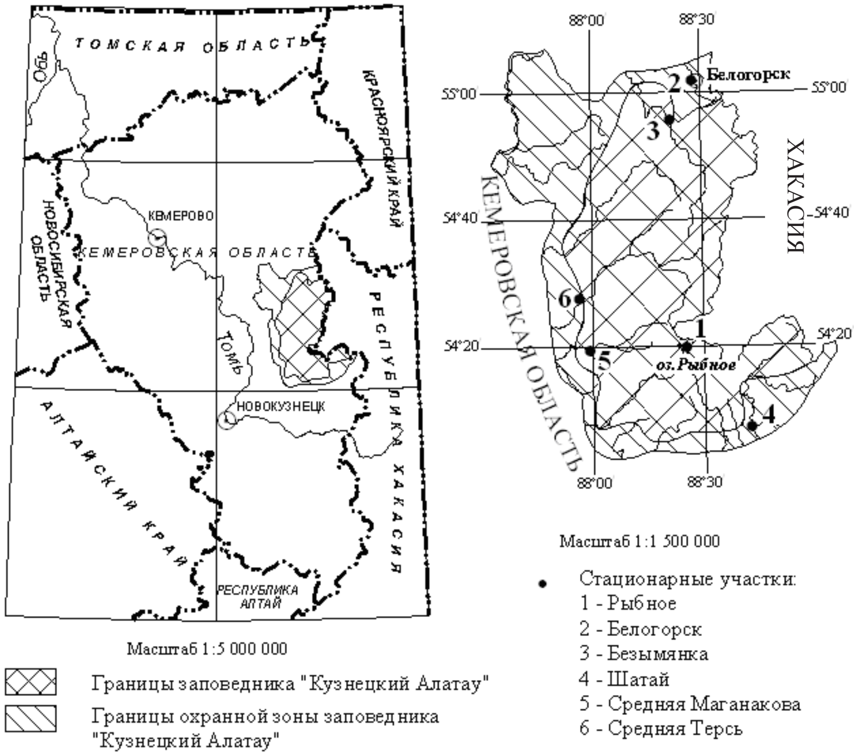


Рис. 1. Карта-схема хребта Кузнецкий Алатау с указанием стационарных участков мест сбора материала в заповеднике «Кузнецкий Алатау» и на сопредельной территории в 2005–2012 гг.

В настоящее время проведена инвентаризация, выявлены особенности распределения и неоднородности населения птиц и млекопитающих, а также среды их обитания на горном массиве, включая заповедную территорию [12–16]. Специальные исследования фауны и экологии земноводных и пресмыкающихся заповедника не проводились. Фрагментарные сведения о находках отдельных видов имеются в материалах ежегодных «Летописей природы» (2005–2011) и обзорных публикациях по фауне заповедника [17–19]. Сведения о земноводных и пресмыкающихся сопредельных с заповедником территорий (западная часть Кемеровской области, Хакасия) представлены в ряде публикаций [17, 18, 20–27].

Цель настоящего исследования – анализ и обобщение сведений о видовом составе, биотопическом и вертикальном распределении, обилии земноводных и пресмыкающихся территории заповедника «Кузнецкий Алатау».

Материалы и методики исследования

Основой для настоящего сообщения послужили архивные материалы заповедника «Кузнецкий Алатау» («Летописи природы» за 2005–2011 гг.) и результаты специальных полевых работ, проведенных в период с первой декады мая по первую декаду сентября 2012 г.

Физико-географическая характеристика района исследований. Основная часть территории заповедника находится на западном макросклоне хребта Кузнецкий Алатау, представляющего собой вытянутый в меридиональном направлении передовой массив Алтае-Саянской горной системы, объединяющий группу сглаженных хребтов асимметричного строения [11]. В геоморфологическом отношении Кузнецкий Алатау не является единым хребтом, это совокупность разобщенных сложной системой глубоких речных долин, средневысотных, носящих глыбовый характер массивов. Причем наибольшее расчленение наблюдается в его южной части, в районе хребтов, расположенных в верховьях рек Уса, Черный и Белый Июс, Верхняя и Средняя Терсь [28]. Исследуемый район относится к Салаирско-Кузнецкой подпровинции темнохвойной черневой тайги и отличается разнообразием растительного покрова, обусловленным проявлением как высотной поясности, так и широтной зональности [29]. Особенностью высотной поясности региона является сочетание циклонического ряда поясов на наветренных склонах и антициклонического – на восточном макросклоне, отличающемся аридностью климата [30]. Нами осуществлены исследования земноводных и пресмыкающихся высокогорной части и западного склона хребта. Среднегодовая температура воздуха в этом регионе 0,4°С, среднесуточная температура зимой –14,1°С, летом +17,8°С. Максимальная температура +32,5°С, минимальная – минус 38,2°С. Самые теплые месяцы – июнь, июль, август, а самые холодные – декабрь, январь и февраль. Сумма осадков за год составляет 1 043,7 мм, наибольшее их количество выпадает осенью (453,2 мм). Устойчивый снежный покров формируется к третьей декаде октября. Средняя высота устойчивого снежного покрова зимой 91,4 см (метеостанция Ненастная, 54°45’ с.ш., 88°49 в.д., 1 183 м над ур.м.) [31]. Климатические условия, особенно в высокогорной местности, суровые: выпадает очень большое количество ливневых осадков, в летнее время бывают заморозки.

В заповеднике «Кузнецкий Алатау» исследования населения земноводных и пресмыкающихся осуществлены в трех высотных поясах с диапазоном абсолютных высот 300–1 600 м над ур.м. Сведения получены с шести стационарных участков, расположенных на значительном удалении друг от друга, и в разных высотных поясах: оз. Рыбное, окрестности пгт Белогорск, кордонов Безымянка, Шатай, Средняя Терсь и Средняя Маганакова (рис. 1, табл. 1). Природно-климатические особенности обследованных участков более или менее полно отражают разнообразие условий Кузнецкого Алатау.

Первый ключевой участок – оз. Рыбное – расположен в самой высокогорной части заповедника в окрестностях горных вершин Каным и Белый Голец. Здесь представлены ландшафты горно-тундрового и субальпийского поясов. В пределах горно-тундрового выделяют три высотные полосы: верхняя – дриадовые, каменисто-щебнистые тундры, средняя – ерниковые тундры, нижняя – альпийские луга, формирующие мозаичные комплексы с горными тундрами (рис. 2, *А*, *Б*). Они располагаются фрагментарно и часто связаны со снежниками на седловинах и склонах гор [32]. Вершины гор покрыты каменисто-щебнистым материалом с вкраплением луговой, кустарниковой и мохово-лишайниковой тундры [9]. Субальпийский пояс занимает абсолютные высоты в пределах 1 000–1 300 м над ур.м., причем курумы снижают границу субальпийского пояса на 100–200 м. Растительность образует две четко выраженные высотные полосы. Верхняя часть – субальпийские луга и кустарники, где протекают небольшие ручьи, берега которых представляют собой заболоченные участки с топкой почвой и крупными травяными кочками. Учетные маршруты проложены по старой заброшенной дороге, в глубоких колеях часто встречаются лужи, пересыхающие за несколько жарких дней. Нижняя часть субальпийского пояса – лесолуговой комплекс, в котором распространены редколесья из кедра, пихты и березы извилистой. Озеро Рыбное, расположенное на высоте 1 050 м над ур.м., ледникового происхождения. Вода в нем постоянно пополняется талыми водами, в течение лета не прогревается, дно каменистое, водная растительность отсутствует. В непосредственной близости расположены заболоченные луга и небольшие хорошо прогреваемые болота (рис. 3, *А*, *Б*).

Лесной горный пояс занимает значительную площадь, в нем отдельно выделены подпояса темнохвойных и черневых лесов. Второй, третий и четвертый участки (соответственно Белогорск, Безымянка и Шатай) расположены в подпоясе темнохвойной тайги в высотном диапазоне от 500 до 800 м над ур.м. северной, центральной и южной частей хребта (см. рис. 1). Леса представлены кедровыми, елово-пихтовыми и кедрово-пихтовыми насаждениями (рис. 2, *В*). Подходящие для нереста земноводных стоячие и полупроточные водоемы встречаются в поймах рек Кия, Шатай и их притоков (рис. 3, *В*, *Г*). В окрестностях Белогорска протекают несколько мелких рек, в большом количестве встречаются глубокие непересыхающие лужи на сильно разбитых дорогах.

Пятый и шестой участки (Средняя Терсь и Средняя Маганакова) находятся в подпоясе черневых лесов в пределах абсолютных высот 300–500 м над ур.м. В древесном пологе черневых лесов господствуют пихта, береза, осина, местами примешиваются кедр и ель. Для них характерны высокотравье и слабо развитый моховый покров. Распространение черневой тайги не является сплошным. Вклиниваются довольно значительные площади, занятые вторичными смешанными березовыми и чисто осиновыми лесами, Т а б л и ц а 1

Ключевые участки, сроки исследований, методы отлова и учета и объем материала (заповедник «Кузнецкий Алатау», 2005–2012 гг.)

Вертикальный пояс / подпояс		Локалитет	Диапазон высот, м над ур.м.	Координаты	Сроки работ	Вид учетных работ	Отработано, конусо-суток	Пройдено маршрутов, км
Горно-тундровый пояс	Дриадовые, каменисто-щебнистые тундры	Озеро Рыбное	1 009–1 600	54°19’N 88°24’E	14.07 – 31.08.2005; 20.07 – 31.08.2010; 14.08 – 25.08.2011; 06.07 – 09.08.2012	Отлов и учет ловчими канавками и заборчиками; маршрутные учеты	1 816	68
	Ерниковые тундры							
	Альпийские луга							
Субальпийский пояс	Субальпийские луга и заросли субальпийских кустарников						3 580	
	Лесолуговой комплекс (субальпийские редколесья)							
Горно-лесной пояс	Темнохвойно-таежное среднегорье	Белогорск	725–740	55°01’N 88°27’E	30.08 – 11.09.2012	Отлов и учет ловчими канавками и заборчиками; маршрутные учеты	500	20

Окончание табл. 1

Вертикальный пояс / подпояс		Локалитет	Диапазон высот, м над ур.м.	Координаты	Сроки работ	Вид учетных работ	Отработано, конусо-суток	Пройдено маршрутов, км
Горно-лесной пояс		Безымянка	520–640	54°55’N 88°21’E	01.07 – 30.08.2007; 13.07– 29.07.2009; 29.08 – 11.09.2012	Отлов и учет ловчими канавками и заборчиками; маршрутные учеты	5 729	116,7
		Шатай	500	54°07’N 88°42’E	15.07 – 30.08.2008	Отлов и учет ловчими канавками и заборчиками;	1 625	–
	Таежно-черневое низкогорье	Средняя Маганакова	300–500	54°19’N 87°58’E	01.07 – 01.09.2006; 01.07– 27.07.2008	Отлов и учет ловчими канавками и заборчиками; маршрутные учеты	2 512	17,7
		Средняя Терсь	290–350	54°27’N 87°56’E	06.05 – 24.05.2012	Маршрутные учеты	–	134

на месте гарей и вырубок [9]. Здесь преобладают влажные долинные березовые, березово-осиновые и смешанные березовые леса с примесью кедра (рис. 2, *Г*). Гидрологическая сеть представлена несколькими крупными реками и множеством небольших рек и ручьев. Часто встречаются заболоченные луга и болота, в поймах при разливе рек и таянии снега образуется множество небольших прогреваемых водоемов (рис. 3, *В*, *Г*).

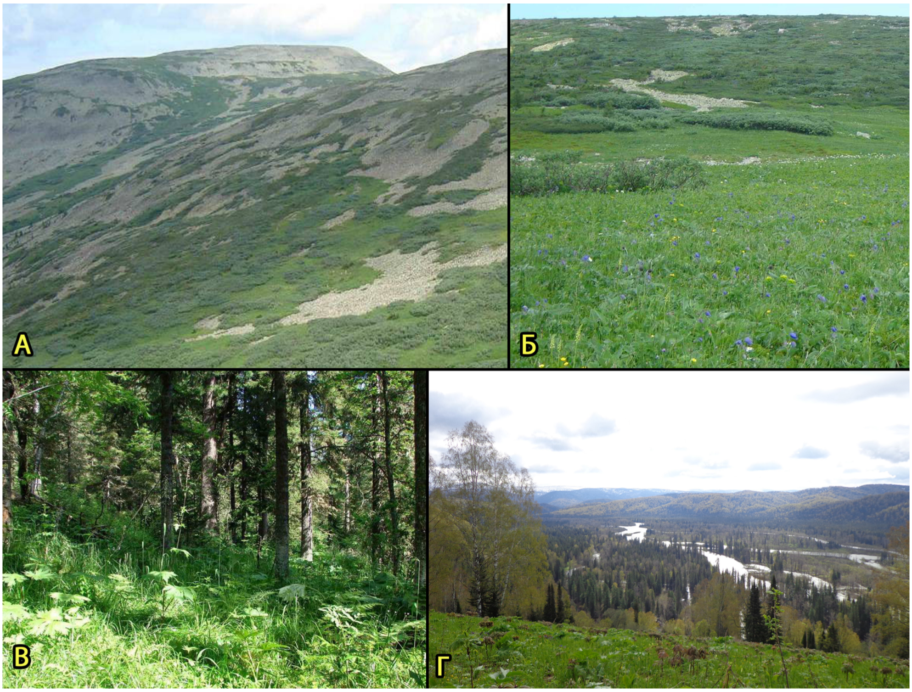


Рис. 2. Типичные биотопы вертикальных поясов заповедника «Кузнецкий Алатау»: *А* – каменисто-щебнистые тундры (окрестности стационара оз. Рыбное, горно-тундровый пояс, 1 300–1 600 м над ур.м., июнь 2005 г.); *Б* – субальпийские луга (окрестности стационара оз. Рыбное, субальпийский пояс, 1 200 м над ур.м., июнь 2005 г.); *В* – березово-пихтовый лес (окрестности кордона Шатай, лесной пояс, подпояс темнохвойной тайги, 500 м над ур.м., июль 2008 г.); *Г* – долинный пихтово-березовый лес с примесью кедра (окрестности кордона Средняя Терсь, лесной пояс, подпояс черневой тайги, 350 м над ур.м., май 2013 г.). Фото С.Г. Бабиной, Л.А. Эповой

Материал и методики. Весной отловы земноводных производили в нерестовых водоемах и на пробных площадках руками и сачком. После периода размножения отловы и учеты осуществлены канавками и заборчиками из полиэтиленовой пленки и фанеры с вкопанными конусами и полиэтиленовыми банками емкостью 5 литров. Заборчики устанавливали на заболоченной почве при невозможности выкопать ловчую траншею [33, 34].

Рис. 3. Водоемы заповедника «Кузнецкий Алатау»: *А* – оз. Рыбное (1 050 м над ур.м.), *Б* – осоково-шульциевое болото (950 м над ур.м.), (окрестности стационара оз. Рыбное, июль 2012 г.), *В, Г* – водоемы в пойме реки Средняя Терсь (окрестности стационара Средняя Терсь, лесной пояс, подпояс черневой тайги, долинный пихтово-березовый лес с примесью кедра, 300 м над ур.м., май 2013 г.). Нерестовые водоемы серой жабы и остромордой лягушки. Фото Л.А. Эповой

С 2005 по 2012 г. учет земноводных проведен ловчими канавками в 37 биотопах оз. Рыбное, окрестностей пгт Белогорск, кордонов Безымянка, Шатай и Средняя Маганакова (см. табл. 1, рис. 1). Всего отработано 15 762 конусо-суток, зарегистрировано 576 особей земноводных двух видов. Кроме того, земноводных и пресмыкающихся учитывали маршрутным методом, используя учетные ленты шириной 1 м (на сильно заросших травой участках) и 2–3 м (на открытых участках). В зависимости от характера рельефа длина маршрутов составляла от 0,5 до 10 км [34–36]. За период с 2006 по 2009 г. и в 2012 г. на оз. Рыбное, в окрестностях пгт Белогорск, на кордонах Безымянка, Средняя Маганакова и Средняя Терсь на 12 маршрутах (см. табл. 1) отмечено 114 особей земноводных и 180 особей пресмыкающихся. Описание биотопов проведено по общепринятой схеме [34, 37]. Точки находок земноводных и пресмыкающихся с указанием координат и высоты над уровнем моря фиксировали с помощью универсального спутникового навигатора GPS (Garmin 62S).

Индекс доминирования (%) определен как отношение количества особей данного вида к общему числу особей всех видов, отловленных на участке [38]. В качестве основного показателя численности животных использовали *индекс обилия*, оцененный как число особей учитываемых животных в пересчете на одну из принятых единиц: земноводных – количество особей на 100 цилиндро-суток, пресмыкающихся – количесвто особей на гектар [39]. Для сравнимости данных по обилию земноводных, полученных маршрутным способом и ловчими канавками, использовали коэффициент перевода относительных значений обилия с 1 га на 100 ц/с [39, 40]. При описании распределения животных и их населения использовали границы балльных оценок обилия и степени преобладания по А.П. Кузякину [41]. Для сравнения индекса доминирования видов в разных биотопах высотных поясов и между последними использовался критерий Фишера. Результаты учетных работ занесены в базы MS Excel и Access. Данные GPS-навигатора обработаны с помощью программ OziExplorer и ArcGIS.

Видовые и родовые названия земноводных и пресмыкающихся, а также их порядок даны по Е.А. Дунаеву и В.Ф. Орловой [42].

Результаты исследования и обсуждение

Видовое разнообразие. На территории Кемеровской области и пограничной с ней Хакасии обитают семь видов земноводных: сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* Dybowski in Dybowski et Godlewski, 1870; обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758); обыкновенная, или серая, жаба *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758); зеленая жаба *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1768); озерная лягушка *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771); сибирская лягушка *Rana amurensis* Boulenger, 1886; остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842, а также шесть видов пресмыкающихся: прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758; живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787); обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758); узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773); обыкновенный щитомордник *Gloydius halys* (Pallas, 1776); обыкновенная гадюка *Pelias berus* (Linnaeus, 1758) [17, 18, 25–27, 42].

Батрахо- и герпетофауна заповедника «Кузнецкий Алатау» значительно беднее по видовому составу. Здесь нами зарегистрировано обитание двух видов бесхвостых земноводных – серой жабы и остромордой лягушки, а также двух видов пресмыкающихся – живородящей ящерицы и обыкновенной гадюки. Кроме того, имеются сведения о находках обыкновенного щитомордника на горе Чемодан и в среднем течении р. Верхняя Терсь [19, 27]. По данным Е.П. Симонова [25], северная граница ареала *G. halys* доходит до гор Кузнецкого Алатау. За период полевых работ данный вид нами не встречен. Все отмеченные виды имеют широкое распространение в Палеарктике, достигая в отдельных местообитаниях высокой численности.

Биотопическое распределение, встречаемость и обилие. На заповедной территории в пределах горно-тундрового, субальпийского и горно-лесного высотных поясов нами обследовано 40 местообитаний (табл. 2). В горно-тундровом поясе земноводные и пресмыкающиеся отсутствуют. Исследованные участки дриадовых, каменисто-щебнистых и ерниковых тундр расположены на вершине водораздела, характеризуются очень сухой, каменистой почвой и скудной растительностью. В целом условия для земноводных и пресмыкающихся здесь неблагоприятные – отсутствуют нерестовые водоемы, сильные холодные ветра и частые туманы препятствуют прогреванию приземных слоев воздуха и земли. В местообитаниях субальпийского и горно-лесного высотных поясов отмечено обитание двух видов земноводных – серой жабы и остромордой лягушки, а также двух видов пресмыкающихся – живородящей ящерицы и обыкновенной гадюки.

Земноводные. Серая жаба встречена в 21 из 40 исследованных местообитаний (52,5%). В субальпийском поясе редка в высокотравных редколесьях, но обычна, как и остромордая лягушка, на увлажненных лугах и болотах в окрестностях оз. Рыбное. Встречаемость и суммарное обилие серой жабы ниже таковых остромордой лягушки (соответственно в 6 и 5,7 раза, см. табл. 2). В горно-лесном поясе распространена неравномерно. В темнохвойной тайге среднегорья из 23 местообитаний не отмечена в 15 (65,2%), в остальных (21,7%) – редка (березово-пихтовые, елово-пихтовые разнотравные, елово-пихтовые с примесью кедра, пихтово-еловые папоротниковые леса и пойменные луга) или обычна (13,1%). В черневой тайге низкогорья серая жаба населяет все исследованные местообитания (n = 11), причем в пяти биотопах встречаемость ее выше, чем остромордой лягушки. На участке Средняя Маганакова многочисленна во вторичном березово-разнотравном и в высокотравном березово-осиновом лесах, в остальных местообитаниях обычна. На участке Средняя Терсь исследования проводили в период размножения, и значительное количество взрослых особей отловлено и учтено в нерестовых водоемах (см. табл. 2; рис. 3, *В, Г*). В это время, по данным маршрутных учетов в долинных и присклоновых пихтово-березовых лесах, серая жаба редка (0,01–0,12 особей / 100 ц/с).

С подъемом в горы индекс доминирования и обилие вида резко сокращаются (рис. 4). В черневой тайге низкогорья серая жаба многочисленна, выше – в подпоясе темнохвойных лесов – обилие ее сокращается в 6, а в субальпийском поясе – в 29 раз (табл. 2). Таким образом, наибольшее обилие этого вида отмечено в умеренно влажных хвойных и смешанных лесах с густой растительностью, на пойменных лугах и болотах, что соответствует литературным источникам [7, 43].

Остромордая лягушка из исследованных местообитаний в заповеднике зарегистрирована в 19 (47,5%). Индекс доминирования *R. arvalis* возрастает в направлении от черневого низкогорья к субальпийскому среднегорью (рис. 4).

Таблица 2

Вертикальная приуроченность, биотопическое распределение и обилие земноводных и пресмыкающихся заповедника «Кузнецкий Алатау» (2005–20012 гг.)

Пояс, подпояс	Местообитание	Земноводные			Пресмыкающиеся		
		Всего отловлено, экз.	Индекс доминирования / обилие*		Всего отловлено экз., абс.	Индекс доминирования / обилие**	
			Bufo bufo	*Rana arvalis*		*Zootoca vivipira*	*Pelias berus*
	Озеро Рыбное						
Горно-тундровый	Дриадовые, каменисто-щебнистые тундры	0	0	0	0	0	0
	Ерниковые тундры	0	0	0	0	0	0
	Альпийские луга	0	0	0	0	0	0
	Суммарный индекс доминирования / обилие по горно-тундровому поясу	0	0	0	0	0	0
Субальпийский	Субальпийские луга и кустарники	0	0	0	12	25,6 / 2,4	2,3 / 0,2
	Субальпийские редколесья из кедра, пихты и березы	37	2,5 / 0,2	28,6 / 2,3	7	16,3 / 0,8	0
	Болота	82	11,8 / 1,6	57,1 / 7,9	24	55,8 / 5,3	0
	Суммарный индекс доминирования / обилие по субальпийскому поясу	119	14,3 / 1,8	85,7 / 10,2	43	97,7 / 8,5	2,3 / 0,2
Лесной, таежно-темнохвойный среднегорья	Белогорск						
	Пихтово-ивовые высокотравные леса	0	0	0	0	0	0
	Вторичные пихтово-осиново-березово-разнотравные теса	8	77,8 / 6,1	11,1 / 0,9	0	0	0
	Елово-пихтовые разнотравные леса	1	11,1 / 1	0	0	0	0
	Злаково-разнотравные покосы	0	0	0	0	0	0
	Березово-елово-пихтовые разнотравные леса	0	0	0	0	0	0
	Суммарный индекс доминирования / обилие по участку	9	88,9 / 7,1	11,1 / 0,9	0	0	0
	Безымянка						
	Разнотравно-злаковые луга в березово-пихтовом лесу	1	3,6 / 0,1	0	0	0	0
	Разнотравно-чемерицевый луг	0	0	0	0	0	0
	Злаково-чемерицевый луг	0	0	0	0	0	0

П р о д о л ж е н и е т а б л. 2

Пояс, подпояс	Местообитание	Земноводные			Пресмыкающиеся		
		Всего отловлено, экз.	Индекс доминирования / обилие*		Всего отловлено экз., абс.	Индекс доминирования / обилие**	
			Bufo bufo	*Rana arvalis*		*Zootoca vivipira*	*Pelias berus*
	Пойменный разнотравно-злаковый луг	6	17,9 / 0,7	3,6 / 0,1	0	0	0
	Разнотравный елово-пихтовый лес	1	3,6 / 0,1	0	0	0	0
	Елово-пихтово-березово-разнотравный лес	8	0	28,6 / 1,5	0	0	0
	Елово-пихтовый лес с примесью кедра	2	7,1 / 0,3	0	0	0	0
	Пихтово-еловый папоротниковый лес	1	3,6 / 0,2	0	0	0	0
	Елово-березовый долинный лес	1	0	3,6 / 0,2	0	0	0
	Вторичный пихтово-березовый лес	8	0	28,6 / 1,2	0	0	0
	Суммарный индекс доминирования /обилие по участку	28	35,7 / 1,4	64,3 / 3	0	0	0
Лесной, таежно-темнохвойный среднегорья	Шатай						
	Лесной разнотравно-злаковый луг	0	0	0	0	0	0
	Лесной высокотравно-разнотравный луг	0	0	0	0	0	0
	Пихтово-папоротниковый луг	0	0	0	0	0	0
	Лесной папоротниковый луг	0	0	0	0	0	0
	Березово-пихтово-караганово-разнотравный лес	3	66,7 / 1	33,3 / 0,5	0	0	0
	Березово-пихтово-злаково-разнотравный лес	0	0	0	0	0	0
	Пихтово-разнотравно-злаковый лес	0	0	0	0	0	0
	Пихтово-мохово-черничный лес	0	0	0	0	0	0
	Суммарный индекс доминирования / обилие по участку	3	66,7 / 1	33,3 / 0,5	0	0	0
	Суммарный индекс доминирования / обилие по подпоясу темнохвойных лесов	31	38,7 / 9,5	61,3 / 4,4	0	0	0

Окончание табл. 2

Пояс, подпояс	Местообитание	Земноводные			Пресмыкающиеся		
		Всего отловлено, экз.	Индекс доминирования / обилие*		Всего отловлено экз., абс.	Индекс доминирования / обилие**	
			Bufo bufo	*Rana arvalis*		*Zootoca vivipira*	*Pelias berus*
Лесной, таежно-черневый низкогорья	Средняя Маганакова						
	Лесной хвощово-злаково-разнотравный луг (покос)	21	3,1 / 2,2	4,1 / 2,9	0	0	0
	Высокотравный злаково-разнотравный луг	11	2,7 / 2,4	1,0 / 0,9	0	0	0
	Высокотравный березово-осиновый лес	43	9,6 / 12	5,1 / 6,4	0	0	0
	Смешанный кедровый хвощово-папоротниково-высокотравный лес	24	4,4 / 5,7	3,8 / 4,8	0	0	0
	Ивовый высокотравно-звездчатковый лес	27	4,8 / 4,3	4,4 / 4	30	100 / 4,3	0
	Березово-пихтовый папоротниково-высокотравный лес	55	6,8 / 5,5	11,9 / 9,6	0	0	0
	Пихтово-еловый папоротниково-кисличный лес	33	4,1 / 5,9	7,2 / 10,3	0	0	0
	Вторичный березово-разнотравный лес	79	16,7 / 14,9	10,2 / 9,1	0	0	0
	Суммарный индекс доминирования /обилие по участку	293	52,2 / 52,9	47,8 / 48	30	100 / 4,3	0
	Средняя Терсь						
	Долинный пихтово-березовый лес с примесью кедра	3	1,25 / 0,01	2,5 / 0,03	60	54,3 / 2,1	9,6 / 0,4
	Присклоновый пихтово-елово-березовый лес	8	5 / 0,12	5 / 0,12	34	33,0 / 2,9	3,2 / 0,3
	Нерестовый водоем в пойме	69	72,5 / –	13,75 / –	0	–	–
	Суммарный индекс доминирования / обилие по участку	80	78,75 / –	21,25 / –	94	87,2 / 2,5	12,8 / 0,35
	Суммарный индекс доминирования / обилие по подпоясу черневых лесов	373	57,9 / 53,03	42,1 / 48,15	124	90,3 / 7,5	9,7 / 1,05

* % / кол-во особей / 100 ц-сут

** % / кол-во особей / га

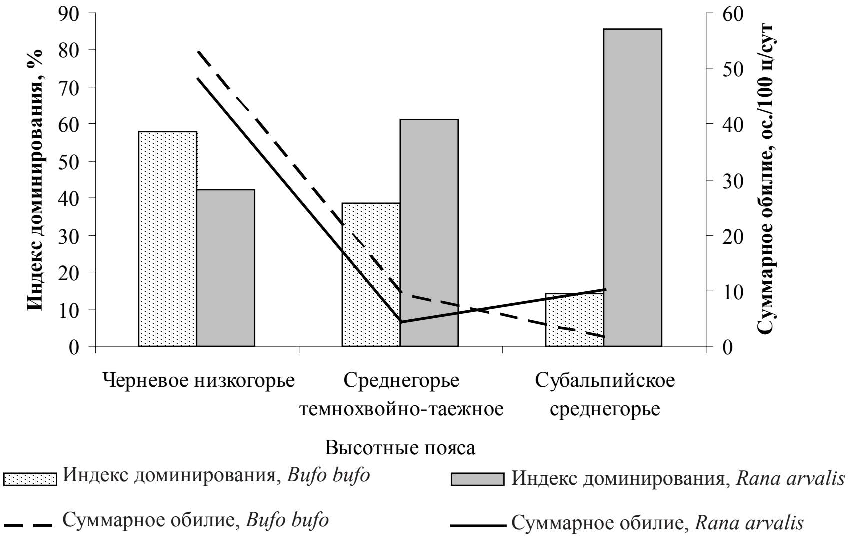


Рис. 4. Изменение индекса доминирования (%) и обилия (ос./100ц/сут) серой жабы *Bufo bufo* и остромордой лягушки *Rana arvalis* в градиенте высотной зональности (объединенные данные; заповедник «Кузнецкий Алатау», 2005–2012 гг.)

В субальпийском поясе вид не отмечен на субальпийских лугах, однако на горных болотах (рис. 3, *Б*) его встречаемость в 2, а обилие – в 3–4 раза выше, чем в кедрово-пихтово-березовых редколесьях (см. табл. 2). В темнохвойной тайге среднегорья отсутствует в большинстве местообитаний (74%). Здесь вид обычен во вторичных пихтово-березовых и елово-пихтово-березово-разнотравных лесах (соответственно 1,2 и 1,5 особей/100 цилиндро-суток), редок – на пойменных разнотравных лугах (0,1) и в лесах – долинных смешанных (0,2), березово-пихтово-караганово-разнотравных (0,5) и вторичных пихтово-осиново-березово-разнотравных (0,9) (табл. 2). В черневой тайге низкогорья остромордая лягушка распространена повсеместно; многочисленна в пихтово-еловом папоротниково-кисличном лесу (10,3), обычна в лесах – березово-разнотравных (9,1), березово-пихтовых высокотравных (9,6), березово-осиновых (6,4), смешанных высокотравных (4,6), ивовых (4), редка – на высокотравных злаково-разнотравных лугах (0,9). В период размножения при совместном использовании нерестового водоема встречаемость половозрелых особей *R. arvalis* в 5,3 раза меньше таковой *B. bufo*. Суммарное обилие остромордой лягушки меняется в разных высотных поясах: в темнохвойной тайге среднегорья по сравнению с черневыми лесами низкогорья оно сокращается в 11 раз, а в субальпийском поясе увеличивается 2,3 раза (см. табл. 2).

Распределение видов в сообществах земноводных внутри высотных поясов различно. Так, в субальпийском поясе остромордая лягушка во всех биотопах доминирует над серой жабой ($\varphi_{эмп}$ = 11,2; $p < 0,01$). В хвойных разнотравных и папоротниковых лесах темнохвойной тайги среднегорья встречена только серая жаба, а смешанные разнотравные леса населяет исключительно остромордая лягушка, в остальных биотопах земноводные отсутствуют. В черневой тайге низкогорья серая жаба – доминирующий вид ($\varphi_{эмп}$ = 4,33; $p < 0,01$), хотя имеются биотопические отличия по встречаемости. Так, в березово-осиновых и вторичных березово-разнотравных лесах доминирующим видом является серая жаба ($\varphi_{эмп}$ = 2,85 и 0,05 соответственно; $p < 0,01$), а в березово-пихтовых лесах – остромордая лягушка ($\varphi_{эмп}$ = 2,89; $p < 0,01$). В остальных биотопах различия по встречаемости видов не значимы (табл. 2).

Таким образом, земноводные отсутствуют в горно-тундровом поясе и на субальпийских лугах. В горах отмечается дефицит тепла и влаги, отсутствуют условия для размножения, поэтому биотопы горно-тундрового пояса являются для них неблагоприятными [7, 43]. На исследуемой территории они предпочитают влажные и прогреваемые смешанные леса с наличием пригодных для нереста водоемов, пойменные луга и болота. Наибольшее обилие земноводных зарегистрировано на болотах субальпийского пояса и в таежно-черневых низкогорьях, наименьшее – в темнохвойных лесах. Для серой жабы характерен более широкий спектр местообитаний, что в определенной степени связано с особенностями питания вида. Характерные черты жаб рода *Bufo* – мирмекофагия и преимущественное питание герпетобионтами – обитателями поверхности почвы и лесной подстилки. Это, как правило, насекомые, среди которых преобладают нелетающие или не способные к быстрому взлету (большинство жуков и полужесткокрылых), ползающие или бегающие формы [44–47]. В диете серой жабы (юго-восток Западной Сибири) герпетобионты (жужелицы, наземные пауки, муравьи, личинки насекомых) составляют до 80,9% хортобионты (листоеды, щелкуны) – обитатели травяного яруса – 17,1% [48]. В рационе остромордой лягушки, предпочитающей более сухие и открытые местообитания, доля хортобионтов – 35,5–51,4% (щелкуны, листоеды, жужелицы, клопы, двукрылые, гусеницы чешуекрылых), герпетобионтов – 16,3–33,1% (стафилины и пауки), геобионтов – обитателей почвы – 14,8–30,4% (щелкуны, дождевые черви).

Пресмыкающиеся. Живородящая ящерица из 40 местообитаний отмечена лишь в шести (15%). В субальпийском поясе обычна, населяет все исследованные местообитания. Наибольшее ее обилие – на горных болотах, вдвое меньше – на субальпийских лугах (рис. 2*Б*, 5). В разреженном кедрово-пихтово-березовом высокотравном лесу отмечены редкие встречи на хорошо прогреваемой заброшенной каменистой дороге. В таежно-темнохвойных лесах среднегорья живородящая ящерица не зарегистрирована. В черневой тайге ее обилие несколько ниже, чем в субальпийском поясе. Отмечена только в трех местообитаниях, наибольшая плотность населения – в ивовом высокотравно-звездчатковом лесу, почти в два раза меньше ее в долинных и присклоновых смешанных лесах в окрестностях Средней Терси. Это вполне соответствует описанию Н.М. Окуловой [21]: в предгорьях Кузнецкого Алатау этот вид предпочитает травянистые луговые участки, пойменные биотопы, осветленные участки леса и вырубки.

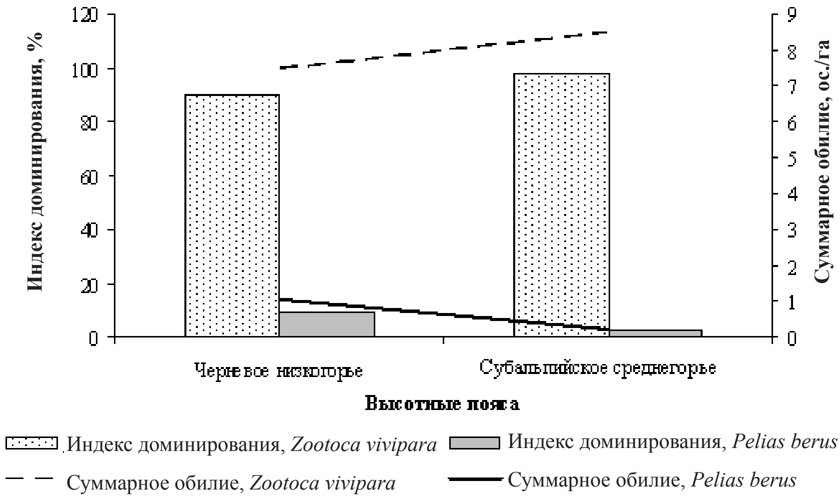


Рис. 5. Изменение индекса доминирования (%) и обилия (ос./га) живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* и обыкновенной гадюки *Pelias berus* в градиенте высотной зональности (объединенные данные за 2005–2012 гг.)

Обыкновенная гадюка отмечена только в трех биотопах двух вертикальных поясов (7,5%). В субальпийском поясе зарегистрирована только одна находка. Наивысшая отметка, на которой зарегестрирован этот вид, – 1 300 м над ур.м., – участок представлен каменистыми россыпями на субальпийском лугу (см. рис. 2, *Б*). В таежно-темнохвойных среднегорьях лесного пояса не встречена. В черневой тайге равномерно населяет разнотравные долинные пихтово-березовые леса.

Итак, для пресмыкающихся заповедника характерны неравномерность пространственного распределения и низкое обилие. Пресмыкающиеся населяют два вертикальных пояса – субальпийский и горно-лесной, в горно-тундровом не выявлены ни в одном из биотопов. Во всех вертикальных поясах доминирует живородящая ящерица (субальпийский пояс – $\varphi_{эмп} = 11,7$; черневые низкогорьях – $\varphi_{эмп} = 11,5$; $p < 0,01$), однако предпочитает биотопы субальпийского пояса, где концентрируется на болотах и заболоченных участках вдоль ручьев, стекающих с ледников и снежников. Обыкновенная гадюка заселяет пойменные биотопы черневых лесов, встречается на субальпийских лугах. Сходная картина биотопического и вертикального распределения этих видов наблюдается в Северо-Восточном и Центральном Алтае [7, 47]. По мнению Н.М. Окуловой [21], предгорья Кузнецкого Алатау в целом неблагоприятны для пресмыкающихся из-за большого количества поздностаивающего снега и высокого растительного покрова, который препятствует прогреванию приземных слоев воздуха и земли.

Заключение

В заповеднике «Кузнецкий Алатау», расположенном на одноименном горном хребте, обитают два широко распространенных в Палеарктике вида земноводных (серая жаба, остромордая лягушка) и три вида яйцеживородящих пресмыкающихся (живородящая ящерица, обыкновенный щитомордник, обыкновенная гадюка). По отрогам гор Кузнецкого Алатау проходит северная граница ареала обыкновенного щитомордника, его находки здесь единичны. Населяет крутые, хорошо прогреваемые остепненные склоны, скальные выходы и осыпи с разреженной травянистой и кустарниковой растительностью по коренным берегам рек [25, 27]. Однако во время полевых исследований обыкновенный щитомордник нами не встречен. Исследованные биотопы (n = 40) разных высотных поясов западного макросклона Кузнецкого Алатау в пределах заповедника наиболее заселены земноводными (серая жаба – 52,5%, остромордая лягушка – 47,5%) и наименее – пресмыкающимися (живородящая ящерица – 15%, обыкновенная гадюка – 7,5%).

Земноводные зарегистрированы во всех исследованных поясах, кроме горно-тундрового. Наибольшее их обилие характерно для черневой тайги горно-лесного пояса, с подъемом в горы оно заметно снижается. На неоднородное распределение земноводных в Кузнецком Алатау в первую очередь влияют дефицит тепла, влаги и нерестовых водоемов. Пресмыкающиеся распространены неравномерно: живородящая ящерица и обыкновенная гадюка отмечены только в субальпийском поясе и подпоясе черневых лесов. По мнению Н.М. Окуловой [21], предгорья Кузнецкого Алатау неблагоприятны для пресмыкающихся из-за большого количества поздно стаивающего снега и высокого растительного покрова, который препятствует прогреванию приземных слоев воздуха и земли.

Исследования особенностей распределения, неоднородности населения животных и среды их обитания в горах Северо-Восточного Алтая, наиболее близких к Кузнецкому Алатау с юга, выявили следующее [8]. Для земноводных наибольшие оценки связи неоднородности населения и среды приходятся на поясность (21% учтенной дисперсии), состав лесообразующих пород (21%), кормность (12%) и теплообеспеченность (20%), определяемую абсолютными высотами местности и затененностью. Для пресмыкающихся лидируют по значению поясность и состав лесообразующих пород (по 25%), фитомасса травяного покрова (19%), теплообеспеченность (20%), кормность (10%).

Набор основных структурообразующих факторов по всем группам животных весьма сходен и включает скоррелированные факторы, связанные с теплообеспеченностью, которая зависит от абсолютных высот и в меньшей степени – от затененности. Для земноводных и пресмыкающихся значимо влияние поясности и состава лесообразующих пород [8]. Однако следует заметить, что Северо-Восточный Алтай отличается простой структурой высотной поясности, в то время как в Кузнецком Алатау наблюдается сложное сочетание разных высотных поясов и ландшафтов на одних и тех же абсолютных высотах [12]. Возможно, это обстоятельство через комплекс экологических факторов определяет бедность видового состава и пространственную неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся Кузнецкого Алатау.

Литература

1. *Летопись* природы заповедника «Кузнецкий Алатау». Междуреченск, 1997, 2005–2012. Кн. 1, 9–14. Рукопись. (Архив ФГУ ГПЗ «Кузнецкий Алатау»).
2. *Яковлев В.А.* Вертикальное распространение земноводных и пресмыкающихся в Алтайском заповеднике // Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные вертикальной зональностью : тр. Алт. гос. заповедника. Барнаул : Алт. книжн. изд-во, 1977а. Вып. 4. С. 79–84.
3. *Яковлев В.А.* Распространение и биотопическое размещение амфибий и рептилий в Алтайском заповеднике // Вопросы герпетологии. Л. : Наука, 1977б. С. 241–242.
4. *Яковлев В.А.* К вертикальному распространению и размножению остромордой лягушки в Алтайском заповеднике // Экология. 1980. № 4. С. 89–90.
5. *Яковлев В.А.* Материалы по размножению остромордой лягушки в условиях высокогорий // Экология. 1981. № 1. С. 97–101.
6. *Яковлев В.А.* К фенологии амфибий и рептилий Алтая // Сезонная ритмика природы горных областей. : тез. докл. I Всесоюз. совещ. по горной фенологии. Л., 1982. С. 180–182.
7. *Markdownйчук О.П., Куранова В.Н.* Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) // Современная герпетология. 2008. Т. 8, вып. 2. С. 101–117.
8. *Равкин Ю.С., Чеснокова С.В., Юдкин В.А. и др*. Северо-Восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас). Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2009. 154 с.
9. *Куминова А.В.* Растительность Кемеровской области. Ботанико-географическое районирование. Новосибирск : Новосиб. обл. гос. изд-во, 1949. 169 с.
10. *Огуреева Г.Н.* Структура высотной поясности растительности гор Южной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 58, вып. 1. С. 66–74.
11. *Седельников В.П.* Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск : Наука, 1988. 223 с.
12. *Равкин Ю.С., Гуреев С.П., Покровская И.В. и др.* Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск : Наука, 1985. 206 с.
13. *Гуреев С.П.* Связь территориальной неоднородности летнего населения птиц и общей биологической продуктивности ландшафтов Кузнецкого Алатау // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1989. С. 165–176.
14. *Дмитриева Н.Г.* Изменчивость величины выводка горных популяций красной (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и красно-серой полевок (*Cl. rufocanus* Sundev.) // Биопродук-

тивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1989. С. 122–132.
15. *Бабина С.Г., Булатова Е.С., Виноградов В.В.* Количественная характеристика населения мелких млекопитающих Кузнецкого Алатау // Млекопитающие горных территорий : материалы Междунар. конф. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 31–36.
16. *Бабина С.Г.* Иерархическая и пространственно-биотопическая структура населения мелких млекопитающих заповедника «Кузнецкий Алатау» // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука, 2009. Т. 18, вып. 4. С. 100–105.
17. *Скалон Н.В.* Амфибии. Рептилии // Заповедник «Кузнецкий Алатау». Кемерово : Азия, 1999. С. 142–145.
18. *Скалон Н.В.* Земноводные и пресмыкающиеся Кемеровской области : учеб.-метод. пособие и справочник-определитель для преподавателей, учащихся и студентов. Кемерово : Скиф, 2005. 128 с.
19. *Васильченко А.А., Баранов П.В., Буко Т.Е. и др.* Заповедник «Кузнецкий Алатау» // Заповедники России. Заповедники Сибири. II. М. : Логата, 2000. С. 110–121.
20. *Белянкин А.Ф.* К распространению и биологии обыкновенного тритона в Кемеровской области // Проблемы экологии позвоночных Сибири : сб. науч. тр. Кемерово, 1978. С. 171–173.
21. *Окулова Н.М.* Пресмыкающиеся в предгорно-таежных районах юга Западной Сибири // Герпетофауна Дальнего Востока и Сибири : сб. науч. тр. Владивосток, 1978. С. 24–26.
22. *Белянкин А.Ф., Ларцева И.И., Галкина Т.А., Скалон Н.В.* Земноводные и пресмыкающиеся района строительства Крапивинского водохранилища на р. Томи // Вопр. экологии и охраны природы : сб. науч. тр. Кемерово, 1979. С. 74–80.
23. *Куранова В.Н., Зинченко В.К.* Распределение, численность и размножение обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) юго-востока Западной Сибири // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1989. С. 20–35.
24. *Крюков В.Х., Федореев В.С.* К вопросу о герпетофауне Хакасского заповедника (участки «Озеро Иткуль» и «Озеро Беле» // Науч. тр. заповедника «Хакасский». Абакан : Стержень, 2004. Вып. 3. С. 96–103.
25. *Симонов Е.П.* Уточнение северной границы ареала щитомордника обыкновенного (*Glodius* (*Agristrodon*) *halys*) и его биотопическая приуроченность на территории Западной Сибири // Вестн. Мордов. ун-та. Биологические науки. 2008. Вып. 2. С. 65–70.
26. *Skorinov D.V., Kuranova V.N., Borkin L.J., Litvinchuk S.N.* Distribution and conservation of the smoos nevt (*Lissotriton vulgaris*) in Western Siberia and Kazakhstan // Russian Journal of Herpetology. 2008. Vol. 15, № 2. P. 157–165.
27. *Куранова В.Н., Симонов Е.П., Ярцев В.В. и др.* Разнообразие, распространение и природоохранный статус пресмыкающихся Западной Сибири // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах : сб. науч. ст. Алматы : АСБК-СОПК, 2010. С. 118–150.
28. *Баранов П.В.* Территория заповедника // Заповедник «Кузнецкий Алатау». Кемерово : Азия, 1999. С. 6–9.
29. *Крылов Г.В.* Леса Западной Сибири. М. : АН СССР, 1961. 257 с.
30. *Петров Б.Ф.* Почвы Алтае-Саянской области // Тр. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. М. : Изд-во АН СССР, 1952. Т. 35. 247 с.
31. *Погода* Центральный Рудник / Метеоцентр : Погода в России и мире, прогноз погоды от Метеоцентра. URL: http://www.meteocenter.net/29654_fact.htm (дата обращения: 11.05.2013).

32. *Власенко В.И.* Структура и динамика лесной растительности заповедных территорий Алтае-Саянской горной страны. М. : МСОП, 2003. 484 с.
33. *Охотина М.В., Костенко В.Л.* Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления заборчиков // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР : сб. науч. тр. Владивосток, 1974. С. 193–196.
34. *Гаранин В.И., Панченко И.М.* Методы изучения амфибий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий : сб. науч. тр. М., 1987. С. 8–25.
35. *Динесман Л.Г., Калецкая М.Л.* Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М. : Изд-во АН СССР, 1952. С. 329–341.
36. *Даревский И.С.* Методы изучения рептилий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий : сб. науч. тр. М., 1987. С. 25–33.
37. *Гаранин В.И., Щербак Н.Н.* Изучение биотопов // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся : сб. науч. тр. Киев, 1989. С. 110–116.
38. *Мухачева С.В.* Население малой лесной мыши *Apodemus uralensis* и его динамика в градиенте техногенного загрязнения среды // Млекопитающие горных территорий : материалы Междунар. конф. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 213–218.
39. *Равкин Ю.С., Ливанов С.Г.* Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
40. *Белянкин А.Ф.* Результаты сравнительного использования двух методов относительного учета численности земноводных // Вопр. экологии и охраны природы : сб. науч. тр. Кемерово, 1979. С. 80–83.
41. *Кузякин А.П.* Зоогеография СССР // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им Н.К. Крупской. М. : МОИП, 1962. Т. 59, вып. 1. С. 3–182.
42. *Дунаев Е.А., Орлова В.Ф.* Земноводные и пресмыкающиеся России : атлас-определитель. М. : Фитон+, 2012. 320 с.
43. *Кузьмин С.Л.* Земноводные бывшего СССР. М. : Товарищество научных изданий КМК, 1999. 298 с.
44. *Петрова В.П., Попоудина А.Д.* Материалы к изучению пищи жабы обыкновенной на юге лесной зоны Прииртышья // Фауна и экология животных Приобья. Новосибирск, 1976. С. 26–35.
45. *Плешанов А.С., Лямкин В.Ф.* О распространении и экологии обыкновенной жабы, *Bufo bufo* (L.) в Прибайкалье // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л. : ЗИН АН СССР, 1981. С. 82–85.
46. *Гаранин В.И.* Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука, 1983. 175 с.
47. *Яковлев В.А.* Земноводные и пресмыкающиеся Алтайского заповедника : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 23 с.
48. *Куранова В.Н.* Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся юго-востока Западной Сибири : дис. … канд. биол. наук. Томск, 1998. 414 с. Рукопись.

Поступила в редакцию 07.08.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 77–97
doi: 10.17223/19988591/24/6

Lidia A. Epova[1], Valentina N. Kuranova[2], Svetlana G. Babina[1]

[1] *State Nature Reserve "Kuznetsk Alatau", Mezhdurechensk, Russia*
[2] *Tomsk State University, Tomsk, Russia*

SPECIES DIVERSITY, SPATIAL DISTRIBUTION, AND ABUNDANCE OF AMPHIBIANS AND REPTILES OF KUZNETSK ALATAU NATURAL RESERVE IN ALTITUDE GRADIENT (SOUTH-EAST OF WESTERN SIBERIA)

To evaluate the diversity of amphibians and reptiles of Kuznetsk Alatau natural reserve (54°N, 87–88°E; South-East of Western Siberia) 40 types of habitats in six locations of mountain-forest, subalpine, and mountain-tundra belts (between 300–1600 m a.s.l.) has been studied in 2005–2012.

On the western macroslope of Kuznetsk Alatau mountain range two species of amphibians (Bufo bufo and Rana arvalis) and three reptile species (Zootoca vivipara, Pelias berus and Gloydius halys) are found to inhabit Kuznetsk Alatau natural reserve. It is 28,6% and 50% respectively of the number of species in the adjacent areas – Khakassia and lowland of Kemerovo Oblast. Population density is high for Bufo bufo (52,5%) and Rana arvalis (47,4%), and low for Zootoca vivipara (15%) and Pelias berus (7,5%). Gloydius halys was not found. Amphibians are revealed in all altitude belts except mountain-tundra. The maximum abundance of them is common for taiga of mountain-forest belt, but it decreases remarkably with uphill lifting. Bufo bufo is abundant in taiga, whereas it is 6 times thinner in dark coniferous forest, 29 times – in subalpine belt. It is rare in tall grass open forest, common in wet meadows and wetlands of subalpine belt. Rana arvalis inhabit taiga everywhere and absent in dark coniferous forest in most of habitats. In cedar-fir-birch open forest of subalpine belt the species is found two times less, population is 3–4 times lower than those in mountain wetland. Rana arvalis dominates in amphibian community of subalpine belt, but in dark coniferous forest Bufo bufo does ($p < 0,01$). The irregular distribution is primarily influenced by lack of heat, water, and spawning water bodies.

Reptiles are distributed irregular: Zootoca vivipara dominates in communities of subalpine and mountain-forest belts ($p < 0,01$), Pelias berus is common for dark coniferous forest and rare in subalpine middle mountains. Both reptile species are not found in dark coniferous taiga of middle mountain and mountain-tundra belts. On the whole, Kuznetsk Alatau foothills are unfavourable for reptiles because of large late melting snow bulk and high vegetation cover, which prevents from heating surface layers of the air and land.

Key words: *reptiles; amphibians; spatial distribution; population; vertical zonation; Kuznetsk Alatau natural reserve; Western Siberia.*

Received August 07, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 98–108

УДК 577.29
doi: 10.17223/19988591/24/7

Г.Н. Артемов[1, 2], Г.А. Сапунов[1], В.Н. Стегний[1, 2]

[1] Томский государственный университет (г. Томск)
[2] Научно-исследовательский институт биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск)

ЛОКАЛИЗАЦИЯ РАЙОНОВ XL ХРОМОСОМЫ, АССОЦИИРОВАННЫХ С ЛАМИНОМ, В ТРОФОЦИТАХ МАЛЯРИЙНЫХ КОМАРОВ

Работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ (соглашение 14.B37.21.1116); гранта Президента РФ МК-4158.2012.4 и РФФИ (грант 12-04-31201мол-а).

С помощью иммуноокрашивания хромосом антителами к ламину B дрозофилы локализованы остатки ядерной оболочки на политенных хромосомах трофоцитов близких видов малярийных комаров Anopheles atroparvus Thiel. An. messeae Fall. и An. beklemishevi Steg. et Kab. Проанализировано распределение ламина на самой короткой хромосоме набора – XL хромосоме. Ламин выявлялся в дискретных районах XL хромосомы. Число, ширина, распределение на хромосоме наиболее ярких сигналов ламина различаются у разных видов и являются видоспецифичным признаком. У An. messeae и An. beklemishevi ламин обнаружен в районах прикрепления хромосом к ядерной оболочке, которые были картированы ранее в ходе исследования полудавленных ядер трофоцитов. Отсутствие ламина в районе прикрепления XL хромосомы у An. atroparvus связано со специфической морфологией прицентромерных районов хромосом и недостатками методики приготовления препаратов хромосом. Межвидовые различия в распределении ламина на XL хромосоме свидетельствуют о трансформации системы контактов хромосом с ядерной оболочкой клеток генеративной системы в ходе эволюции.

Ключевые слова: *пространственная организация ядра; районы прикрепления хромосом к ядерной оболочке; ламин-ассоциированные домены; политенные хромосомы; ядерная оболочка; ядерная ламина; малярийные комары; Anopheles.*

Введение

Неслучайная позиция хромосом в ядре обеспечивается двумя механизмами: 1) многообразие белковых комплексов, посредством которых пространственно удаленные локусы физически ассоциируют; 2) специфические локусы могут быть закреплены на некой структуре, выступающей в роли скэффолда, например ядерной ламине [1]. С помощью метода DamID [2] было показано, что филогенетически далекие организмы, такие как дрозофила, мышь и человек, имеют большие домены, ассоциированные с ядерной ламиной, – ЛАДы [3–6]. По-видимому, ЛАДы выполняют важные функции в клеточном ядре, некоторые гены при активации в процессе дифференцировки могут открепляться или прикрепляться к ядерной ламине [5]. ЛАДы образуют неоднородную группу – некоторые имеют консервативное расположение в геноме независимо от типа клетки, тогда как другие могут встречаться лишь в клетках определенного типа [7].

Положение консервативных ЛАДов в геномах 28 плацентарных является более постоянным, чем их последовательность, если сравнивать с факультативными ЛАДами и остальной некодирующей частью генома. Таким образом, у плацентарных животных в клетках соматической системы хромосомы имеют эволюционно консервативную систему взаимодействия хромосом с ядерной оболочкой. Сходные результаты по изучению архитектуры хромосом слюнных желез у близких видов малярийных комаров были получены в нашей лаборатории [8, 9]. Хромосомы слюнных желез, как и у дрозофилы, а также мальпигиевых сосудов малярийных комаров образуют хромоцентр, что свидетельствует о консервативности крупномасштабной организации ядер соматических клеток у этих насекомых [9]. Это подтверждают и эксперименты по колокализации районов прикрепления хромосом к ядерной оболочке в интактных ядрах слюнных желез, мальпигиевых сосудов и имагинальных дисков у комаров *An. atroparvus, An. messeae, An. beklemishevi* с помощью 3D-FISH (см. статью в номере).

Представляет интерес исследовать, каким образом организованы ЛАДы в клетках генеративной системы организмов; сохраняется ли эволюционная консервативность их расположения на хромосомах. Ранее на малярийных комарах было показано, что хромосомы трофоцитов имеют выраженные контакты с ядерной оболочкой, которые можно увидеть с применением рутинной окраски хромосом на полудавленных ядрах. Таким образом, впервые были найдены межвидовые различия во взаимодействии хромосом с ядерной оболочкой в клетках генеративной системы [8].

Недавние работы по исследованию консервативных ЛАДов у млекопитающих показали, что эти домены занимают протяженные участки генома и содержат большее, по сравнению с остальным геномом, количество элементов, ассоциированных с ламином B1 [7]. В настоящей работе нами было проведено исследование локализации ламина B на хромосомах трофоцитов близких видов малярийных комаров с целью поиска межвидовых различий. Для упрощения задачи мы сосредоточили внимание на XL хромосоме, так как она короче остальных хромосом набора и является наиболее изменчивой у видов *Anopheles* комплекса *maculipennis.*

Материалы и методики исследования

Нами была использована методика иммуноокрашивания хромосом, которая применялась для выявления ламина на хромосомах трофоцитов *An. gambiae* [10]. Материалом для исследования служили имаго малярийных комаров *An. atroparvus* van Thiel., взятые из лабораторной культуры, *An. messeae* Fall. и. и *An. beklemishevi* Steg. et Kab., собранные в в природных популяциях пос. Коларово Томской области и с. Чаинск Томской области в июне – августе 2012 г. и в июне 2013 г. Яичники самок малярийных комаров выделяли на III стадии развития по Селла и немедленно готовили препарат хромосом. Районы прикрепления хромосом к ядерной оболочке выявляли с помощью иммуноокрашивания хромосом антителами к ламину B-типа дрозофилы – белку Dm0 (DSHB, США) [11] – и антителами кролика к белкам мыши, конъюгированными с FITC (Sigmaaldrich, США) [12]. В эксперименте использовали препараты хромосом трех особей каждого вида.

Приготовленные методом иммуноокрашивания препараты политенных хромосом микроскопировали с помощью микроскопа Axio Imager Z1 «Carl Zeiss» (Германия). Анализ, получение и обработку фотографий проводили с помощью программ AxioVision 4.7 «Carl Zeiss» (Германия).

Результаты исследования и обсуждение

В ходе эволюции малярийных комаров сильным преобразованиям подвергается XL хромосома. XL хромосома (ее длина, порядок дисков, морфология отдельных районов) является главным диагностическим признаком при определении вида [13]. Ранее было отмечено, что близкие виды комаров также четко различаются по особенностям прикрепления хромосом к ядерной оболочке: по наличию или отсутствию районов прикрепления, их расположению и морфологии [8]. У *An. atroparvus* район прикрепления XL хромосомы расположен в прицентромерной области и имеет веерообразную форму. У *An. messeae* район прикрепления располагается как в прицентромерном участке хромосомы, так и в середине плеча из-за внутривидовых инверсий. У *An. beklemishevi* район прикрепления находится в середине плеча, но контакт обеспечивают более тонкие тяжи хроматина.

Межвидовые различия по XL хромосоме трофоцитов малярийных комаров и особенностях ее взаимодействия с ядерной оболочкой свидетельствует об особой роли этой хромосомы в видообразовании. В связи с этим для нас представлял большой интерес оценить различия в прикреплении XL хромосом к ядерной оболочке с помощью более чувствительного иммуногистохимического метода. Мы не имели возможности использовать метод DamID, так как он требует информации о последовательности генома, которая к настоящему времени отсутствует для видов *An. atroparvus*, *An. messeae* и *An. beklemishevi* (https://www.vectorbase.org/genomes). Между тем мы рассчитывали, что поиск остатков ядерной оболочки на хромосомах с использованием антител выявит мажорные области прикрепления хромосом. Кроме того, анализ хромосом полезен для оценки морфологических характеристик районов, связанных с ядерной ламиной, и соответствия районам прикрепления хромосом, выявленным ранее [8].

Как мы и ожидали, анализ показал, что различия в контактах хромосом действительно присутствуют. Нами были обнаружены как дополнительные районы взаимодействия хромосом с ядерной оболочкой, так и отсутствие сигнала в районах, которые определяются как районы прикрепления на уровне световой микроскопии. Следует отметить, что сравнение линейной организации хромосом трофоцитов разных видов затруднено из-за упомянутых перестроек, которые сопровождали эволюцию изучаемой группы. Однако нами были предприняты попытки картирования районов локализации ламина с использованием карты точек разрыва хромосомных перестроек, приведенных в монографии [13] (рис. 1).

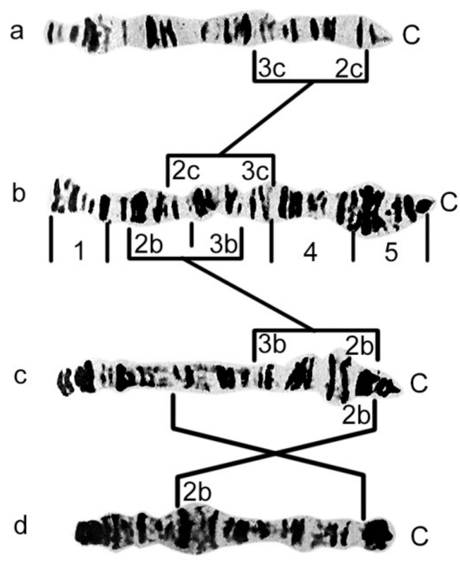


Рис. 1. Изменение линейной структуры XL хромосомы видов *An. beklemishevi* (a), *An. atroparvus* (b), *An. messeae* (c,d) [по 13]. Представлены хромосомы слюнных желез, обозначения районов по карте хромосом слюнных желез *An. atroparvus* (предковый вид): *c* – гомозигота по инверсии XL_{00}; *d* – гомозигота по инверсии XL_{11}; *C* – центромера

Несмотря на то что в рамках исследования невозможно оценить с высокой уверенностью, какие сайты хромосомы локализуются в гомеологичных районах, а какие нет, очевидно, что число и распределение этих сайтов вдоль хромосом различно. Для удобства сайты локализации ламина, выявленные в данном эксперименте, мы будем называть L-сайты (от lamin sites – сайты ламина), противопоставляя их понятию «район прикрепления», которое традиционно используется нами для обозначения районов контактов хромосом, выявленных при использовании рутинных методов окраски препаратов полудавленных ядер трофоцитов [8].

У *An. messeae* в районе прикрепления хромосомы нами было обнаружено два L-сайта (2b, 2c, обозначения районов здесь и далее приводятся по карте слюнных желез *An. atroparvus*), а также два дополнительных L-сайта в дистальной части левого плеча. У *An. atroparvus* сигналы выявлены в районах 3a и 4a, а наиболее выраженный сигнал – в районе 2b–2c. В XL хромосоме *An. beklemishevi* мы выявили четыре L-сайта в районах 1d, 5a и 3b, а также в районе прикрепления 4b.

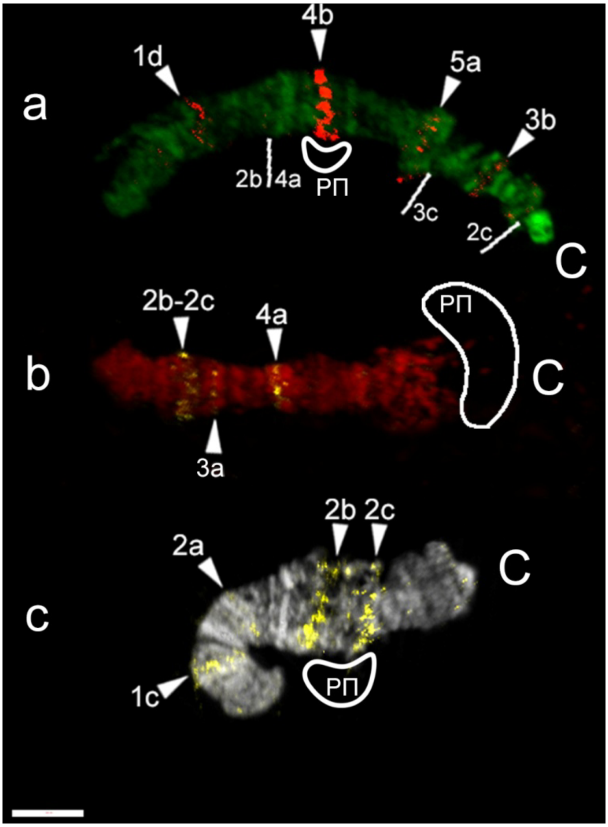


Рис. 2. Локализация ламина B на XL хромосоме трофоцитов *An. beklemishevi* (*a*), *An. atroparvus* (*b*) и *An. messeae* (*c*): обозначения районов по карте хромосом слюнных желез *An. atroparvus*, хромосома XL *An. messeae* представлена в виде гомозиготы по инверсии XL_{11}; стрелками указана локализация ламина (L-сайтов); чертами обозначены границы маркерных районов; РП – район прикрепления; *C* – центромера, масштабная линейка 10 мкм

Следует отметить, что распределение L-сайтов на хромосомах, представленное на рис. 2, демонстрирует наиболее типичную картину взаимодействия хромосом с ядерной ламиной. В ходе анализа нами было обнаружено несколько большее число L-сайтов. Однако чтобы исключить сигналы, связанные с неспецифическим мечением антителами, и выявить наиболее выраженные контакты, мы учитывали только те L-сайты, которые детектировались на хромосомах четырех и более ядер (таблица). Практически все сигналы, обнаруженные нами, встречались у каждой проанализированной особи. Исключение составляют районы 4a и 3a *An. atroparvus* и район 2c *An. messeae*. Впрочем, эта ситуация, скорее всего, связана с ограниченной выборкой подходящих для анализа хромосом у этих самок и невысоким качеством препаратов.

Частота встречаемости сигналов ламина в районах XL хромосомы трофоцитов малярийных комаров

XL *An. atroparvus* (3 особи)		XL *An. messeae* (3 особи)		XL *An. beklemishevi* (3 особи)	
1	2	1	2	1	2
4a	7/13; 0/2; 3/3	2c	0/1; 8/8; 2/2	3b	3/4; 4/4; 7/9
3a	6/13; 0/2; 3/3	2b	1/1; 8/8; 2/2	5a	4/4; 4/4; 9/9
2b-2c	12/13; 2/2; 3/3	2a	1/1; 4/8; 1/2	4b	4/4; 4/4; 9/9
		1c	1/1; 4/8; 1/2	1d	4/4; 4/4; 9/9

Примечание. 1 – район XL хромосомы; 2 – количество ядер с сигналом в соответствующем районе / общее количество проанализированных хромосом.

Необходимо отметить, что в некоторых случаях мы находили сигналы только в одном гомологе хромосомы, тогда как в другом гомологе сигнал отсутствовал вовсе (рис. 3). Яркость сигналов в таких хромосомах исключает возможность ошибки эксперимента. Полученные данные могли бы свидетельствовать в пользу внутривидовых различий в паттерне взаимодействия хромосом с ядерной оболочкой, но различия в L-сайтах у гомологов XL хромосомы в пределах одного ядра наблюдались нами в единичных ядрах.

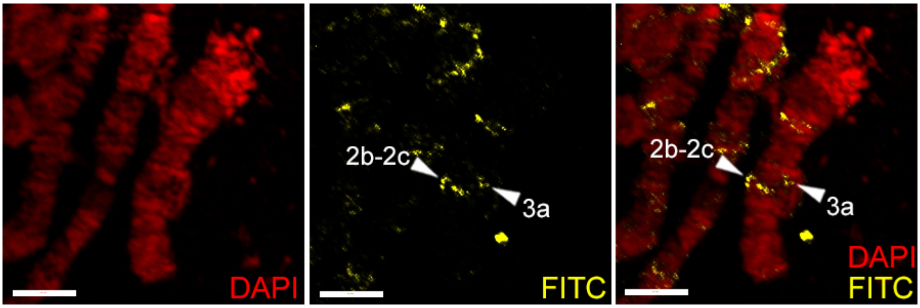


Рис. 3. Различия в локализации ламина на гомологах XL хромосомы трофоцитов *An. atroparvus*

Большинство L-сайтов выглядят как более или менее тонкие яркие бенды, которые локализуются в междисках хромосом. L-сайты встречаются также и в районах с диффузной морфологией, которых в XL хромосоме каждого вида находится в среднем по одному. В этом случае мы наблюдали «рыхлые», но обычно менее яркие сигналы в районах 2b–2c *An. atroparvus* и 2b–2c *An. messeae* (см. рис. 2). Районы прикрепления XL хромосом *An. messeae* и *An. beklemishevi* совпадают с L-сайтами. У *An. beklemishevi* это широкий бенд в диффузном районе 4b, который обнаруживался нами во всех исследованных ядрах. У *An. messeae* в районе 2b–2c выявлено два сигнала, разделенных немеченой областью. Интересно, что в половине проанализированных нами ядер такой области не было видно, а сигнал занимал весь район прикрепления. Очевидно, что районы прикрепления хромосом, наблюдаемые нами ранее при использовании рутинных окрасок, обеспечивают очень прочное взаимодействие хромосом с ядерной оболочкой, которое не разрушается даже при деформировании ядра в ходе приготовления препарата. В хромосомах XL *An. beklemishevi* и *An. messeae* в таких районах расположен наиболее яркий и протяженный сигнал. Исключение в этом смысле составляет только XL хромосома *An. atroparvus*, у которой мы не выявили сигналов ламина в прицентромерном районе.

Система прикрепления хромосом к ядерной оболочке в области центромеры, по-видимому, имеет свои особенности, так как представлена у малярийных комаров декомпактизованными и недореплицированными нитями хроматина. Эти районы чрезвычайно хрупкие, так как при приготовлении давленных препаратов целостность хромосомы нарушается и происходит разделение плеч. С хромосомами без районов прикрепления в прицентромерной области, таких как хромосома 2 *An. messeae* и *An. atroparvus*, такого не происходит. Районы прикрепления хромосом, расположенные в прицентромерной области, образуют характерную морфологию в виде веерообразной сетчатой структуры с тонкими тяжами, которые распластаны на ядерной оболочке. При отделении хромосом от ядерной оболочки в ходе приготовления препаратов эти тяжи остаются связанными с ядерной ламиной. В случае, если мы анализируем хромосому, сохранившую контакт с ядерной оболочкой, становится невозможным «отделить» фоновый сигнал, который дает ядерная ламина, от сигнала на тонких диффузных фибриллах, распластанных на ней (рис. 4). Поэтому даже если связь хромосомы с ядерной оболочкой присутствует, то обнаружить ее очень трудно, так как специфическая сетчатая морфология районов прикрепления не создает необходимой «концентрации» сигнала, как это происходит в интеркалярных районах хромосом.

Следует добавить, что предварительный анализ районов прикрепления, локализованных в прицентромерных районах остальных хромосом набора (как хромосомы 3 у трех видов, так и хромосомы 2 у *An. beklemishevi*), дал сходные результаты. Таким образом, иммуноокрашивание хромосом антителами к ламину В показало свою эффективность только для выявления L-сайтов, расположенных в интеркалярных районах хромосом, тогда как для терминальных районов с диффузной организацией хроматина этот метод не подходит.

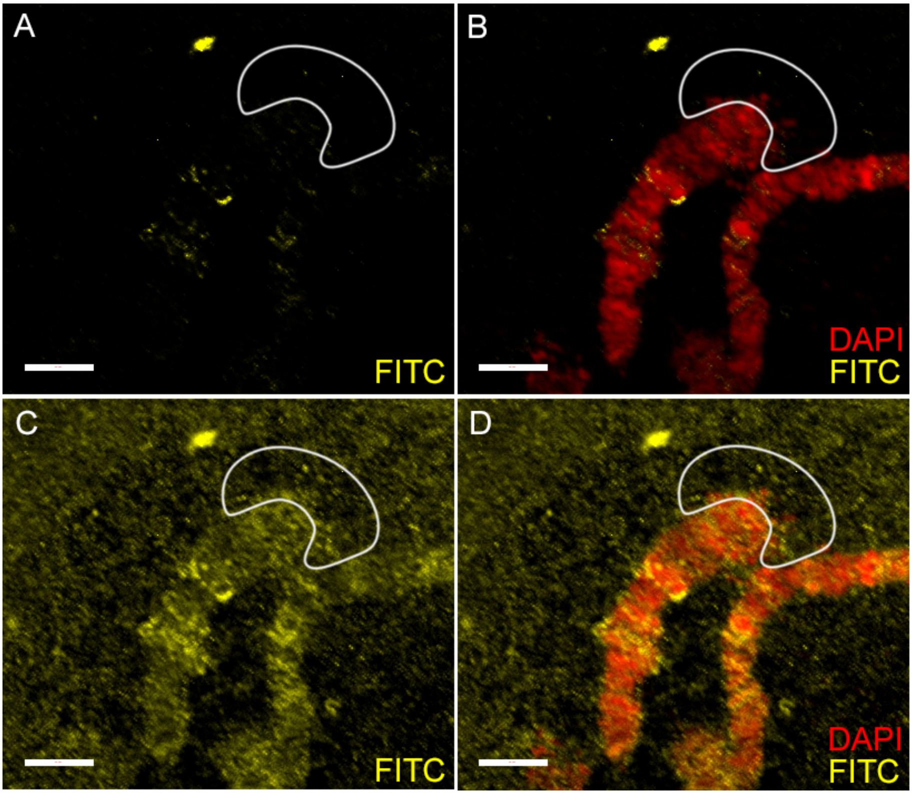


Рис. 4. Сравнение локализации ламина на XL хромосоме полудавленного ядра *An. atroparvus* с разным уровнем обработки сигнала FITC: *A*, *B* – полная нивелировка фонового сигнала FITC, сигнал заметен только в интеркалярных районах хромосомы; *C*, *D* – частичная обработка сигнала FITC, полностью окрашена ламина (фон); дискретный сигнал в районе прикрепления хромосомы (белый контур) не выявляется

Анализ межвидовых различий по L-сайтам показал отсутствие совпадения районов, в которых они локализованы (см. рис. 2). Исключение составляют лишь районы 2b–2c у *An. messeae* и *An. atroparvus*. Эти районы у обоих видов имеют схожие морфологические особенности – диффузная структура с нарушенной дисковой исчерченностью. Общее происхождение этих районов подтверждается тем, что ДНК из района 2b–2c *An. messeae* гибридизуется с районом 2b–2c *An. atroparvus* в эксперименте FISH [14]. Следует обратить внимание, что сила взаимодействия XL хромосомы у *An. messeae* и *An. atroparvus* различается, так как контакты XL хромосомы *An. messeae* в районе 2b–2c можно наблюдать на препаратах недавленых ядер, а у XL *An. atroparvus* такие контакты не обнаружены. Можно сделать вывод, что в ходе эволюции происходит преобразование свойств районов прикрепления, что, возможно, приводит к изменению прочности контактов хромосом с ядерной оболочкой.

Несовпадение других L-сайтов в XL хромосомах разных видов показывает, что принцип эволюционной консервативности расположения ЛАД не столь очевиден при оценке результатов иммуноокрашивания хромосом малярийных комаров. Вероятно, в ходе эволюции происходило преобразование структуры взаимодействия хромосом с ядерной ламиной, что приводило как к изменению мощности этих контактов, так и к возникновению в новых районах и исчезновению в старых. Это подтверждается практически полным отсутствием L-сайтов в гомейологичных районах разных видов комаров. Однако необходимо провести более точный анализ гомологии районов, связанных с ламином, XL хромосом у *An. atroparvus*, *An. messeae* и *An. beklemishevi* с использованием *in situ* гибридизации.

Заключение

Анализ локализации ламина на XL хромосоме трофоцитов подтвердил показанные ранее межвидовые различия в прикреплении хромосом к ядерной оболочке. Сигналы ламина имели дискретную локализацию в виде более или менее широких бендов в междисках, что говорит о большой протяженности этих районов и подтверждается данными по ламинассоциированным доменам, границы которых были установлены для некоторых групп животных [3–6]. Вероятно, нами выявлены наиболее значительные районы взаимодействия с ядерной оболочкой, так как в анализ вовлекались наиболее яркие L-сайты, уверенно идентифицируемые в большинстве хромосом и у разных особей. Это не исключает существование более слабых взаимодействий хромосом с ядерной оболочкой, которые маркируют более слабые сигналы, отмеченные нами лишь в нескольких хромосомах либо не обнаруженные вовсе. Такие контакты, вероятно, можно будет определить в ходе анализа более чувствительными подходами, как DamID. Задачей настоящего исследования было выявление мажорных L-сайтов, для чего иммуноокрашивание хромосом представляется более удачным подходом. Несовпадение L-сайтов с наблюдаемым нами ранее районом прикрепления хромосомы происходит в прицентромерном районе XL хромосомы *An. atroparvus* с диффузной морфологией. Этот результат не позволяет рассматривать данный район в качестве инертного в отношении взаимодействия с ядерной оболочкой, так как цитологические наблюдения, проводимые нами неоднократно, свидетельствовали об его участии во внутриядерной архитектуре. Более того, на наш взгляд, наиболее информативным является использование нескольких методических подходов для выявления хромосомных контактов. Нам не удалось показать эволюционную консервативность расположения контактов хромосом с ядерной ламиной, как это было сделано на клетках соматической системы млекопитающих [7]. Это может свидетельствовать о значительных различиях во взаимодействии хромосом с ядерной оболочкой в клетках генеративной и соматической систем. В дальнейших исследованиях мы планируем провести анализ сайтов связывания ламина на остальных хромосомах набора у видов *An. messeae*, *An. atroparvus* и *An. beklemishevi*, а также установить гомологию ДНК этих районов с помощью *in situ* гибридизации.

Литература

1. *van Steensel B., Dekker J.* Genomics tools for unraveling chromosome architecture // Nat. Biotechnol. 2010. Vol. 28. P. 1089–1095.
2. *Greil F., Moorman C., van Steensel B.* DamID: mapping of in vivo protein-genome interactions using tethered DNA adenine methyltransferase // Methods Enzymol. 2006. Vol. 410. P. 342–59.
3. *Pickersgill H., Kalverda B., de Wit E. et al.* Characterization of the Drosophila melanogaster genome at the nuclear lamina // Nat. Genet. 2006. Vol. 38. P. 1005–1014.
4. *Guelen L., Pagie L., Brasset E., Meuleman W. et al.* Domain organization of human chromosomes revealed by mapping of nuclear lamina interactions // Nature. 2008. Vol. 453. P. 948–951.
5. *Peric-Hupkes D., Meuleman W., Pagie L. et al.* Molecular maps of the reorganization of genome-nuclear lamina interactions during differentiation // Mol. Cell. 2010. Vol. 38. P. 603–613.
6. *van Bemmel J.G., Pagie L., Braunschweig U. et al.* The insulator protein SU(HW) fine-tunes nuclear lamina interactions of the Drosophila genome // PLoS ONE. 2010. Vol. 5, № 11. P. e15013.
7. *Meuleman W., Peric-Hupkes D., Kind J. et al.* Constitutive nuclear lamina-genome interactions are highly conserved and associated with A/T-rich sequence // Genome research. 2012. Vol. 23. P. 270–280.
8. *Стегний В.Н.* Реорганизация структуры интерфазных ядер в онто- и филогенезе малярийных комаров // Доклады АН СССР. 1979. Т. 249, № 5. С. 1231.
9. *Стегний В.Н.* Системная реорганизация архитектоники политенных хромосом в онто- и филогенезе малярийных комаров. Сообщение I. Различия структуры ядер соматических и генеративной тканей // Генетика. 1987. Т. 23, № 5. С. 821–827.
10. *Sharakhova M. V., George P., Brusentsova I.V. et al.* Genome mapping and characterization of the *Anopheles gambiae* heterochromatin // BMC Genomics. 2010. Vol. 11. C. 459.
11. *Stuurman N., Maus N., Fisher P.A.* Interphase phosphorylation of the Drosophila nuclear lamin: site-mapping using a monoclonal antibody // J. Cell Sci. Vol. 108. P. 3137–3144.
12. *Bible E., Chau D.Y.S., Alexander M.R. et al.* Attachment of stem cells to scaffold particles for intra-cerebral transplantation // Nature Protocols. 2009. Vol. 4, № 10. P. 1440–1453.
13. *Стегний В.Н.* Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1991. 137 с.
14. *Артемов Г.Н., Абылкасымова Г.М., Стегний В.Н.* Молекулярно-генетический анализ района прикрепления хромосом к ядерной оболочке малярийных комаров *Anopheles* комплекса *maculipennis* // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2011. № 14 (4). С. 157–169.

Поступила в редакцию 20.09.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 98–108
doi: 10.17223/19988591/24/7

Gleb N. Artemov[1, 2], Gleb A. Sapunov[1], Vladimir N. Stegniy[1, 2]

[1] *Tomsk State University, Tomsk, Russia*
[2] *Research Institute of Biology and Biophysics of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

LOCALIZATION OF XL CHROMOSOME REGIONS ASSOCIATED WITH LAMIN IN NURSE CELLS OF MALARIA MOSQUITOES

The study was supported by The Ministry of education and science of Russia, project 14.B37.21.1116, Grant of the President of the Russian Federation MK-4158.2012.4 and Grant of the Russian Foundation for Basic Research 12-04-31201.

Chromosome attachment to the nuclear lamina is one of the main mechanisms of chromosome positioning in the nuclear interior. Previously, contacts of chromosomes with nuclear envelope in semi-squashed malaria mosquitoes nurse cells nuclei were discovered and its species-specificity was showed. We localized nuclear debris on polytene chromosomes of nurse cells of sibling species Anopheles atroparvus Thiel. An. messeae Fall. and An. beklemishevi Steg. et Kab. by chromosome immunostaining with using antibodies to fruit fly lamin Dm0. Distribution of lamin on the shortest chromosomes of the set – XL chromosome was analyzed. Lamin was detected in distinct chromosome regions, mainly in interbands. We used only signals, which were found more than in four nuclei. These regions looked like bright bands and were detected in all analyzed specimens. If intra-specific polymorphism by lamin distribution take s place, it cannot be shown by using our methodical approach. However, we found some single nuclei, which had different signals in each homolog chromosomes. The brightest lamin signals quantity, width and their distribution along chromosomes are species-specific features. In An. messeae and An. beklemishevi lamin revealed in chromosome attachment regions, which was mapped during semi-squashed nurse cells nuclei investigation. The lack of lamin signals in XL chromosome attachment region of An. atroparvus is connected with specific morphology of pericentric regions and with limitation of preparation making. We did not observe significant concordance in lamin localization on XL chromosome in analyzed species. However, we found one similarity between An. messeae and An. atroparvus in lamin localization in 2b-2c region. In spite of similar localization, these regions differ from each other by intensity signals, which can reflect differentiation in the strength of chromosomes contacts. The obtained results do not prove data about evolution conservatism of lamin-associated domains localization in distinct cell types. Interspecific differences in lamin distribution along the XL chromosome suggest chromosome region structure transformation, which results in acquisition or loss of the attachment function or modification of the strength of chromosome contact with nuclear envelope.

Key words: *nucleus spatial organization; chromosome attachment regions to nuclear envelope; lamin associated domains; polytene chromosomes; nuclear envelope; nuclear lamina; malaria mosquitoes; Anopheles.*

Received September 20, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 109–116

УДК 577.2.043:539.1
doi: 10.17223/19988591/24/8

С.А. Васильев[1], А.С. Уразова[2], А.А. Беленко[2], К.А. Кравченко[2], О.П. Кутенков[3], Н.А. Скрябин[1], М.А. Большаков[2, 3], И.Н. Лебедев[1], В.В. Ростов[3]

[1] *Научно-исследовательский институт медицинской генетики СО РАМН (г. Томск)*
[2] *Томский государственный университет (г. Томск)*
[3] *Институт сильноточной электроники СО РАН (г. Томск)*

ЭФФЕКТИВНОСТЬ РЕПАРАЦИИ ДВУНИТЕВЫХ РАЗРЫВОВ ДНК В ЛИМФОЦИТАХ ЧЕЛОВЕКА ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИМПУЛЬСНО-ПЕРИОДИЧЕСКОГО РЕНТГЕНОВСКОГО ИЗЛУЧЕНИЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 12-04-32046, РФФИ № 12-04-00893 и ФЦП № 8596.

В ранее проведенных нами исследованиях на лимфоцитах периферической крови человека был обнаружен феномен сниженной эффективности репарации двунитевых разрывов ДНК в ответ на воздействие импульсно-периодическим рентгеновским излучением в малых дозах. Одним из объяснений наблюдаемого феномена может являться наличие в клетке порога активации систем антиокислительной защиты и систем репарации радиационно-индуцированных двунитевых разрывов ДНК, достижение которого является необходимым условием для запуска и эффективного функционирования систем репарации. В связи с этим для анализа влияния уровня активных форм кислорода на эффективность репарации двунитевых разрывов ДНК был проведен эксперимент по оценке уровня фокусов белка γH2AX после воздействия импульсно-периодическим рентгеновским излучением на лимфоциты периферической крови человека, необработанные и предварительно обработанные 10 мкМ H_2O_2. Было установлено, что добавление 10 мкМ H_2O_2 незначительно повышает уровень фокусов белка γH2AX, но не влияет на радиочувствительность клеток. Также не было обнаружено значимых различий между долями репарированных двунитевых разрывов ДНК в предварительно обработанных и необработанных 10 мкМ H_2O_2 лимфоцитах. В связи с высокой вариабельностью результатов между донорами можно предположить, что эффекты воздействия зависят от индивидуальных особенностей.

Ключевые слова: *импульсно-периодическое рентгеновское излучение; двунитевые разрывы ДНК; перекись водорода; активные формы кислорода; малые дозы ионизирующего излучения.*

Введение

Человек постоянно подвергается воздействию ионизирующего излучения как от естественных, так и от искусственных источников. Влияние радиации в высоких дозах является сравнительно изученным, в то время как в диапазоне малых доз отмечаются эффекты, механизм которых остается не ясным. Ранее была обнаружена нелинейная зависимость количества радиационно-индуцированных фокусов белков репарации двунитевых разрывов ДНК γH2AX и 53BP1 от дозы импульсно-периодического рентгеновского излучения (ИПРИ). Это выражалось в отклонении от линейности в сторону повышения эффекта в диапазоне 12–32 мГр и снижении эффекта относительно ожидаемого при дальнейшем увеличении дозовой нагрузки до 72 мГр и выше [1, 2]. При этом наблюдалась замедленная динамика исчезновения радиационно-индуцированных фокусов, образованных после воздействия ИПРИ в дозах, вызывающих отклонения от линейной дозовой зависимости. Подобные результаты были обнаружены и в других исследованиях, направленных на оценку уровня разрывов ДНК в клетках. В частности, отмечалась нелинейная зависимость количества фокусов γH2AX и 53BP1 в фибробластах человека от дозы ионизирующего излучения в диапазоне 10–50 мГр [3]. Сходная гиперчувствительность к воздействию радиации в дозах менее 50 мГр была обнаружена в клетках V79-4 при использовании фокусов γH2AX [4]. Кроме того, в лимфоцитах периферической крови после воздействия рентгеновскими лучами была обнаружена повышенная радиочувствительность в области малых доз [5]. Таким образом, в диапазоне доз 1–50 мГр наблюдались отклонения от линейной дозовой зависимости уровня двунитевых разрывов ДНК в различных типах клеток в условиях *in vitro* и *in vivo*.

Рабочей гипотезой, проверенной в настоящем исследовании, являлось предположение об обусловленности гиперчувствительности клеток к воздействию ионизирующего излучения в малых дозах наличием в клетке порога включения систем антиокислительной защиты и репарации радиационно-индуцированных двунитевых разрывов ДНК. Переменной, оцениваемой этим порогом, может быть либо уровень окислительного стресса, либо число окислительных повреждений ДНК. Интересно, что сами радиационно-индуцированные двунитевые разрывы ДНК, по крайней мере до определенного предела, по-видимому, не являются триггером для осуществления их эффективной репарации [6]. Таким образом, гиперчувствительность клеток в диапазоне сверхмалых доз радиации может быть связана с включением антиоксидантных систем и / или систем эффективной репарации повреждений только при уровнях окислительного стресса / окислительных повреждений ДНК, характерных для воздействия более высоких доз ионизирующего излучения. Это приводит к повышенному уровню радиационно-индуцированных повреждений ДНК при воздействии радиации в диапазоне 10–30 мГр в условиях недостаточной активности систем антиоксидантной защиты и эффективной репарации двунитевых разрывов ДНК. Поэтому целью настоящего исследования являлся анализ влияния экзогенного окислительного стресса на эффективность репарации радиационно-индуцированных двунитевых разрывов ДНК.

Материалы и методики исследования

Материалом для исследования послужили лимфоциты периферической крови трех здоровых индивидов: 2 мужчин (28 и 24 лет) и 1 женщины (22 года). Забор крови из локтевой вены осуществляли в вакуумные пробирки типа Vacutainer (BD Bioscience, США), покрытые изнутри натриевой солью гепарина для предотвращения свертывания. Выделение лимфоцитов осуществляли посредством центрифугирования крови в градиенте Фиколл-урографина ($\rho = 1,077$) («ПанЭко», Россия). Полученную суспензию разводили до концентрации 3×10^6 клеток/мл в среде RPMI 1640 («ПанЭко», Россия) с добавлением 10%-ной эмбриональной телячьей сыворотки (Sigma, США). Затем суспензию делили на две части, в одну из которых добавляли 10 мкМ H_2O_2 и выдерживали 30 мин при температуре +4°С. Далее каждую из частей разливали по 2 мл в пластиковые центрифужные пробирки (Greiner, США), пять из которых подверглись воздействию ионизирующего излучения в разных дозах, а одна оставалась в качестве контроля. Транспортировка образцов до места облучения производилась на льду.

В исследованиях использовался источник импульсно-периодического рентгеновского излучения «СИНУС-150» (Россия) (ускоряющее напряжение 260 кВ, сила тока 4 кА, энергия фотонов с максимумом 90–100 кэВ, длительность импульса 4 нс), разработанный в Институте сильноточной электроники СО РАН. Для достижения необходимой дозы облучения пробирки с культурой клеток размещались на определенном расстоянии от анода ускорителя. Измерения доз производились с использованием термолюминесцентного дозиметра «КДТ-02М» (Россия) и электростатического дозиметра с кварцевым волокном серии «Arrow-Tech», модель 138-S (США). Облучение лимфоцитов проводилось до 4 000 импульсов в дозах 0,003; 0,008; 0,018; 0,04 и 0,08 мГр/имп. при частоте повторения импульсов 13 имп./с.

Для оценки динамики формирования радиационно-индуцированных фокусов гистона γH2AX, являющихся наиболее чувствительным маркером двунитевых разрывов ДНК, клетки инкубировали в термостате при 37°С в течение 30 мин и 18 ч после облучения. После инкубации переносили по 1 мл суспензии в микроцентрифужные пробирки и центрифугировали 5 мин при 200 g 4°С, удаляли надосадочную жидкость и добавляли раствор фосфатного буфера (PBS). Проводили повторное центрифугирование в тех же условиях. Оставляли по 60 мкл клеточной суспензии, которую наносили на предметные стекла, покрытые полилизином (Menzel, Германия). Препараты накрывали покровным стеклом и оставляли на 10 мин при комнатной температуре. Через 10 мин снимали покровные стекла и фиксировали препараты в 3%-ном растворе параформальдегида (Sigma, США) в течение 20 мин при 4°С.

При проведении процедуры иммуноокрашивания в качестве первичных антител были использованы моноклональные мышиные антитела к белку γH2AX (Novus, США). Вторичными антителами, несущими флуорохром, выступали кроличьи антитела, конъюгированные с родамином (Novus, США). На препараты раскапывали по 50 мкл 3%-ного раствора FBS с первичными антителами в концентрации 1:1 000 и инкубировали в течение 1 ч при комнатной температуре. После отмывки в трех сменах PBS по 5 мин повторяли инкубацию со вторичными антителами в той же концентрации. Отмывали препараты в трех сменах PBS по 5 мин и окрашивали 0,3 мкМ раствором DAPI (Sigma, США). Для защиты препаратов от выцветания раскапывали на стекла заключающую среду Vectashield (Vector Labs, США), накрывали покровным стеклом и хранили в темноте до начала микроскопирования при 4°С.

Визуализация и анализ флуоресцентных сигналов осуществлялись на микроскопе Axio Imager Z2 (Zeiss, Германия) с использованием системы для автоматического анализа цитогенетических препаратов Metafer (Metasystems, Германия). На каждом препарате производилась оценка количества фокусов белка γH2AX в 300 клетках. Эксперимент был проведен в 3 повторах. Оценка уровня фокусов белка γH2AX проводилась с использованием многофакторного анализа (ANOVA) с поправкой на множественность сравнений. Все статистические процедуры были проведены с помощью программного обеспечения StatSoft STATISTICA 8.0.

Результаты исследования и обсуждение

Уровень фокусов γH2AX был статистически значимо выше по сравнению с контролем через 30 мин после воздействия ИПРИ в дозах 160 и 320 мГр. Меньшие дозы ИПРИ (12–32 мГр) также приводили к повышению уровня фокусов γH2AX, однако значимых отличий с контролем не было обнаружено. При этом не было обнаружено значимых отличий между уровнем фокусов γH2AX в необработанных и предварительно обработанных 10 мкМ H_2O_2 лимфоцитах. Чтобы выявить количество фокусов γH2AX, образованных в результате воздействия непосредственно облучения, а не дополнительного окислительного стресса, от каждого результата был вычтен контроль. Таким образом, были получены дозовые зависимости радиационно-индуцированных фокусов белка γH2AX, которые также не различались значимо как в необработанных, так и в предварительно обработанных 10 мкМ H_2O_2 лимфоцитах (рис. 1). Это указывает на то, что дополнительный экзогенный окислительный стресс не способствует повышению уровня радиационно-индуцированных фокусов, т.е. не влияет на радиочувствительность клеток.

После воздействия ИПРИ на временном отрезке между 30 мин и 18 ч после облучения без добавления 10 мкМ H_2O_2 количество фокусов значимо снижается при воздействии в дозах 160 и 320 мГр, а на фоне H_2O_2 – в диапазоне доз 72–320 мГр ($p < 0,01$) (рис. 1). Это свидетельствует о нормально протекающей репарации двунитевых разрывов ДНК. Кроме того, была оценена доля остаточных фокусов через 18 ч после облучения относительно

30 мин после воздействия ИПРИ, и у двух из трех принимавших участие в эксперименте доноров отмечено повышение количества фокусов белка γH2AX через 18 ч после воздействия ИПРИ в дозе 12 мГр в предварительно необработанных H_2O_2 клетках (с 0,53 и 0,51 до 0,64 и 0,80 фокусов на клетку соответственно). Это может быть обусловлено индивидуальными различиями между донорами.

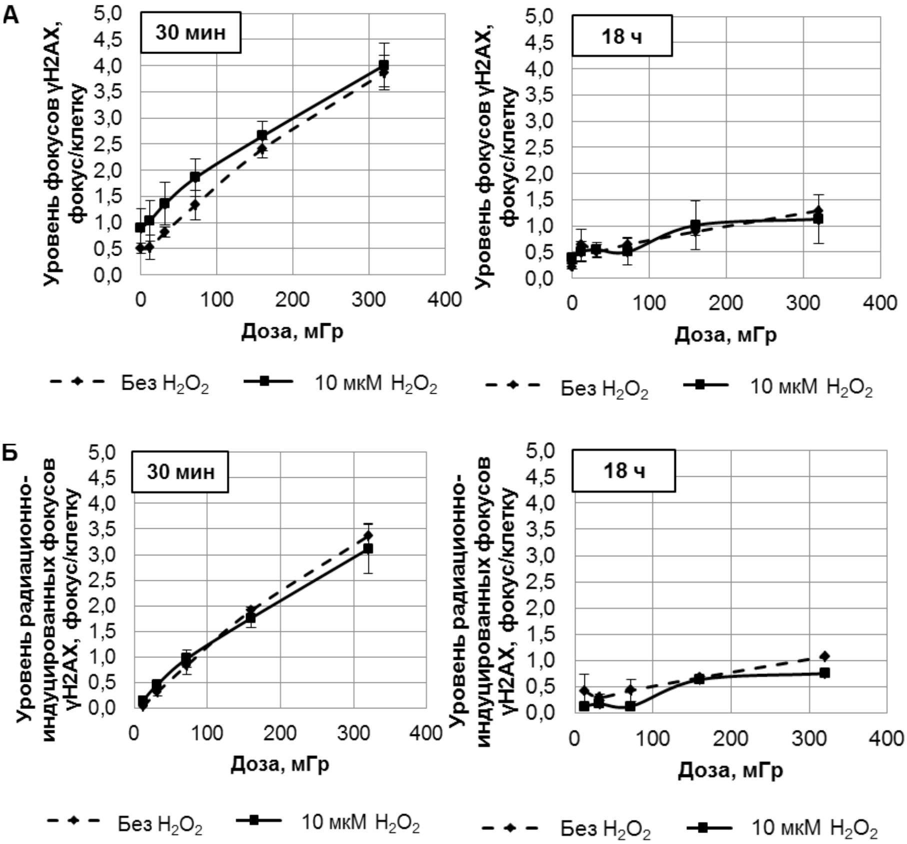


Рис. 1. Уровень фокусов белка γH2AX без добавления H_2O_2 и при добавлении 10 мкМ H_2O_2 в лимфоцитах периферической крови человека (n = 3) через 30 мин и 18 ч после воздействия импульсно-периодическим рентгеновским излучением в малых дозах. Данные представлены в виде средних арифметических ± стандартная ошибка: *А* – без вычета контрольных значений; *Б* – за вычетом контрольных значений

Недавно была высказана гипотеза, предполагающая, что запуск и протекание репарации двунитевых разрывов ДНК после воздействия радиации зависят от присутствия либо окислительного стресса, либо однонитевых разрывов ДНК. Это было подтверждено в исследовании влияния малых доз ионизирующего излучения на динамику репарации двунитевых разрывов

ДНК в фибробластах человека [6]. Репарация двунитевых разрывов ДНК (оцененная как возникновение и исчезновение радиационно-индуцированных фокусов γH2AX) была затруднена при воздействии радиации в дозах менее 10 мГр. После воздействия ионизирующего излучения в дозе 2,5 мГр клетки вообще не смогли репарировать двунитевые разрывы ДНК вплоть до 72 ч после воздействия. Интересно, что при обработке клеток 10 мкМ H_2O_2 перед воздействием радиации в клетках наблюдалась полная репарация всех радиационно-индуцированных двунитевых разрывов ДНК. Авторы делают вывод о том, что окислительного стресса после воздействия малых доз радиации недостаточно для запуска сигнальных путей, приводящих к репарации двунитевых разрывов ДНК [6]. Обработка клеток H_2O_2 вызывает значительное повышение окислительного стресса и количества однонитевых разрывов ДНК, что, видимо, приводит в том числе и к запуску процессов репарации двунитевых разрывов ДНК.

Наши данные частично противоречат результатам, полученным в эксперименте на фибробластах человека [6]. Как и в ранее проведенных нами исследованиях, была установлена сниженная эффективность репарации двунитевых разрывов ДНК после воздействия непрерывным γ-излучением в малых дозах. Также было показано, что предварительно обработанные 10 мкМ H_2O_2 клетки репарировали все двунитевые разрывы ДНК. Это объяснялось тем, что добавление 10 мкМ H_2O_2 ведет к повышению уровня активных форм кислорода, активируя определенный пороговый механизм запуска репарации двунитевых разрывов ДНК. Напротив, в настоящем исследовании не было обнаружено никакого модифицирующего влияния H_2O_2 на эффективность репарации радиационно-индуцированных двунитевых разрывов ДНК. Данная несогласованность между полученными результатами может быть обусловлена использованием различных способов облучения (ИПРИ и непрерывное γ-излучение), типа клеток (лимфоциты и фибробласты человека), а также разными условиями проведения эксперимента. Кроме того, в настоящем исследовании была обнаружена высокая вариабельность эффективности репарации двунитевых разрывов ДНК после воздействия ИПРИ в дозе 12 мГр. В связи с этим можно предположить, что эффекты воздействия зависят от индивидуальных особенностей доноров, поэтому в дальнейшем необходимо провести детальный анализ межиндивидуальных отличий эффективности репарации радиационно-индуцированных двунитевых разрывов ДНК в клетках человека.

Заключение

Не было обнаружено значимого влияния дополнительного экзогенного окислительного стресса на эффективность репарации радиационно-индуцированных двунитевых разрывов после воздействия импульсно-периодического рентгеновского излучения в малых дозах.

Литература

1. *Васильев С.А., Степанова Е.Ю., Кутенков О.П. и др.* Двунитевые разрывы ДНК в лимфоцитах человека после однократного воздействия импульсно-периодического рентгеновского излучения в малых дозах: нелинейная дозовая зависимость // Радиационная биология. Радиоэкология. 2012. Т. 52, № 1. С. 31–38.
2. *Васильев С.А., Беленко А.А., Кутенков О.П. и др.* Различия эффектов импульсно-периодического рентгеновского излучения в опухолевых клетках линии MOLT-4 и лимфоцитах периферической крови человека // Сибирский онкологический журнал. 2013. № 2. С. 45–49.
3. *Markova E., Schultz N., Belyaev I.Y.* Kinetics and dose-response of residual 53BP1/gamma-H2AX foci: co-localization, relationship with DSB repair and clonogenic survival // International Journal of Radiation Biology. 2007. Vol. 83, № 5. P. 319–329.
4. *Leatherbarrow E.L., Harper J.V., Cucinotta F.A., O'Neill P.* Induction and quantification of gamma-H2AX foci following low and high LET-irradiation // International Journal of Radiation Biology. 2006. Vol. 82, № 2. P. 111–118.
5. *Beels L., Werbrouck J., Thierens H.* Dose response and repair kinetics of gamma-H2AX foci induced by in vitro irradiation of whole blood and T-lymphocytes with X- and gamma-radiation // International Journal of Radiation Biology. 2010. Vol. 86, № 9. P. 760–768.
6. *Grudzenski S., Raths A., Conrad S. et al.* Inducible response required for repair of low-dose radiation damage in human fibroblasts // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2010. Vol. 107, № 32. P. 14205–14210.

Поступила в редакцию 04.10.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 109–116

doi: 10.17223/19988591/24/8

Stanislav A. Vasilyev[1], Arina S. Urazova[2], Andrey A. Belenko[2], Kristina A. Kravchenko[2], Oleg P. Kutenkov[3], Nikolay A. Skryabin[1], Mikhail A. Bol'shakov[2, 3], Igor N. Lebedev[1], Vladislav V. Rostov[3]

[1] Institute of Medical Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Medical Science, Tomsk, Russia
[2] Tomsk State University, Tomsk, Russia
[3] Institute of High Current Electronics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Tomsk, Russia

EFFECTIVENESS OF DNA DOUBLE STRAND BREAK REPAIR IN HUMAN LYMPHOCYTES EXPOSED TO PULSED X-RAYS DEPENDING ON REACTIVE OXYGEN SPECIES LEVEL

This work was partially supported by RFBR grants
№ 12-04-32046, 12-04-00893 and FTP grant 8596.

Effects of high doses of ionizing radiation in human cells are well studied while mechanisms of some phenomena in the low dose range, including bystander effect, radiation-induced chromosome instability and hypersensitivity to low doses of ionizing radiation, remain not clear. Moreover, repair of DNA double strand breaks is deficient after exposure of human cells to very low doses of ionizing radiation. Earlier, such reduced DNA double strand break repair was observed in human peripheral blood *lymphocytes after exposure to very low dose pulsed X-rays. It was suggested that there was a radiation-induced oxidative threshold for activation of antioxidant system and repair of radiation-induced DNA double strand breaks which is essential for efficient functioning of DNA repair pathways. Thus, in this study we analyzed the effects of exogenously added reactive oxygen species on effectiveness of DNA double strand break repair. With this aim, the level of phosphorylated histone H2AX (γH2AX) foci, which is the most sensitive marker of DNA double strand breaks, was assessed in human lymphocytes incubated with 10 μM H_2O_2 in the medium with the following exposure to low dose pulsed X-rays. It was observed that 10 μM H_2O_2 slightly increased the level of γH2AX foci at 30 min after irradiation in both irradiated and control cells. On the contrary, 10 μM H_2O_2 did not affect radiosensitivity of human lymphocytes measured as an excess level of γH2AX foci. Moreover, there was no significant effect of 10 μM H_2O_2 on the effectiveness of DNA double strand break repair at 18 h after irradiation. At the same time, the level of radiation-induced γH2AX foci decreased significantly at 18 h for doses higher than 72 mGy in lymphocytes exposed to 10 μM H_2O_2 while in lymphocytes non-exposed to 10 μM H_2O_2 such decrease was observed only for doses higher than 160 mGy. Our results are partially inconsistent with the previous study of effectiveness of DNA double strand break repair in human fibroblasts in which the significant effect of reactive oxygen species was observed. High variability of effectiveness of DNA double strand break repair was shown for different donors after irradiation to 12 mGy of pulsed X-ways suggesting that effects of H_2O_2 on DNA repair probably depend on individual features.*

Key words: *pulsed X-rays; DNA double strand break; hydrogen peroxide; reactive oxygen species; low dose ionizing radiation.*

Received October 04, 2013

УДК 577.212.3::575.86
doi: 10.17223/19988591/24/9

К.Е. Усов[1, 2], А.А. Коханенко[2], В.Н. Стегний[1, 2]

[1] Томский государственный университет (г. Томск)
[2] Научно-исследовательский институт биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОСТАВА ДНК ПРИЦЕНТРОМЕРНОГО ГЕТЕРОХРОМАТИНА ХРОМОСОМ *Drosophila orena* И *Drosophila virilis* (Diptera: Drosophilidae)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-31202-мол_а), частичной финансовой поддержке гранта ФЦП № 2012-1.1-12-000-1001-039 и стипендии Президента РФ СП-1037.2013.4.

Проведена дот-блот гибридизация район-специфичной ДНК-библиотеки из хромоцентра D. virilis (DvirIII) с охарактеризованными и аннотированными 42 ДНК-клонами хромоцентра D. orena. В результате установлено, что ДНК прицентромерного гетерохроматина хромосом у D. orena и D. virilis содержит значительное количество общих последовательностей ДНК, среди которых: диспергированные повторы (мобильные генетические элементы) – представители LTR-ретротранспозонов, LINE-элементы, ДНК-транспозоны; тандемные повторы (минисателлиты), а также последовательности, гомологичные белок-кодирующим генам.

Ключевые слова: *гетерохроматин; ДНК; политенные хромосомы; хромоцентр; Drosophila virilis; Drosophila orena.*

Введение

Известно, что последовательности ДНК, ассоциированные с гетерохроматином, трудно поддаются секвенированию и последующему анализу из-за обогащенности повторами. Поэтому даже оконченные и опубликованные проекты по секвенированию геномов разных организмов, по сути, содержат информацию только о последовательностях ДНК, ассоциированных с эухроматином. Сейчас, однако, ясно, что для понимания принципов функционирования генома эукариот необходима полная информация о составе его последовательностей. С 2000 г. ведется работа по секвенированию ДНК гетерохроматина у многих организмов. Определенный успех был достигнут в расшифровке нуклеотидной последовательности ДНК гетерохроматина *Drosophila melanogaster* (Meigen, 1830) [1], *Arabidopsis thaliana* (Heynh, 1842) [2] и человека [3]. В 2007 г. в журнале «Science» был опубликован пятый выпуск Release 5.1, целиком посвященный последовательностям ДНК гетерохроматина *D. melanogaster* [4]. В этой работе представлены достаточно полные данные о 24 м.п.н. ДНК гетерохроматина этого вида и приведено процентное соотношение разных классов последовательностей, выявленных в результате анализа этих 24 м.п.н. ДНК гетерохроматина *D. melanogaster*. В результате было обнаружено, что 2/3 (16 м.п.н., 66%) ДНК гетерохроматина состоит из ретротранспозонов (33% LTRs и 33% LINEs). На ДНК-транспозоны приходится 15% ДНК гетерохроматина. В то время как на тандемные повторы приходится в целом около 10% ДНК гетерохроматина, что значительно выше, чем в ДНК эухроматина (около 3%). Особенно много таких повторов в проксимальных центромерных районах хромосом 2 и 3, а также Y. Кроме того, было обнаружено: по крайней мере 230 белок-кодирующих генов, которые высококонсервативны у разных видов *Drosophila*; 32 псевдогена; 13 генов, не кодирующих РНК [4].

С точки зрения проблемы эволюции геномов дрозофилид является важным проведение сравнительного анализа состава ДНК гетерохроматина у таких филогенетически отдаленных видов, как *Drosophila orena* (Tsacas, David, 1978) и *Drosophila virilis* (Sturtevant, 1916). Эти виды являются анцестральными в своих группах и содержат большое количество гетерохроматина в геномах [5−10]. Также необходимо отметить, что к настоящему времени существует пока еще не полная информация о составе ДНК эухроматина *D. virilis* [11], в то время как данные о составе ДНК гетерохроматина этого вида практически отсутствуют в мировых научных источниках.

Материалы и методики исследования

Материалом исследований служили 42 плазмидных клона район-специфичной ДНК-библиотеки хромоцентра политенных хромосом лабораторной линии *D. orena* и район-специфичная ДНК-библиотека хромоцентра политенных хромосом лабораторной линии *D. virilis*.

Дот-блот гибридизация. В основе метода лежит гибридизация ДНК, иммобилизованной на мембране с ДНК-зондом. Образцы наносятся на мембрану с помощью пипетки, этим данный метод отличается от саузерн-блот гибридизации, когда исследуемая ДНК переносится на мембрану с агарозного геля после проведения электрофореза. Метод позволяет в один эксперимент оценить гомологию фрагментов ДНК на мембране с фрагментами ДНК в гибридизационном растворе. Детекция сигнала зависит от того, какой зонд использовали (радиоактивный, биотинилированный и пр.). В настоящей работе использовался биотинилированный зонд, и для детекции применяли систему, предложенную компанией «Fermentas» (Biotin Chromogenic Detection Kit, #K0661). В основе принципа её работы лежит действие конъюгата щелочной фосфатазы со стрептавидином. Биотин-11-дУТФ, встроенный в ДНК-зонд, который в свою очередь гибридизовался с ДНК на мембране, связывает комплекс стрептавидин-щелочная фосфатаза через стрептавидин, а фосфатаза в свою очередь превращает субстрат 5-бромо-4-хлоро-3-индолилфосфат (BCIP-T) при последующей обработке в нерастворимый осадок синего цвета. Сигнал можно наблюдать в виде синих пятен на мембране (рис. 1).

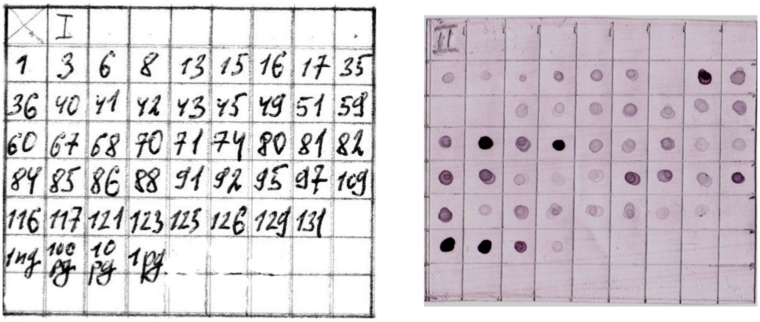


Рис. 1. Результат дот-блот гибридизации район-специфичной ДНК-библиотеки из хромоцентра политенных хромосом *D. virilis* с ДНК-клонами хромоцентра политенных хромосом *D. orena*: I − порядок расположения ДНК-клонов на мембране. В качестве контроля использовали биотинилированный зонд тотальной ДНК хромоцентра *D. virilis* в количестве 1 нг, 100, 10, 1 пг; II − сигналы в виде пятен на мембране (результат дот-блот гибридизации)

Для приготовления биотинилированного зонда ДНК хромоцентра *D. virilis* использовали ник-трансляцию. В реакционную смесь, состоящую из 1 × буфера ДНК полимеразы I, 1 мг/мл БСА, 50 мкМ дАТФ, дГТФ и дЦТФ, 10 мкМ дТТФ, 20мкМ биотин-11-дУТФ, 0,002 ед. ДНКазы I (Promega) и 0,2 ед. ДНК полимеразы I (Promega), добавляли 1000 нг ДНК хромоцентра *D. virilis*. Реакцию проводили при 15ºС в течение 2 ч, останавливали добавлением 1 мкл 0,5М ЭДТА. Реакцию проводили в семи повторностях для получения нужного количества зонда.

Около 50 нг ДНК-клонов район-специфичной ДНК-библиотеки хромоцентра *D. orena* после амплификации плазмидной ДНК наносили на положительно заряженную нитроцеллюлозную мембрану (Fermentas). Мембрану высушивали при комнатной температуре и производили иммобилизацию ДНК на мембране 5 мин экспозицией под ультрафиолетом в трансиллюминаторе.

Мембрану помещали в 80 мл предгибридизационной смеси, состоящей из 50% формамида, 0,5% SDS, 5× раствора Денхарда, и 6×SSC (объем предгибридизационной и гибридизационной смеси устанавливали из расчета 0,2 мл/см^2 мембраны). Смесь предварительно нагревали до 37°С. Кроме того, перед внесением мембраны в смесь добавляли спермальную ДНК лосося из расчета 50 мкг на см^2 мембраны. Спермальную ДНК лосося денатурировали при 99°С 5 мин и охлаждали на льду 5 мин перед внесением. Предгибридизацию осуществляли в водяной бане при 37°С с покачиванием 50 об./мин 3 ч. После этого предгибридизационную смесь заменяли на гибридизационную сходного состава, за исключением того, что вместо спермальной ДНК лосося в неё добавляли денатурированный ДНК-зонд, приготовленный на основе район-специфичной библиотеки ДНК хромоцентра *D. virilis* (из расчета 200 нг/мл). Мембрану выдерживали 1 ч в гибридизационной смеси с зондом при температуре 37°C при постоянном покачивании. Денатурацию связанной с мембраной ДНК проводили в водяной бане при температуре 80°C 20 мин. Гибридизация осуществлялась при температуре 37°C 36 ч. Денатурация и гибридизация сопровождались постоянным покачиванием мембраны в растворе. Отмывка проводилась при комнатной температуре в 2×SSC с 0,1% SDC дважды по 5 мин и при температуре 60°C в 0,1×SSC с 0,1% SDC дважды по 20 мин. Далее мембрану сушили на фильтровальной бумаге 5 с и проводили отмывку и детекцию сигнала с помощью набора Biotin detection kit (Fermentas) по предложенному протоколу.

Результаты исследования и обсуждение

Ранее нами методом микродиссекции была получена район-специфичная библиотека ДНК хромоцентра политенных хромосом *D. orena* (Dore1) [12]. Далее на ее основе получили набор ДНК-клонов и провели их секвенирование. В результате анализа клонов при помощи различных пакетов компьютерных программ среди них удалось обнаружить большое количество разнообразных повторенных последовательностей (диспергированные повторы – представители LTR-ретротранспозонов, LINE-элементы, ДНК-транспозоны; тандемные повторы), а также были выявлены последовательности, гомологичные белок-кодирующим генам [13]. Кроме того, при помощи метода микродиссекции нами была получена район-специфичная библиотека ДНК хромоцентра политенных хромосом *D. virilis* (DvirIII) [14].

В рамках настоящей работы была проведена дот-блот гибридизация район-специфичной ДНК-библиотеки из хромоцентра *D. virilis* с охарактеризованными и аннотированными 42 ДНК-клонами хромоцентра *D. orena*. Это позволило получить новые данные о молекулярном составе ДНК хромоцентра *D. virilis* и в целом оценить консервативность состава ДНК прицентромерного гетерохроматина у таких относительно отдаленных в филогенетическом отношении видов, как *D. orena* и *D. virilis*. Из анализа были исключены два клона – P36F (тандемный повтор) и P40F (LTR-ретротранспозон *DM297_I*) в связи с очень низкой исходной концентрацией ДНК.

В результате дот-блот гибридизации район-специфичной ДНК-библиотеки из хромоцентра *D. virilis* с 42 охарактеризованными клонами хромоцентра *D. orena* были выявлены следующие категории консервативных последовательностей ДНК: а) тандемные повторы, относящиеся к минисателлитам; б) диспергированные повторы − мобильные генетические элементы (таблица); в) последовательности, гомологичные белок-кодирующим генам.

Мобильные генетические элементы в составе ДНК хромоцентра *D. virilis*

Мобильные генетические элементы		
LTR-ретротранспозоны	LINE	ДНК-транспозоны
Семейство Gypsy: Gypsy 3_I; Gypsy 9_I; Gypsy4_I; Gypsy 10_I; Gypsy_I; IDEFIX_I; STALKER 4_I; ZAM_I; TV1_I	Семейство Jockey: G3_DM; HELENA_RT Семейство I: I_DM	Гелитроны: DNAREP1_DM; Helitron1_ DYak Полинтоны: Polinton-1_DY

Однако некоторые мобильные генетические элементы и повторы, которые характерны для хромоцентра *D. orena*, в прицентромерном гетерохроматине *D. virilis* не удалось детектировать с помощью метода дот-блот гибридизации (LTR-ретротранспозоны: семейство *Roo* − ROO_I, семейство *Copia* − Copia_I, семейство *Gypsy* − *Quasimodo_I*, *HMSBEAGLE_I*, *QUASIMODO 2-I_DM*; LINE: семейство *CR1* − *DMCR1A*; повторы: простой повтор (TATATG)n, T-богатый повтор низкой сложности).

Следует отметить, что из 42 исследуемых клонов лишь 8 клонов не удалось обнаружить в составе ДНК хромоцентра политенных хромосом *D. virilis*.

Таким образом, большинство клонов хромоцентра *D. orena*, содержащие повторенные последовательности ДНК, были выявлены в хромоцентре *D. virilis*. Среди них преобладали представители LTR-ретротранспозонов, в меньшей степени представлены не-LTR-ретротранспозоны (LINE) и ДНК-транспозоны. Среди LTR-ретротранспозонов были обнаружены: представители семейств *gypsy*, *Idefix, ZAM, Stalker, tv1*; также были обнаружены не-LTR-ретротранспозоны: *G3*, *Helena*, *I* (таблица). Таким образом, представители семейств *gypsy* преобладали над всеми остальными семействами МГЭ.

Кроме того, в хромоцентре *D. virilis* выявлены клоны, содержащие МГЭ, относящиеся к ДНК-транспозонам: гелитроны (*DNAREP1_DM*; *Helitron1_DYak*) и полинтон (*Polinton-1_DY*) (таблица).

Интересен тот факт, что клоны, содержащие последовательности, гомологичные белок-кодирующим генам, оказались общими у хромоцентров *D. orena* и *D. virilis*. Эти гены первоначально были локализованы в гетерохроматине хромосом разных видов подгруппы *melanogaster*. Вероятно, они относятся к так называемым ортологичным генам. Показано, что 86−98% белок-кодирующих генов, расположенных в гетерохроматине *D. melanogaster*, имеют ортологи в геномах четырех филогенетически близких видов – *Drosophila simulans* (Sturtevant, 1919), *Drosophila sechellia* (Tsacas, Baechli, 1981), *Drosophila erecta* (Tsacas, Lachaise, 1974), *Drosophila yakuba* (Burla, 1954); 55−70% генов, расположенных в гетерохроматине *D. melanogaster*, имеют ортологи у более эволюционно удаленных видов *Drosophila* (*Drosophila pseudoobscura* (Frolova, 1929), *Drosophila persimilis* (Dobzhansky and Epling, 1944), *D. virilis* и др.); для 22−46% белок-кодирующих генов, расположенных в районах гетерохроматина *D. melanogaster*, найдены ортологи у других насекомых (*Anopheles gambiae* (Giles, 1902), *Tribolium castaneum* (Herbst, 1797) и др.) и 13% всех белок-кодирующих генов, локализующихся в районах гетерохроматина *D. melanogaster*, имеют ортологи у представителей наиболее эволюционно удаленных таксонов (*Caenorhabditis elegans* (Maupas, 1900), *Gallus gallus* (Linnaeus, 1758) и т.д.) [4].

Заключение

Таким образом, несмотря на то что *D. orena* и *D. virilis* эволюционно отдалены друг от друга, ДНК прицентромерного гетерохроматина хромосом у этих видов содержит значительное количество общих последовательностей ДНК, среди которых: диспергированные повторы (МГЭ) – представители LTR-ретротранспозонов, LINE-элементы, ДНК-транспозоны; тандемные повторы, а также последовательности, гомологичные белок-кодирующим генам.

Литература

1. *Carvalho A.B.* Origin and evolution of the *Drosophila* Y chromosome // Curr. Opin. Genet. Dev. 2002. № 12. P. 664–668.
2. *Haupt W.* The centromere1 (CEN1) region of *Arabidopsis thaliana*: architecture and functional impact of chromatin // Plant J. 2001. Vol. 27. P. 285–296.
3. *Horvath J.E., Schwartz S., Eichler E.E.* The mosaic structure of human pericentromeric DNA: a strategy for characterizing complex regions of the human genome // Genome Res. 2000. № 10. P. 839–852.
4. S*mith C.D., Shu Sh., Mungall Ch.J., Karpen G.H.* The Release 5.1 Annotation of *Drosophila melanogaster* Heterochromatin // Science. 2007. Vol. 316. P. 1586–1591.
5. *Доувер Г., Браун С., Коэн Э. и др.* Динамика эволюции генома и дифференцировка видов // Эволюция генома. М. : Мир, 1986. С. 329–356.
6. *Стегний В.Н., Вассерлауф И.Э.* Видовая архитектоника хромосом генеративной ткани и проблема филогенетических отношений в подгруппе «*melanogaster*» рода *Drosophila* (*Sophophora*) // Генетика. 1994. Т. 30, № 4. С. 478–483.
7. *Саленко В.Б.* Полиморфизм эндогенного ретровируса МДГ4 (*gypsy*) в линиях рода *Drosophila* подгруппы *melanogaster* : автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 2007. 24 с.
8. *Throckmorton L.H.* The *virilis* species group // The genetics and biology of *Drosophila*. 1982. Vol. 3B. P. 227–297.
9. *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.
10. *Вассерлауф И.Э.* Динамика ориентации хромосом в ядрах трофоцитов яичников у близкородственных видов подгруппы *D. melanogaster* и группы *D. virilis* // Вестн. Том. гос. ун-та. 2008. № 313. С. 205–214.
11. *Clark A.G., Eisen M.B., Smith D.R. et al.* Evolution of genes and genomes on the *Drosophila* phylogeny // Nature. 2007. Vol. 450, № 8. P. 203–218.
12. *Усов К.Е., Шелковникова Т.А., Вассерлауф И.Э. и др.* Молекулярно-цитогенетический анализ прицентромерного гетерохроматина хромосом трофоцитов яичников у видов подгруппы *Drosophila melanogaster* // Цитология. 2008. Т. 50, № 12. С. 1044–1049.
13. *Усов К.Е., Шелковникова Т.А., Стегний В.Н.* Анализ состава ДНК хромоцентра политенных хромосом трофоцитов яичников *Drosophila orena* // Генетика. 2011. Т. 47, № 4. С. 475–483.

14. *Усов К.Е., Вассерлауф И.Э., Коханенко А.А. и др.* Анализ трехмерной организации политенных хромосом в ядрах трофоцитов *Drosophila virilis* (Diptera: Drosophilidae) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2013. № 1 (21). С. 173–183.

Поступила в редакцию 12.10.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 117–123

doi: 10.17223/19988591/24/9

Konstantin E. Usov[1, 2], Alina A. Kokhanenko[2], Vladimir N. Stegniy[1, 2]

[1] *Tomsk State University, Tomsk, Russia*
[2] *Research Institute of Biology and Biophysics of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE COMPOSITION OF DNA PERICENTROMERIC HETEROCHROMATIN CHROMOSOMES OF *Drosophila orena* AND *Drosophila virilis* (Diptera: Drosophilidae)

It is known that DNA sequences associated with heterochromatin are difficult for sequencing and subsequent analysis because of repeats enrichment. So, even finished and published genome sequencing projects of different organisms only contain information about the DNA sequences associated with euchromatin. Now, however, it is clear that understanding the principles of the eukaryotic genome functioning requires detailed information on the composition of its sequences. It should be noted that a comparative analysis of DNA in heterochromatin both phylogenetically close and distant taxa is relevant from the point of view of the problem of the evolution of genomes.

Previously, we obtained region-specific DNA library chromocenter of polytene chromosomes of D. orena by microdissection. Next, on its basis we got a set of DNA clones and carried out their sequencing. The analysis of the clones using various software packages allowed to find out a wide variety of repetitive sequences among them (mobile genetic elements; tandem repeats) and the identified sequences homologous to the protein-coding genes. In addition, using microdissection method we obtained a region-specific DNA library chromocenter of polytene chromosomes of D. virilis. As part of this work, we carried out dot blot hybridization region-specific DNA libraries from the chromocenter D. virilis with characterized and annotated 42 DNA clones chromocenter D. orena. That allowed us to obtain new data on the molecular composition of DNA chromocenter D. virilis and estimate, generally, conservative composition of pericentromeric heterochromatin DNA in these relatively distant in the phylogenetic relation to species like D. orena and D. virilis. It should be noted that of 42 examined clones, only 8 failed to detect clones in the polytene chromosome DNA chromocenter D. virilis. Thus, it is established that, despite the evolutionary distance D. orena and D. virilis, DNA pericentromeric heterochromatin of polytene chromosomes in these species contains a significant amount of common sequences such as dispersed repeats (mobile genetic elements) − LTR-retrotransposons, LINE-elements, DNA transposons, tandem repeats (minisatellites), and sequences homologous to the protein-encoding genes (the genes, apparently, belong to the so-called orthologs).

Key words: *heterochromatin; DNA; polytene chromosomes; chromocenter; Drosophila virilis; Drosophila orena.*

Received October 12, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 124–132

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 633.8:581.6:636.4
doi: 10.17223/19988591/24/10

Т.П. Жилякова[1], Н.С. Зиннер[2], С.Н. Удинцев[1], Т.П. Свиридова[2]

[1] Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа Россельхозакадемии (г. Томск)
[2] Сибирский ботанический сад Томского государственного университета (г. Томск)

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ КОПЕЕЧНИКА АЛЬПИЙСКОГО (*Hedysarum alpinum* L.) И ДЕВЯСИЛА ВЫСОКОГО (*Inula helenium* L.) В КАЧЕСТВЕ КОРМОВЫХ ДОБАВОК-ФИТОГЕНИКОВ В СВИНОВОДСТВЕ

Поиск новых эффективных добавок-фитогеников является перспективным и актуальным направлением животноводства, особенно с учетом современных международных требований к безопасности продукции. В ходе исследований, проведенных в Ботаническом саду ТГУ, получены данные о том, что надземная часть ценных лекарственных растений копеечника альпийского (Hedysarum alpinum L.) и девясила высокого (Inula helenium L.) содержит обширный комплекс биологически активных веществ, обладающих противовирусной, бактериостатической, иммуномодулирующей и противовоспалительной активностью. Наличие данных соединений обусловливает целесообразность изучения этих растений в качестве фитогеников. В экспериментах на товарной ферме изучено влияние препаратов – настоев растений на показатели сохранности и привесов молочных поросят на фоне вспышки желудочно-кишечных инфекций и при отсутствии повышенной заболеваемости. В экспериментах показано, что изученные препараты на 10–20% повышают живую массу поросят и на фоне вспышки желудочно-кишечных инфекций способствуют увеличению сохранности на 30–34%.

Ключевые слова: *копеечник альпийский; Hedysarum alpinum L.; девясил высокий; Inula helenium L.; фитогеники; выращивание поросят; экономический эффект.*

Введение

В 2010 г. Указом Президента РФ (приказ № 120 от 30 января) утверждена Доктрина продовольственной безопасности Российской Федерации. Согласно этому документу, в число основных задач, стоящих перед агропромышленным комплексом и пищевой промышленностью, входит не только повышение удельного веса отечественной сельскохозяйственной продукции, сырья и продовольствия, но и обеспечение их безопасности и качества. Данные требования рассматриваются в настоящее время мировым сообществом в качестве важнейших элементов концепции безопасности питания [1]. В соответствии с принятой Доктриной Целевая программа Минсельхоза России «Развитие свиноводства России в 2009–2012 гг. и на период до 2020 г.» включает развитие кормовой базы отечественного свиноводства, повышение качества кормов, разработку и внедрение современных стандартов качества и технического регламента производства свинины.

В рамках решения поставленных задач актуальным и перспективным является использование в свиноводстве в качестве кормовых добавок компонентов растительного происхождения, способных повышать продуктивность поголовья, стимулировать воспроизводство, улучшать потребительские свойства продукции. Такие компоненты рациона, получившие название «фитогенные кормовые добавки» (фитогеники, phytogenics), начиная с 2000 г. широко применяются за рубежом в сельскохозяйственной практике, в первую очередь в свиноводстве и птицеводстве [2]. Интерес к ним связан с ограничением на применение в сельском хозяйстве стран ЕЭС ряда синтетических стимуляторов роста, относящихся к группе антибиотиков (Antibiotic Growth Promoters). Подобные требования, введенные еще в 1999 г., значительно ужесточились в 2006 г., и в настоящее время рассматриваются перспективы полного запрета подобных препаратов во многих государствах [3]. Основная причина этих законодательных актов – стремление не только к повышению качества продукции, но и к минимизации риска развития резистентности к патогенным микроорганизмам не только животных, но и человека как конечного потребителя продукции. В этом отношении фитогеники рассматриваются как стимуляторы роста естественного происхождения (Natural Growth Promoters), не обладающие негативными качествами, свойственными антибиотикам.

Основные эффекты фитогеников: повышение потребления пищи, стимуляция пищеварения и роста, снижение частоты диареи, повышение эффективности потребления кормов и продуктивности и, в конечном счете, увеличение рентабельности производства [4].

Механизмы действия фитогеников разнообразны и в настоящее время изучаются преимущественно за рубежом. Наиболее изучено влияние этих продуктов на функцию желудочно-кишечного тракта животных, особенно поросят различного возраста, в наибольшей степени подверженных желудочно-кишечным заболеваниям. В этом отношении в большей степени известны свойства масел либо биомассы пряно-ароматических растений, в частности тимьяна (тимьяна) [5]. Фитогеники проявляют также эффект антиоксидантов, иммуномодуляторов, оказывают воздействие на систему факторов регуляции процессов пролиферации и апоптоза клеток слизистой оболочки кишечника свиней, влияя на уровень экспрессии генов транскрипционного фактора NFκB и фактора апоптоза фермента системы протеаз каспазы-3 [2, 6]. По ряду показателей экстракты или соединения растений имеют ряд преимуществ по сравнению не только с антибиотиками, но и с органическими кислотами – основными факторами повышения жизнедеятельности лакто- и бифидобактерий [7]. В ряде исследований изучали взаимодействие фитогеников с другими кормовыми добавками – стимуляторами роста, включая антибиотики, органическими кислотами и пробиотиками. Ни в одном из исследований антагонизма либо каких-то иных негативных эффектов не было показано [2].

В России практика использования растительных препаратов в свиноводстве существует давно – лекарственные растения применяются в виде отваров [8] либо биомассы [9]. Разработана также и добавка на основе душицы, предназначенная для применения в свиноводстве, которую с полным основанием можно отнести к группе фитогеников [10]. Поиск новых эффективных добавок-фитогеников является перспективным и актуальным направлением животноводства, особенно с учетом современных международных требований к безопасности продукции.

В Сибирском ботаническом саду ТГУ и НИИ сельского хозяйства и торфа в течение ряда лет ведутся работы по изучению перспективы применения в качестве фитогеников надземной части растений копеечника альпийского и девясила высокого.

Копеечник альпийский (*Hedysarum alpinum* L.) – многолетнее травянистое растение семейства Fabaceae, произрастает в диком виде в европейской части России, Сибири, на Алтае, Дальнем Востоке. Копеечник альпийский обладает богатым спектром фитохимических соединений – флавоноидов, алкалоидов, кумаринов, дубильных веществ. Наибольший интерес вызывает высокое содержание ксантона мангиферина, уровень которого достигает 0,84–1,92% сухой массы надземной части, уровень изомангиферина – 0,05–0,07% [11]. По содержанию мангиферина копеечник альпийский превосходит другие виды копеечника [12]. Данные соединения обладают противовирусной, бактериостатической, иммуномодулирующей и противовоспалительной активностью. Высокая противовирусная активность мангиферина и изомангиферина явилась предпосылкой создания лекарственных препаратов из *H. alpinum* (на основе обмолоченной травы): алпизарина (таблетированное средство) и алпизариновой мази 2 и 5%, применяемых для лечения герпесных инфекций [13, 14]. В животноводстве известно использование только одного из видов рода *Hedysarum*: *H. coronarium* в качестве противопаразитарного и иммуномодулирующего средства [15, 16]. Высокая активность ингибиторов трипсина в листьях *H. alpinum* делает нежелательным включение его в рацион в качестве кормового растения, но позволяет применять для производства добавок-фитогеников с высоким содержанием биологически активных веществ [17].

Девясил высокий (*Inula helenium*) – многолетнее травянистое растение семейства Asteraceae. Надземная часть девясила содержит сесквитерпеноиды (антолактон, изоалантолактон), алкалоиды, фенолкарбоновые кислоты (салициловая, n-гидроксибензойная, прокатеховая, ванилиновая, сиреневая, n-кумаровая и др.), кумарины, флавоноиды. Алантолактон обладает широким спектром фармакологической активности, прежде всего противовоспалительной и антимикробной. В экспериментах *in vitro* и *in vivo* тритерпеновые лактоны проявляли антиканцерогенное, а также антигрибковое действие. Растение обладает отхаркивающим, мочегонным, антимикробным, противоглистным действием. Антимикробное действие отмечено против *Mycobacterium tuberculosis* (*in vitro*), умеренная антимикробная активность – против *Staphylococcus aureus, Enterococcus faecalis, Escherichia coli, Pseudomonas aeruginosa*, противогрибковая – против *Candida albicans* [18]. Отвары и настойки девясила высокого увеличивают содержание эритроцитов и повышают уровень гемоглобина крови свиней. Их применение в терапевтических дозах в качестве антигельментиков не оказывает негативного влияния на органолептические, физико-химические и качественные показатели мяса и продуктов убоя овец [19].

Целью проводимых исследований было изучения влияния фитопрепаратов на основе надземной части копеечника альпийского и девясила высокого на показатели продуктивности, заболеваемости и падежа молочных поросят от патологии желудочно-кишечного тракта и дыхательной системы.

Материалы и методики исследований

Объектами исследований были фитопрепараты из надземной части копеечника альпийского и девясила высокого. Копеечник альпийский впервые был выращен в Сибирском ботаническом саду (СибБС) ТГУ в 1996 г. из семян, полученных из Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (лесостепная зона Западной Сибири, г. Новосибирск). Девясил высокий культивируется в СибБС более 25 лет. Для приготовления настоев использовали сырье лекарственных растений, выращенное на экспериментальном участке СибБС ТГУ и собранное в фазу массового цветения.

Влияния настоя копеечника альпийского и девясила высокого на заболеваемость поросят исследовали в четырех экспериментах на свиноводческом комплексе Первомайского района Томской области на поросятах-сосунах, полученных в результате трехпородного скрещивания пород крупной белой и ландрас. Подопытные свиноматки, каждая со своим потомством, содержались на товарной ферме в типовом помещении на полнорационных комбикормах. Были сформированы 4 контрольные и 4 опытные группы (всего 271 поросенок). Поросята опытных групп дополнительно к корму получали настой растительного лекарственного сырья (девясила или копеечника) в дозе 1 мл/кг живой массы в течение первых двух недель жизни, начиная с первого дня жизни (в первые дни – через соску, затем с водой или подкормкой). Настой лекарственных трав получен согласно статье Государственной фармакопеи ГФХ № 349.

Отъем поросят на доращивание проводили на 27–31-й день. У поросят при рождении и переводе на доращивание определяли массу тела, учитывали частоту заболеваемости и падеж.

Статистическую обработку данных проводили с применением методов параметрической статистики (коэффициент Стьюдента) и непараметрической статистики Вилкоксона – Манна – Уитни (U), углового преобразования Фишера (φ) в программе Statsoft STATISTICA 6.0.

Результаты исследования и обсуждение

Два эксперимента на поросятах проведены в зимний период на фоне вспышки желудочно-кишечных инфекций. В контрольных группах падеж составил 34–37,5% (табл. 1). Основной причиной падежа (77–94%) явились желудочно-кишечные инфекции (эшерихиоз), вызыванные кишечной палочкой, остальные животные пали от смешанной инфекции (эшерихиоза и плевропневмонии) или от бронхопневмонии. В опытных группах, где поросята получали настои копеечника или девясила, по 1 поросенку из группы (в среднем 3,6% от общего количества животных) пало от бронхопневмонии, гибели животных от желудочно-кишечной патологии не отмечено.

Увеличение живой массы поросят на период отъема под действием копеечника составило 4,2%, однако благодаря высокой сохранности поросят, принимавших настой копеечника, валовой прирост на одно исходное гнездо в опытной группе превышал контрольные значения на 49%.

Применение настоя девясила высокого на 22% увеличило живую массу поросят при отъеме, что наряду с высокой сохранностью обеспечило высокий валовой прирост по группе.

Таблица 1

Влияние настоя травы копеечника альпийского и девясила высокого на живую массу и сохранность поросят молочного периода на фоне вспышки желудочно-кишечных инфекций

Показатель	Опыт 1 Копеечник альпийский		Опыт 2 Девясил высокий	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Количество свиноматок, голов	5	3	3	3
Родилось поросят, всего голов	47	26	32	29
Средняя живая масса одного поросенка при рождении, кг	0,908 ± 0,021	0,992 ± 0,023	1,53 ± 0,02	1,50 ± 0,01
Количество поросят в группе при отъеме, голов	31	25	19	28
Средняя живая масса одного поросенка при отъеме, кг	7,43 ± 0,70	7,74 ± 0,68	5,23 ± 0,08	6,39 ± 0,10*
Средний валовой прирост / гнездо, кг	37,51	55,92	16,81	45,15

Окончание табл. 1

Показатель	Опыт 1 Копеечник альпийский		Опыт 2 Девясил высокий	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Падеж от желудочно-кишечных заболеваний:				
голов	15	0	9	0
% от общего кол-ва животных	31,9	0	28,1	0
Падеж от бронхо-легочных заболеваний:				
голов	1	1	0	1
% от общего кол-ва животных	2,1	3,8		3,4
Падеж от смешанной инфекции:				
голов	0	0	3	0
% от общего кол-ва животных			9,4	0
Всего падеж по группе:				
голов	16	1	12	1
% от общего кол-ва животных	34,0	3,8	37,5	3,4

* Статистически значимые различия ($p_t = 0{,}01$).

В поздневесенний период наблюдалась высокая сохранность поросят как в опытных, так и в контрольных группах (табл. 2). Падеж от гастроэнтеритов, вызванных эшерихиозом и клостридиозом, в контрольных группах составил 5,9–9,1%, в опытных в среднем 2,9%. Падежа от бронхо-легочных инфекций зафиксировано не было.

Таблица 2

Влияние настоя травы копеечника альпийского и девясила высокого на живую массу и сохранность поросят молочного периода на спокойном инфекционном фоне

Показатель	Опыт 3 Копеечник альпийский		Опыт 4 Девясил высокий	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Количество свиноматок, голов	3	3	3	3
Родилось поросят, всего голов	34	36	33	34
Средняя живая масса одного поросенка при рождении, кг	1,35 ± 0,02	1,33 ± 0,01	1,29 ± 0,01	1,31 ± 0,01
Количество поросят в группе при отъеме, голов	32	35	30	33
Средняя живая масса одного поросенка при отъеме, кг	6,35 ± 0,07	6,95 ± 0,05*	6,54 ± 0,21	7,25 ± 0,05*
Валовой прирост в группе, кг	156,89	193,34	159,20	194,50

* Статистически значимые различия ($p_t = 0{,}01$).

Живая масса поросят, получавших настои трав, при отъеме была достоверно (на 9,5–10,9%) выше, чем в контроле. Валовой прирост в опытной группе превышал контрольный на 22–23%. Экономический эффект применения настоя в расчете на 1 руб. затрат в данный период составил 10 руб.

Заключение

Таким образом, применение настоя трав в зимний период на осложненном инфекционном фоне способствовало достоверному повышению сохранности поросят на 30–34%, повышало валовой прирост на одно исходное гнездо при отъеме поросят в 1,5–2,7 раза. На спокойном инфекционном фоне фитопрепараты увеличивали живую массу поросят на 10%. Применение данных препаратов более целесообразно в условиях осложненного инфекционного фона.

Литература

1. *Beddington J.* Food security: contributions from science to a new and greener revolution // Philosophical Transaction of the Royal Society. Biological Sciences. 2010. Vol. 365, № 1537. P. 61–71.
2. *Windisch W., Schedle K., Plitzner C., Kroismayr A.* Use of phytogenic products as feed additives for swine and poultry // Journal of Animal Science. 2008. Vol. 86. P. E140–E148.
3. *European* Commission. 2003. Regulation (EC) № 1831/2003 of the European Parliament and of the council of 22 September 2003 on additives for use in animal nutrition // Official Journal of the European Union. 2003. Vol. 268. P. 29–43.
4. *Comission* Implementation Regulation (EU) № 131/2012 of 15 February 2012, concerning the authorization of a preparation of caraway oil, lemon oil with certain dried herbs and spices as a feed additive for weaned piglets // Official Journal of the European Union. 2012. P. L 43/15–43/16.
5. *Удинцев С.Н., Жилякова Т.П., Мельников Д.П.* Перспективы применения травы и шрота чабреца в качестве кормовой добавки в свиноводстве // Свиноводство. 2010. № 5. С. 19–21.
6. *Kroismayr A., Sehm J., Pfaffl M.W. et al.* Effects of avilamycin and essential oils on mRNA expression of apoptotic and inflammatory markers and gut morphology of piglets // Czech Journal of Animal Science. 2008. Vol. 53. P. 377–387.
7. *Manzanilla E.G., Nofrarias M., Anguita M. et al.* Effects of butyrate, avilamycin, and a plant extract combination on the intestinal equilibrium of early-weaned pigs // Journal of Animal Science. 2006. Vol. 84. P. 2743–2751.
8. *Дедкова А., Химичева С.* Повышение жизнеспособности и продуктивности поросят при использовании отваров лекарственных растений // Свиноводство. 2006. № 5. С. 25–26.
9. *Доева И., Ирагимова З., Темираев В. и др.* Шрот расторопши на защите организма // Животноводство России. 2009. № 6. С. 35.
10. *Акбаев М.Ш., Лопатникова С.А., Москалев В.Г. и др.* Повышение продуктивности и сохранности свиней // Ветеринария. 2009. № 3. С. 11–14.
11. *Головкин Б.Н., Руденская Р.Н., Трофимов И.А.* Биологически активные вещества растительного происхождения. М., 2001. Т. 2. 764 с.
12. *Федорова Ю.С., Кузнецов П.В., Сухих А.С. и др.* К феномену сравнительного изучения методом ВЭЖХ некоторых типов биологически активных веществ в фитопрепаратах

копеечников *H. neglectum, H. theinum, H. alpinum* // Ползуновский вестник. 2010. № 3. С. 215–217.
13. *Вичканова С.А., Шипулина Л.Д., Глызин В.И.* Алпизарин – противовирусный препарат из растений рода *Hedysarum* // Тез. докл. науч. конф. «Лекарственные растения в традиционной и народной медицине». Улан-Удэ, 1987. С. 36–38.
4. *Кривут Б.А., Федюнина Н.А., Бакулина Т.А.* Алпизариновый противовирусный препарат и его лекарственные формы: 2 %-я и 5 %-я мазь и таблетка // Тез. докл. 3-го съезда фармацевтов ЛитССCP. Вильнюс, 1982. С. 73–75.
15. *Thamsborg S.M.*, *Roepstorff A.*, *Nejsum P. et al.* Alternative approaches to control of parasites in livestock: Nordic and Baltic perspectives // Acta Veterinaria Scandinavica. 2010. Vol. 52 (Suppl 1). P. 27–29.
16. *Niezen J.H., Charleston A.G., Robertson H.A. et al.* The effect of feeding sulla (*Hedysarum coronarium*) or lucerne (Medicago sativa) on lamb parasite burdens and development of immunity to gastrointestinal nematodes // Veterinary Parasitology. 2002. Vol. 105(3). P. 229–245.
17. *Жмудь Е.В., Зиннер Н.С.* Содержание белка и активность ингибиторов трипсина в листьях интродуцируемых в Западную Сибирь *Hedysarum alpinum* и *H. theinum* (*Fabaceae*) // Растительные ресурсы. 2011. Вып. 3. С. 103–111.
18. *Растительные* ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейство Asteraceae. СПб. : Наука, 1993. С. 130–133.
19. *Гурская И.В.* Качественные показатели мяса овец при применении отвара и настойки девясила высокого // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. Горки, 2010. Вып. 13, ч. 2. С. 289–295.

Поступила в редакцию 14.10.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 124–132

doi: 10.17223/19988591/24/10

Tatiana P. Zhilyakova[1], Nadezhda S. Zinner[2], Sergey N. Udintsev[1], Tatiana P. Sviridova[2]

[1] Siberian Research Institute of Agriculture and Peat of the Russian Academy of Agricultural Sciences, Tomsk, Russia
[2] Siberian Botanic Garden of Tomsk State University, Tomsk, Russia

THE PROSPECTS OF *Hedysarum alpinum* L. AND *Inula helenium* L. ABOVE GROUND PARTS APPLICATION AS FOOD ADDITIVES-PHYTOGENICS IN PIGS BREEDING

Now in agricultural practice, in connection with an increase in requirements to food security, feed additives of vegetable origin – phytogenics are more and more widely applied. These diet components are used, basically, in pig-breeding and poultry farming, and are intended for increasing livestock efficiency, reproduction stimulation and improvement of production consumer properties. Phytogenics possess antioxidant, antibacterial and immunomodulating properties. Their main advantage in comparison with preparations of synthetic origin is that they increase efficiency of forages consumption, stimulate digestion, reduce morbidity and, finally, increase production profitability. They do not worsen the quality of production and do not increase the risk of resistance to pathogenic microorganisms' development in humans and animals. In Si-

berian Botanical Garden of Siberian State University and Scientific Research Institute of Agriculture and Peat the prospects of above-ground parts of the plants Hedysarum alpinum L. and Inula helenium application as phytogenics are studied.

Hedysarum alpinum L. is a perennial grassy plant, possessing a rich range of phytochemical compounds – flavonoids, alkaloids, benzopyrones and tannins. The greatest interest is presented by high contents of xanton mangiferin, possessing antiviral, antibacterial, immunomodulating and anti-inflammatory activity. There is officinal drug «alpizarin» applied in treating virus infections. One of the types of Hedysarum, H. coronarium, is applied in veterinary practice as anthelmintic and immunomodulating.

Inula helenium, a perennial grassy plant, is very widespread, as well. The above-ground part of the plant contains terpenoids, alkaloids, phenolcarbon acids, benzopyrones and flavonoids, possessing a wide range of pharmacological properties, first of all anti-inflammatory and antibacterial. The plant is widely used in traditional medicine. When applying in pig-breeding, infusions and tinctures of Inula helenium increase the content of erythrocytes and the level of hemoglobin in the blood of animals and are applied as anthelmintic agents.

In experiments on a commodity farm, the influence of plants preparations (infusions) on indicators of incidence, safety and additional weights of piglets of the first month of life were studied. Two experiments were made during the winter period against the outbreak of gastrointestinal infections, two – during the late spring period on a quiet infectious background. The efficiency of preparations was more expressed during the winter period on a complicated infectious background; in comparison with control, the rate of piglets survival from gastrointestinal and lung infections increased by 30–34%, the weight gain increased in 1.5–2.7 times. In the absence of a high level of infectious diseases, the application of herbal infusion promotes an increase in live weight of pigs by 10%. Thus, application of these preparations is more expedient under conditions of the complicated infectious background.

Key words: *Hedysarum alpinum L.; Inula helenium L.; phytogenics; piglets breeding; economic effect.*

Received October 14, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 133–144

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.14:581.1.03
doi: 10.17223/19988591/24/11

**И.Ф. Головацкая, В.Ю. Дорофеев,
Ю.В. Медведева, П.Е. Никифоров, Р.А. Карначук**

Томский государственный университет (г. Томск)

ОПТИМИЗАЦИЯ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ МИКРОКЛОНОВ *Solanum tuberosum* L. СОРТА ЛУГОВСКОЙ *in vitro*

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ
(грант № 11-04-98090-р_сибирь_а)
и Госзадания Минобрнауки РФ (№ РК 01201256295).

Исследовано действие досветки красным, синим и белым светом на морфогенез растений картофеля сорта Луговской in vitro. *Выявлены неоднозначные ростовые реакции на свет пробирочных растений в течение субкультивирования. Показана эффективность применения досветки красным светом, при действии которого наблюдали наибольший прирост сухой массы побега, увеличение поверхности листьев верхних ярусов, содержания фотосинтетических пигментов и коэффициента размножения. Результаты проведенных исследований могут быть применимы в оптимизации режима культивирования микроклонов картофеля* in vitro, *а также в условиях гидропонного культивирования с целью успешной адаптации растений* in vivo, *сокращения вегетационного периода и усиления продукционного процесса для получения максимального выхода оздоровленных мини-клубней.*

Ключевые слова: Solanum tuberosum L.*; микроклонирование; красный свет; синий свет; фотосинтетические пигменты; морфогенез.*

Введение

В последнее время происходит снижение урожайности важнейшей продовольственной культуры – картофеля. Прежде всего это связано с неблагоприятно сложившимися фитопатологическими особенностями регионов возделывания этой культуры и, следовательно, с утратой высококачественного семенного материала. В основе повышения качества семенного картофеля прежде всего лежит использование высокоурожайных сортов, биологические особенности которых соответствуют условиям Западной Сибири. Среди них достойное место занимает картофель сорта Луговской – среднеспелый, столовый сорт, отличающийся устойчивостью к раку, относительной устойчивостью к фитофторозу и парше обыкновенной, средней устойчивостью к вирусам и черной ножке, высокой урожайностью и повышенным содержанием крахмала [1]. Другим способом повышения качества семенного материала служит получение безвирусных растений и в дальнейшем безвирусных мини-клубней. Увеличение количества оздоровленного материала осуществляют через микроразмножение растений картофеля *in vitro*.

Метод выделения апикальных меристем и получения из них безвирусных микроклонов служит основным способом освобождения растений картофеля от патогенов. Дальнейшее выращивание оздоровленных растений картофеля в гидропонике обеспечивает получение безвирусных клубней, тем самым решая проблемы современного семеноводства этой сельскохозяйственной культуры.

В ходе вегетативного размножения микроклонов их черенки культивируют в условиях *in vitro* при искусственном освещении. Поскольку свет является определяющим фактором в оптимизации ростовых процессов растений, возникает необходимость в выборе светового режима. Ранее нами показано, что селективный свет неоднозначно регулирует ростовые и синтетические процессы в растениях на разных стадиях их онтогенеза *in vivo* и *in vitro* [2–7]. Полученные результаты дают основание для дальнейших исследований по разработке оптимального режима освещения при культивировании микроклонов растений картофеля.

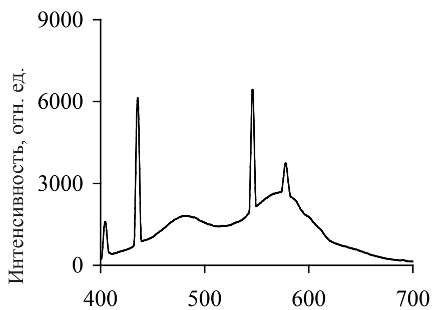
Цель исследований – изучение влияния коррекции белого света на формирование корня, побега и фотосинтетического аппарата микроклонов картофеля сорта Луговской в процессе его культивирования *in vitro*.

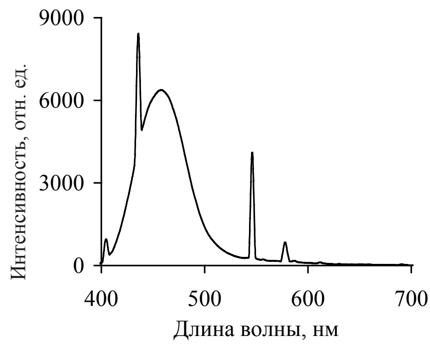
Материалы и методики исследования

Исходные оздоровленные материнские микроклоны картофеля *Solanum tuberosum* L. сорта Луговской были получены из апикальных регенерантов и культивированы под белым светом в течение 25 сут, после чего были микроклонально размножены в стерильных условиях ламинарного бокса. Экспланты второго порядка – черенки исходных растений – состояли из части стебля с листовым узлом. Для чистоты эксперимента прилегающий к апексу узел исходных растений не использовали для получения микроклонов, а сами микроклоны имели одинаковую площадь листовой пластинки и длину стеблевой части.

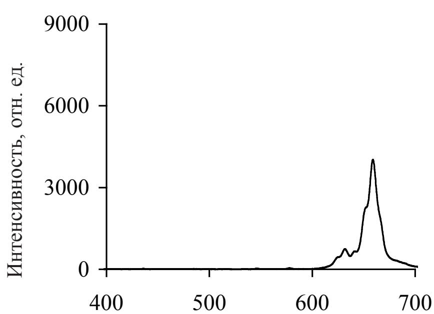
Микроклональное размножение пробирочных растений *S. tuberosum* L. осуществляли с помощью черенкования на агаризованной питательной среде Мурасиге – Скуга. Черенки культивировали при температуре 20–22°С в пробирках на белом свету, выравненном по падающим квантам фотосинтетически активной радиации (ФАР) и равном 250±50 мкмоль/м^{2}с, как и в случае культивирования апикальных регенерантов и материнских микроклонов. Для эксперимента были отобраны 90 микроклонов, из которых сформировали 3 группы по 30 растений и поместили в разные условия досветки на фоне белого света, полученного от люминесцентных ламп фирмы «OSRAM» (Германия). Коррекцию фона проводили за счет дополнительной досветки селективным светом (синий или красный свет) или увеличения интенсивности имеющего светопотока (белый свет) с интенсивностью 100±30 мкмоль фотонов/м^{2}с. Источниками синего и красного света служили лампы фирмы «Philips» (Нидерланды), спектральные характеристики которых получены с помощью спектрометра Ava-Spec 20-48-2 («Avantes», Нидерланды) и представлены на рис. 1.

В процессе культивирования микроклонов картофеля в период со 2-х до 27-х сут измеряли ростовые (длина побега и корней растений, количество ярусов листьев, количество и объем корней, сырая и сухая масса органов и целого растения, площадь листовой поверхности) и биохимические (содержание фотосинтетических пигментов) параметры. Площадь листовой поверхности растений определяли с помощью программы Moticam 2300 (Испания). Содержание хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов определяли спектрофотометрически в 96%-ных спиртовых экстрактах растительного материала [8].





А *Б*



В

Рис. 1. Спектры излучения белой L36/640 G13 люминесцентной лампы фирмы «OSRAM» (*А*), синих TL-D 36W/18 (*Б*), красных TL-D 36W/15 (*В*) люминесцентных ламп фирмы «Philips»

Статистическая обработка выполнена в программе StatSoft STATISTICA 6.0, а построение графиков – в программе MS Excel 2003. На графиках представлены данные в виде средних арифметических значений ростовых ($n = 30$) и биохимических ($n = 5$) параметров с двусторонними доверительными интервалами. При сравнении групп растений, различающихся по условиям выращивания, выявили статистически значимые отличия изученных параметров по сравнению с контролем с учетом t-критерия Стьюдента для 95%-ного уровня значимости [9]. Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез в исследовании принимался равным 0,05.

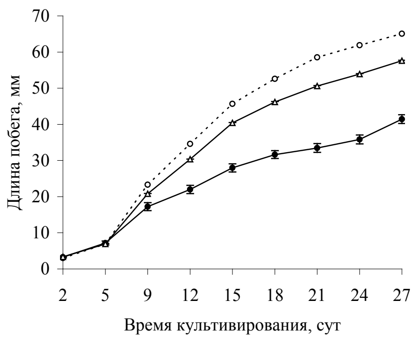
Результаты исследования и обсуждение

Поскольку главной задачей при получении безвирусных растений картофеля является увеличение коэффициента их размножения и скорости регенерации микроклонов, появляется необходимость оптимизации условий выращивания *in vitro*. Одним из важнейших рострегулирующих факторов среды выступает свет, и прежде всего его спектральный состав.

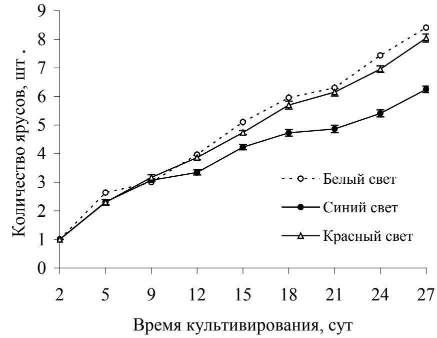
В ходе нашего исследования установлено, что в процессе регенерации микроклонов картофеля применение различной досветки изменяло скорость роста нового побега. При культивировании микроклонов стимулирующее действие на растяжение побега оказывала досветка белым светом (БС). Досветка красным (КС) и синим (СС) светом тормозила этот процесс соответственно на 11 и 36% по сравнению с БС (рис. 2, *А*). Сравнение линейных и количественных параметров побега на КС и БС свидетельствовало о том, что прирост длины побега характеризовался преимущественно растяжением отдельных междоузлий, так как общее количество ярусов сохранялось на одинаковом уровне (рис. 2, *Б*). У растений, выращенных на СС, общее количество ярусов уменьшалось на 26% относительно БС, что сопровождалось и укорочением побега.

По существующей технологии размножения безвирусного посадочного материала картофеля рост растения в пробирке происходит в течение нескольких недель в зависимости от достижения им нужной высоты и количества междоузлий, по которым происходит черенкование. Чем больше высота растения и количество междоузлий, тем выше будет коэффициент размножения пробирочных растений, за счет чего сократится время получения нужного количества посадочного материала. В этом отношении досветка КС растений картофеля сорта Луговской имела преимущество перед досветкой СС. Коэффициент размножения для растений с досветкой КС был равен 8, тогда как с досветкой СС – 6.

Рост растений *S. tuberosum* L. обеспечивался увеличением размеров их органов не только за счет обводнения растягивающихся клеток, но и за счет новообразования структур, обусловливающих изменение сухой массы растений. В процессе формирования микроклонов наблюдалось опережающее накопление сухого вещества в корне по сравнению с побегом.



А



Б

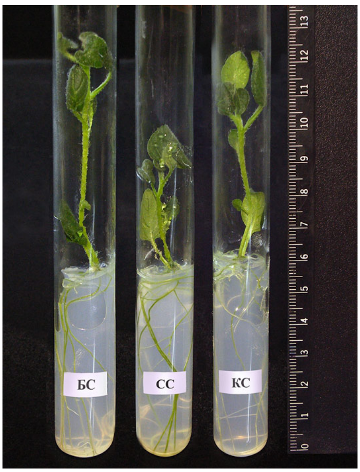


Рис. 2. Ростовые параметры и морфология микроклонов картофеля сорта Луговской в зависимости от света, используемого в качестве досветки

Доля вклада корня в биомассу всего растения составила 59, 62 и 57% соответственно для вариантов досветки БС, СС и КС. Рост биомассы побега был обусловлен накоплением сухого вещества в процессе растяжения стебля и суммарной поверхности листьев. Наибольший прирост сухой массы побега отмечен у растений, выросших при досветке КС (рис. 3, *А*). В то же время синий свет тормозил или изменял направления синтетических процессов в побеге, обусловливая снижение его сухой массы. Согласно исследованиям Н.П. Воскресенской [10, 11], синий свет стимулировал белковый обмен, а следовательно, досветка СС в нашем эксперименте могла изменять скорость роста по сравнению с таковой у растений с углеводной направленностью метаболизма на КС. Действие КС увеличивало отношение биомассы побега к корню за счет увеличения побега (по сравнению с БС и СС) (рис. 3, *Б*).

Другим параметром, характеризующим формирование корневой системы, служил ее объем. Анализ показал, что действие КС увеличивало этот параметр по сравнению с действием СС (рис. 3, *В*). Влияние БС на объем корня достоверно не отличалось от действия КС. Увеличение объема корня на БС и КС могло свидетельствовать об увеличении поглощающей поверхности корня и, как следствие, увеличении потока поглощенных веществ, дающего преимущество в росте надземному органу растений.

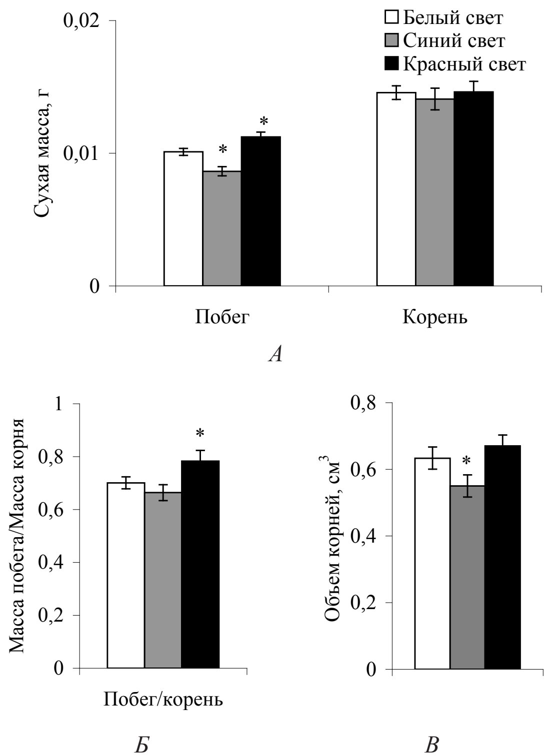


Рис. 3. Сухая масса и объем корней 30-дневных микроклонов картофеля в зависимости от света, используемого в качестве досветки.
* Статистически значимое отличие от варианта на белом свету ($p < 0,05$)

На основании экспериментальных данных выявлены основные закономерности действия досветки БС, КС и СС на фотосинтетический аппарат и некоторые метаболические процессы в растениях. Показана зависимость структуры и роста фотосинтезирующей поверхности от качества света. Досветка СС увеличивала площадь листовой поверхности 3–5-го ярусов, тогда как досветка БС и КС – площадь 6–9-го ярусов (рис. 4, *А*).

Изучение роста структурных элементов побега позволило выделить два типа реакций микроклонов на действие света: первый тип реакций на СС и второй – на КС и БС. Торможение растяжения стебля в условиях досветки СС (см. рис. 2, *А*) сопровождалось активацией ростовых процессов в листьях, определяя увеличение поверхности листьев нижних ярусов (рис. 4, *А*). Более длительный рост последних приводил к замедлению закладки и роста верхних ярусов по сравнению с другими световыми вариантами. В то же время в условиях досветки КС и БС более активное удлинение побега (см. рис. 2, *А*) определяло торможение роста листьев нижних ярусов с последующим увеличением числа (рис. 2, *Б*) и поверхности верхних листьев (рис. 4, *А*). Интересно то, что белый свет, включающий широкий спектр синего, зеленого и красного света (см. рис. 1, *А*), вызывал реакции *S. tuberosum* L., аналогичные таковым в ответ на действие света, обогащенного красной областью спектра. Полученные данные согласуются с данными по другим культурам. Ранее нашими исследованиями выявлено стимулирующее действие люминесцентного низкоэнергетического излучения флуоресцентных пленок в красной области спектра на растяжение листовой поверхности, накопление сухой биомассы и хлорофилла *а* у растений *Brassica oleracea* L. [5].

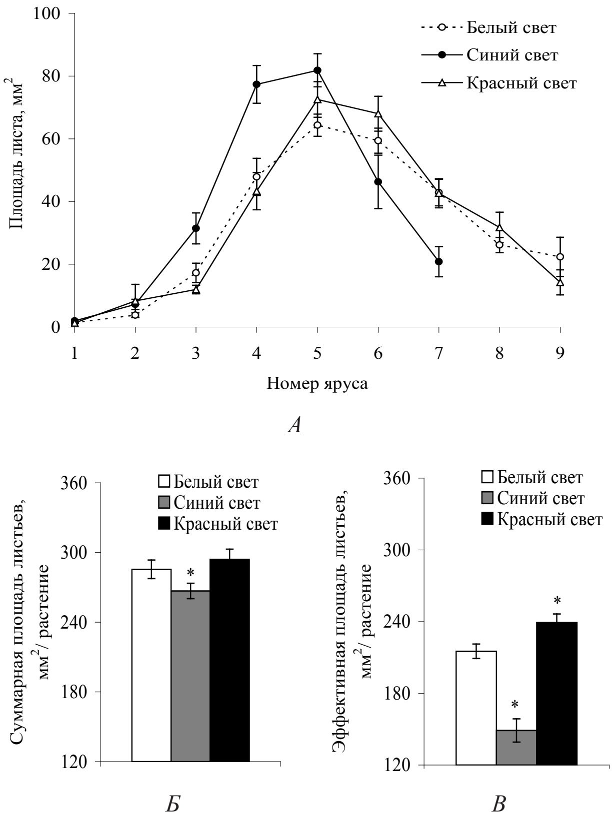


Рис. 4. Распределение фотосинтезирующей поверхности по ярусам (*а*), суммарная (*б*) и эффективная (*в*) поверхность листьев у 30-дневных микроклонов картофеля в зависимости от света, используемого в качестве досветки.
* Статистически значимое отличие от варианта на белом свету ($p < 0{,}05$)

Изменение роста листьев *S. tuberosum* L. на свету разного спектрального состава сопровождалось изменением биосинтетических процессов в них. В процессе адаптации к качеству света изменялось содержание фотосинтетических пигментов в единице массы листа (рис. 5). Досветка КС и СС увеличивала уровень хлорофилла *a* (Хл*a*), хлорофилла *b* (Хл*b*) и каротиноидов (Кар) по сравнению с уровнем пигментов на БС. Содержание Хл*a* положительно коррелировало с уровнем Кар, выполняющих защитную функцию по отношению к зеленым пигментам. Наиболее оптимальными были условия, созданные при досветке КС, активирующим сенсорные фоторецепторы фитохромы. Полученные данные согласуются с данными других авторов [12, 13].

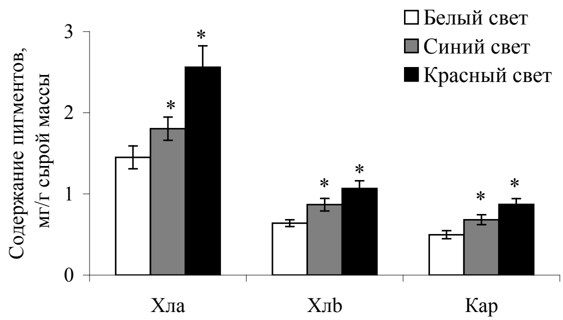


Рис. 5. Содержание фотосинтетических пигментов
в листе 4-го яруса 20-дневных микроклонов картофеля
в зависимости от света, используемого в качестве досветки.
* Статистически значимое отличие от варианта на белом свету (р < 0,05)

Известно, что на формирование клубней у картофеля большое влияние оказывают углеводы [14]. В связи с этим следует ожидать, что лучше сформированный фотосинтетический аппарат (листовая поверхность верхних ярусов и уровень фотосинтетических пигментов) у микроклонов позволит им иметь преимущество в росте и развитии в условиях гидропонной установки. Обычно нижние 3–4 междоузлия помещают в специальный вкладыш – крепление стебля в лотке гидропонной установки без доступа света, и основной рост растения поддерживается функционированием оставшихся листьев, площадь которых обозначена нами как «эффективная» площадь листьев (рис. 4, *В*).

Сопоставление данных по фоторегулированию роста побега микроклонов *S. tuberosum* L. сорта Луговской на СС и КС с ранее полученными нами данными для других сортов, выращенных в аналогичных условиях [6, 7], свидетельствовало об общих и сортоспецифических реакциях в ответ на действие этих участков ФАР. Например, общие реакции у микроклонов картофеля сортов Луговской и Крепыш, выращенных под теми же цветными лампами, проявлялись при регуляции длины побега. Досветка СС укорачивала длину отдельных междоузлий и, как следствие, длину побега, в то время как на КС побеги удлинялись. Сортоспецифичность выражалась в накоплении сухого вещества микроклонами. Показано, что сухая масса побега микроклонов растений картофеля сорта Крепыш, экспонированных в режиме досветки СС, достоверно превышала этот показатель в вариантах на КС. В противоположность этому сухая биомасса побега микроклонов растений картофеля сорта Луговской, выросших при досветке КС, была выше таковой у растений, выросших при досветке СС. Большую роль в регуляции фотоморфогенеза растений картофеля играла сортовая специфика роста в процессе онтогенеза, поскольку картофель сорта Крепыш является раннеспелым сортом, сорта Луговской – среднеспелым [1].

Адаптация растения к свету реализуется через важнейшие его функции, и в первую очередь через процессы роста, непосредственно связанные с продуктивностью и урожайностью. В регуляции роста важную роль оказывает соотношение областей в спектре ФАР, на это указывает А.А. Тихомиров с соавторами [15] в своих исследованиях томатов и злаков. Изменение интенсивности ростовых процессов растения находится под контролем эндогенных регуляторных систем, световой и гормональной систем и их взаимодействия. В связи с этим большую роль в адаптации растений картофеля к светопотоку, обогащенному красной или синей областью спектра, могло играть дополнительное действие регуляторных фоторецепторов из семейств фитохромов или криптохромов на уровне морфогенных и биохимических ответов растений [16]. Различия в морфогенезе растений с СС и КС были обусловлены изменением их гормонального статуса. Подтверждением данного предположения могут служить наши более ранние исследования *Avena sativa* L., лекарственных растений и световых мутантов модельного растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh экотипа Landsberg *erecta* и данные других авторов [3, 4, 17–19]. Нами показано, что в регуляции КС ростовых процессов большую роль играют фитохромы, поглощающие этот участок спектра, и гиббереллины (ГК), гормоны растений, повышающие свой уровень в ответ на действие КС [2, 3, 18, 20]. По данным других авторов, могут играть совместную роль КС и ауксины [21]. В регуляции СС ростовых процессов участвуют криптохромы, поглощающие этот участок спектра, и цитокинины, гормоны растений, повышающие свой уровень в ответ на действие СС [3, 17, 18, 21]. В ответах растений на БС, в состав которого входит и зеленая область спектра (ЗС), могут участвовать как фитохромы, так и криптохромы [2, 18, 20], возможно их взаимодействие вследствие разной степени активации ЗС, зависимой от их чувствительности к этому участку ФАР. Взаимодействие фитохромов и криптохромов показано на уровне активации киназы высокоэнергетических реакций (HIRK), регулирующей фотоморфогенез на ранних стадиях ответа в проростках [22]. Предполагают существование специфического рецептора ЗС или специфическое изменение уже обнаруженных фоторецепторов [18, 23]. Некоторые близкие эффекты досветки БС и КС могут быть обусловлены влиянием ЗС и КС через фитохром на углеводный метаболизм [2].

Известно также, что ГК, увеличивающие растяжение осевых органов растений картофеля, оказывают стимулирующее влияние на инициацию, рост и ветвление столонов [24]. Вследствие того, что предварительное выращивание микроклонов на КС увеличивает уровень эндогенных гормонов этой группы, обеспечивается преимущество по закладке столонов – второго звена в цепи получения семенного материала.

Заключение

Таким образом, наши исследования выявили эффективность влияния селективной досветки на морфогенез микроклонов картофеля *in vitro*. На примере досветки КС и СС показана важная роль фоторегуляции в ростовых и морфогенных ответах растений картофеля на уровне как побега, так и корневой системы. Показана эффективность применения досветки красным светом, при действии которого наблюдались наибольший прирост сухой массы побега, увеличение «эффективной» поверхности листьев, содержания фотосинтетических пигментов и коэффициента размножения. Установлено, что данный способ обработки посадочного материала картофеля, стимулируя начальные ростовые процессы в растениях, увеличивает продуктивность фотосинтеза. Специфическое действие света разного спектрального состава на морфогенез микроклонов картофеля сорта Луговской необходимо учитывать для оптимизации режима культивирования *in vitro*. Результаты проведенных исследований могут быть применимы в оптимизации режима культивирования микроклонов картофеля *in vitro*, а также в условиях гидропонного культивирования с целью успешной адаптации растений *in vivo*, сокращения вегетационного периода и усиления продукционного процесса для получения максимального выхода оздоровленных мини-клубней. В дальнейших исследованиях предполагается изучение влияния разных по интенсивности потоков КС и СС на морфогенез растений картофеля *in vitro*.

Литература

1. *Симаков Е.А., Анисимов Б.В., Еланский С.Н. и др.* Сорта картофеля, возделываемые в России: 2010. Ежегодное справочное издание. М. : Агроспас, 2010. 128 с.
2. *Карначук Р.А., Постовалова В.М., Беленькая Е.В. и др.* Фитохромный контроль метаболизма ^{14}С-углеводов в растениях // Физиология растений. 1978. Т. 25. С. 268–271.
3. *Карначук Р.А., Головацкая И.Ф.* Гормональный статус, рост и фотосинтез растений, выращенных на свету разного спектрального состава // Физиология растений. 1998. Т. 45, вып. 6. С. 925–934.
4. *Карначук Р.А., Тищенко С.Ю., Головацкая И.Ф.* Эндогенные гормоны и регуляция морфогенеза *Arabidopsis thaliana* синим светом // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 2. С. 262–267.
5. *Головацкая И.Ф., Минич А.С., Минич И.Б. и др.* Регуляция роста и развития растений *Brassica oleracea* L. с помощью коррекции солнечного излучения // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2012. № 2 (18). С. 151–165.

6. *Карначук Р.А., Дорофеев В.Ю., Медведева Ю.В.* Фоторегуляция роста и продуктивности растений картофеля при размножении *in vitro* // VII Съезд Общества физиологов растений России, Междунар. конф. «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» 4–10 июля 2011 г. Н. Новгород, 2011. С. 313–314.
7. *Дорофеев В.Ю., Медведева Ю.В., Карначук Р.А.* Оптимизация светового режима при культивировании оздоровленных растений картофеля *in vitro* с целью повышения продукционного процесса // Материалы VI Москов. междунар. конгресса, ч. 1 (Москва, 21–25 марта 2011 г.). М. : ЗАО «Экспо-биохим-технологии», РХТУ им. Д.И. Менделеева, 2011а. С. 238–239.
8. *Lichtenthaler H.K.* Chlorophyles and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
9. *Лакин Г.Ф.* Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
10. *Воскресенская Н.П.* Фоторегуляторные аспекты метаболизма растений // XXXVIII Тимирязевские чтения М. : Наука, 1979. 47 с.
11. *Воскресенская Н.П.* Принципы фоторегулирования метаболизма растений и регуляторное действие красного и синего света на фотосинтез // Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений / под ред. А.Л. Курсанова, Н.П. Воскресенской. М. : Наука, 1975. С. 16–36.
12. *Савина О.В.* Некогерентный красный свет – экологически безопасный фактор воздействия на посадочный материал картофеля // Сб. науч. трудов Рязанского НИПТИ АПК. Рязань, 2005. С. 51–56.
13. *Аксенова Н.П., Константинова Т.Н., Голяновская С.А. и др.* Рост и клубнеобразование *in vitro* у трансгенного картофеля с суперэкспрессией фитохрома В // Физиология растений. 2002. Т. 49, № 4. С. 535–540.
14. *Fischer L., Lipavska H., Hausman J.F., Opatrny Z.* Morphological and Molecular Characterization of a Spontaneously Tuberizing Potato Mutant: An Insight into the Regulatory Mechanism of Tuber Induction // BMC Plant Biol. 2008. Vol. 8. P. 117–121.
15. *Тихомиров А.А., Лисовский Г.М., Сидько Ф.Я.* Спектральный состав света и продуктивность растений. Новосибирск : Наука, 1991. 168 с.
16. *Casal J.J.* Phytochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interaction in plants // Photochem. Photobiol. 2001. Vol. 71. P. 1–11.
17. *Карначук Р.А., Негрецкий В.А., Головацкая И.Ф.* Гормональный баланс листа растений на свету разного спектрального состава // Физиология растений. 1990. Т. 37, вып. 3. С. 527–534.
18. *Головацкая И.Ф.* Роль криптохрома 1 и фитохромов в регуляции фотоморфогенетических реакций растений на зеленом свету // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 6. С. 822–829.
19. *Symons G.M., Reid J.B.* Interactions between light and planthormones during de-etiolation // J. Plant Growth Regul. 2003. Vol. 22. P. 3–14.
20. *Головацкая И.Ф., Карначук Р.А., Ефимова М.В. и др.* Роль криптохрома 1 и фитохромов А–Е в регуляции роста арабидопсиса на зеленом свету // Вестн. Том. гос. ун-та. 2007. № 297. С. 184–187.
21. *Константинова Т.Н., Аксенова Н.П., Сергеева Л.И. и др.* Взаимное влияние света и гормонов на регуляцию морфогенетических процессов в культуре *in vitro* // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 4. С. 795–802.
22. *Malec P., Yahalom A., Chamovitz A.* Identification of a light-regulated protein kinase activity from seedlings of *Arabidopsis thaliana* // Photochem. Photobiol. 2002. Vol. 75. P. 178–183.
23. *Folta K.M., Maruhnich S.A.* Green light: a signal to slow down or stop // J. Exp. Bot. 2007. P. 1–13.
24. *Аксенова Н.П., Константинова Т.Н., Голяновская С.А. и др.* Гормональная регуляция клубнеобразования у картофеля // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 4. С. 491–490.

Поступила в редакцию 27.04.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 133–144

doi: 10.17223/19988591/24/11

Irina F. Golovatskaya, Vyacheslav Yu. Dorofeev, Yulia V. Medvedeva, Pavel E. Nikiforov, Raisa A. Karnachuk

Tomsk State University, Tomsk, Russia

OPTIMIZATION OF ILLUMINATION CONDITIONS IN CULTIVATION PROCESS OF *Solanum tuberosum* L. CV. LUGOVSKOY MICROCUTTINGS *in vitro*

The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research in 2012 (№ 11-04-98090-r_siberia_a) and the state task to HIGH SCHOOLS for 2012 (№ 01201256295 from 06.04.2012).

The method of isolating apical meristems and obtaining from them virus-free regenerants is the main way to make potato plants free from pathogens. Further cultivation of the improved potato in hydroponics allows obtaining virus-free tubers, thereby solving the problems of modern seed-growing of this crop. The in vitro cultivation of micropropagated plants is carried out at artificial light. In this connection it is necessary to choose a light regime to optimize the growth processes of microcuttings. The effect of additional irradiated with red, white and blue light on the morphogenesis of potato cv. Lugovskoy in vitro was investigated. Different growth reactions of micropropagated plantlets during subcultivation were revealed.

The influence of the correction of white light on the formation of root, shoot and the photosynthetic apparatus of Solanum tuberosum L. cv. Lugovskoy plantlets in the process of cultivation in vitro was studied. The supplementary lighting with blue, red and white light was used. The greatest increase in dry weight of shoots was observed in plants under red light. At the same time, the blue light inhibited or changed the direction of synthetic processes in the shoot, causing a decrease in its dry biomass. Red light increased the root volume and the total area of leaves, compared with the action of the blue light. Irradiating with blue light increased the area of leaf surface 3–5 tiers, whereas irradiating with a white and red light – the area of 6–9 tiers, while the smallest number of tiers was formed under blue light conditions. The levels of chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoids were increased at red and blue light compared with a content of pigments under white light. Red and blue light played an important photoregulation role in the growth and morphogenic responses of potato plants, both at the shoot and root system.

Specific effect of light of different spectral composition on morphogenesis of microcuttings potato cv. Lugovskoy should be considered for optimizing cultivation regime in vitro. The practical significance of the research results is to use the method of irradiating with selective light at work to develop virus-free potato micropropagated plants with a view to accelerating the growth in vitro, the successful adaptation of plants in vivo, the reduction of the vegetation period and the increase in productive process for obtaining the maximum output of the improved minitubers in the conditions of hydroponics.

Key words: *Solanum tuberosum L.; micropropagation in vitro; red light; blue light; photosynthetic pigments; morphogenesis.*

Received April 27, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 145–151

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК 616-056.52:612.014.4.001.6
doi: 10.17223/19988591/24/12

О.Б. Жукова[1], К.В. Зайцев[1], Н.П. Степаненко[1], А.А. Гостюхина[1], С.С. Гутор[1], И.И. Вебер[2], Д.А. Нимирская[2], С.А. Межерицкий[1], Н.Г. Абдулкина[1]

[1] Томский научно-исследовательский институт курортологии и физиотерапии (г. Томск)
[2] Томский государственный университет (г. Томск)

ВЛИЯНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ДЕСИНХРОНОЗА НА ЛИПИДНЫЙ ОБМЕН У КРЫС ПРИ ОЖИРЕНИИ

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках Федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы» (Соглашение № 8304 от 10.08.2012 г.).

Приведены результаты исследования, посвященного экспериментальной оценке влияния десинхронизации циркадных биоритмов на липидный обмен при ожирении. На 80 аутбредных крысах-самцах показано, что содержание животных на высококалорийном рационе в течение 30 дней способствовало формированию модели алиментарного ожирения, о чем свидетельствовало значительное увеличение массы тела. По данным биохимического и иммуно-ферментного анализов сыворотки крови крыс установлено, что диет-индуцированное ожирение на фоне круглосуточного действия света сопровождается гиперхолестеролемией и гипертриглицеридемией, снижением продукции гормонов инсулина и лептина. Содержание экспериментальных животных с моделью алиментарного ожирения в условиях длительного постоянного затемнения, несмотря на очевидную их прибавку в весе, способствовало нормализации всех рассматриваемых показателей. Предполагается, что этот эффект может быть обусловлен синтезом в темное время суток протективного фактора.

Ключевые слова: *ожирение; десинхроноз; липидный обмен; инсулин; лептин.*

Введение

Ожирение – это хроническое нарушение обмена веществ, которое проявляется избыточным развитием жировой ткани, прогрессирует при естественном течении и характеризуется высокой вероятностью рецидива после окончания курса терапии [1]. Исследования последних лет доказали мультифакториальный характер ожирения, где наряду с генетической предрасположенностью большая роль принадлежит внешним факторам (образу жизни, особенностям питания, физической активности, психоэмоциональному состоянию и др.) [1, 2].

Патогенез ожирения до конца не изучен. Известно, что ключевые центры, регулирующие потребление пищи и энергетический баланс, расположены в гипоталамусе. Одни нейромедиаторы и гормоны (нейропептид Y, галанин, опиоиды, соматолиберин, грелин, b-эндорфин, соматостатин) увеличивают, другие (серотонин, норадреналин, кортиколиберин, холецистокинин, меланоцитостимулирующий гормон, лептин, бомбезин и др.) снижают потребность в пище. Нарушение синтеза, метаболизма и секреции нейротрансмиттеров может приводить к эндокринным сдвигам, которые, в свою очередь, имеют значение для развития ожирения и специфичности отложения жира [2].

На сегодняшний день жировая ткань рассматривается как самостоятельный секреторный орган, обладающий ауто-, пара- и эндокринной функциями [3]. С помощью сети местных и системных сигнальных структур, которые взаимодействуют с нейроэндокринными регуляторами, пути передачи сигналов в жировой ткани, сформированные по иерархическому принципу, являются важным механизмом, который позволяет организму приспосабливаться к различным условиям: голоду, стрессу, инфекциям, а также к периодам значительного избытка поступления энергии [4].

Развитие общества привело не только росту частоты избыточной массы тела среди населения, но и к тому, что с появлением электричества человек стал проводить больше времени при искусственном освещении. Для живого организма цикл свет – темнота является важнейшим регулятором суточной ритмичности. Известно, что существует прямая зависимость между патологическим процессом и нарушением временной организации физиологических функций (т.е. десинхронозом), глубина которого коррелирует с тяжестью заболевания [5].

Настоящее исследование было посвящено экспериментальной оценке влияния десинхронизации циркадных биоритмов на липидный обмен при ожирении.

Материалы и методики исследования

Исследование выполнено на 80 половозрелых аутбредных крысах-самцах с исходной массой тела 330–380 г, которые случайным образом были разделены на 4 группы по 20 особей в каждой:

1) интактные крысы;

2) крысы с алиментарным ожирением, содержавшиеся 10 суток при естественном освещении;

3) крысы с алиментарным ожирением, содержавшиеся 10 суток при круглосуточном освещении;

4) крысы с алиментарным ожирением, содержавшиеся 10 суток в полной темноте.

Все процедуры с животными проводили в соответствии с международными правилами и нормами (European Communities Council Directives of

24 November 1986, 86/609/EEC) в течение марта 2013 г., когда продолжительность светового периода суток составляла от 10 ч 44 мин до 13 ч 00 мин (в среднем 11 ч 42 мин). Модель алиментарного ожирения воспроизводили путем изменения характера питания крыс. Животные содержались в тесных клетках по 1 особи в течение 30 суток и находились на высококалорийной диете, состоящей из комбикорма (47%), сладкого сгущенного молока (44%), растительного масла (8%) и растительного крахмала (1%) (жиры – 29,6%, протеины – 14,8%, углеводы – 55,6%) [6]. Интактные крысы содержались в аналогичных условиях, но получали только комбикорм производства ООО «Лабораторкорм» (Россия) в полном объеме.

Для индукции экспериментального десинхроноза животные опытных групп в течение 10 дней круглосуточно находились при искусственном освещении либо в полной темноте.

Поскольку ожирение сопряжено с изменениями обменных и трофических процессов, в ходе эксперимента у животных регистрировали динамику изменения массы тела.

В сыворотке крови измеряли концентрацию глюкозы, общего холестерола, триглицеридов стандартными методами на биохимическом анализаторе Hitachi 911 (Япония). Уровни инсулина и лептина в сыворотке крови определяли с помощью твердофазного иммуноферментного «сэндвичевого» метода согласно инструкции, предлагаемой производителями соответствующих тест-систем.

Обработка полученных данных была выполнена в программе Statsoft STATISTICA for Windows 6.0 с расчетом описательных характеристик (Me – медиана, Q_1 – 25% квартиль, Q_3 – 75% квартиль). Метод статистического анализа включал внутригрупповое и межгрупповое сравнение показателей с помощью непараметрических критериев Вилкоксона и Манна – Уитни соответственно. Различия считались статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Содержание животных на гиперкалорийном рационе в течение 1 месяца способствовало формированию модели алиментарного ожирения, о чем свидетельствовало значительное увеличение массы тела (476,0 г) по сравнению с животными, находящимися на стандартном питании (333,4 г, $p < 0,01$). При этом интенсивность прибавления в весе у крыс, находящихся на высококалорийной диете, составила около 43% ($p < 0,05$), а количество потребляемой в день пищи на 23% превышало количество пищи, необходимой животным интактной группы. Исходя из этого мы заключили, что высококалорийное питание вызывает у крыс гиперфагию.

По данным литературы, гиперфагия является основным этиологическим фактором диет-индуцированного ожирения как у животных, так и у людей [6] и вызывает патологическую, так называемую постпрандиальную (послеобеденную), гипергликемию и гиперлипидемию, что ассоциируется с замедлением катаболизма триглицеридов и функциональными и количественными изменениями липопротеидов [7]. Установленные значения биохимических показателей в сыворотке крови животных с алиментарным ожирением указывали на появление гиперхолестеролемии и гипертриглицеридемии, при этом содержание общего холестерола (ОХС) превышало фоновый уровень на 44,0%, а триглицеридов (ТГ) – на 48,4%. Зарегистрирована была также небольшая гипергликемия (123,3% от нормы; $p > 0,3$) (таблица). Таким образом, на фоне высококалорийной диеты в организме крыс имеет место развитие дислипидемии II-б типа.

Известно, что обмен веществ подчиняется принципу ритмичности протекания всех биологических процессов. Действие экзогенных или эндогенных факторов всегда вызывает адаптационные перестройки в организме. Можно предположить, что при десинхронозе может измениться степень и направленность действия факторов. Для выяснения закономерностей влияния рассогласования суточного ритма свет – темнота, подстраивающего ход биологических часов под астрономические сутки, крыс с ожирением содержали при круглосуточном искусственном освещении либо в полной темноте в течение 10 суток. Под действием постоянного света у животных были выявлены нарушения липидного обмена, аналогичные таковым особей контрольной группы. При этом уровни медиаторов энергетического обмена – гормонов инсулина и лептина – имели статистически значимые минимальные значения (таблица).

Гипоинсулинемия приводит к затруднению поступления и утилизации глюкозы в мышечной ткани, к интенсификации липолиза в висцеральных адипоцитах. Это, в свою очередь, чревато выбросом большого количества глицерина и свободных жирных кислот в печень, где они становятся субстратом для формирования атерогенных липопротеидов [2]. Снижение выработки инсулина может быть вызвано функциональным истощением поджелудочной железы.

Ряд работ показали наличие на панкреацитах лептиновых рецепторов, активация которых регулирует транскрипцию гена инсулина [8]. В норме в ответ на увеличение концентрации инсулина увеличивается и продукция лептина, который по принципу отрицательной обратной связи тормозит дальнейшую продукцию и выброс инсулина [1]. Лептин вырабатывается адипоцитами в ответ на пополнение жировых запасов и передает в головной мозг сигнал о насыщении [9, 10]. Следует отметить, что он является ключевым медиатором между жировой тканью и гипоталамо-гипофизарной системой. При нарушении восприятия лептиновых сигналов страдает секреция многих нейропептидов, регулирующих пищевое поведение и расход энергии [2]. Очевидно, что выявленный нами дефицит данного гормона, влияющего на чувствительность тканей к инсулину, свидетельствует о дизрегуляции энергетического обмена.

Изменение биохимических и гормональных показателей в сыворотке крови крыс при ожирении, Me (Q_1; Q_3)

Группа животных	Концентрация глюкозы, ммоль/л	Концентрация общего холестерола, ммоль/л	Концентрация триглицеридов, ммоль/л	Уровень инсулина, усл. ед.	Уровень лептина, усл. ед.
Интактные крысы	4,45 (4,01; 5,10)	1,57 (1,37; 1,66)	0,93 (0,80; 1,10)	26,00 (24,00; 29,00)	21,50 (20,00; 29,00)
Крысы с алиментарным ожирением	5,52 (4,93; 5,71)	2,26 (2,02; 2,40)^	1,38 (0,92; 1,52)^	24,00 (23,00; 27,00)	21,00 (19,00; 22,00)
Крысы с ожирением, содержавшиеся при круглосуточном освещении	5,08 (4,85; 5,58)	2,76 (2,55; 2,94)^	1,13 (0,79; 1,24)^	23,00 (22,00; 24,00)^	19,00 (18,00; 20,00)^
Крысы с ожирением, содержавшиеся в полной темноте	5,03 (4,70; 5,55)	1,37 (1,21; 1,48)*#	0,57 (0,50; 0,66)*#	25,00 (24,00; 27,00)#	20,00 (19,00; 21,00)

Примечание. ^ – р-уровень < 0,05 по сравнению с аналогичными показателями у интактных крыс;

* – р-уровень < 0,05 по сравнению с аналогичными показателями у крыс с алиментарным ожирением;

– р-уровень < 0,05 по сравнению с аналогичными показателями у крыс с ожирением, содержавшихся при круглосуточном освещении.

Содержание экспериментальных животных с моделью алиментарного ожирения в условиях длительного постоянного затемнения, несмотря на очевидную их прибавку в весе (в среднем на 42,5% от исходных значений, $p < 0,05$), способствовало нормализации всех рассматриваемых показателей (см. таблицу). Данный факт наводит на мысль о наличии протективного фактора, вырабатываемого ночью.

Известно, что в темное время суток и у дневных, и у ночных животных эпифизом (шишковидная, или пинеальная железа) секретируется мелатонин, координирующий работу всего организма. Синтез мелатонина подчинен суточному ритму, определяющему, в свою очередь, ритмичность всех физиологических процессов. В настоящее время обоснована роль данного гормона в диагностике и лечении различных заболеваний внутренних органов [5]. Согласно гипотезе «циркадианной деструкции» воздействие света в ночные часы нарушает эндогенный суточный ритм, подавляет ночную секрецию мелатонина, что приводит к снижению его плейотропного влияния на организм. Искусственное увеличение продолжительности темного периода суток, вероятно, способствует продлению мелатониновых эффектов в отношении нормализации липидного обмена.

Заключение

Диет-индуцированное ожирение у крыс, моделируемое путем увеличения объема и калорийности питания в течение 1 месяца, на фоне круглосуточного непрерывного воздействия искусственного света сопровождалось выраженными нарушениями липидного обмена в виде гиперхолестерол- и гипертриглицеридемии, склонностью к гипергликемии, снижением продукции гормонов инсулина и лептина. Длительная (10 суток) световая депривация полностью нивелирует указанные нарушения у крыс с моделью алиментарного ожирения.

Таким образом, для повышения эффективности терапии ожирения можно рекомендовать смещение естественного цикла освещенности в сторону темноты с целью немедикаментозной коррекции метаболических нарушений.

Литература

1. *Ожирение* и другие нарушения метаболизма липидов / под ред. С.И. Удинцева, В.Ю. Сереброва. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2008. 326 с.
2. *Дедов И.И., Мельниченко Г.А.* Ожирение: этиология, патогенез, клинические аспекты. М., 2004. 456 с.
3. *Шварц В.* Жировая ткань как эндокринный орган // Проблемы эндокринологии. 2009. Т. 55, № 1. С. 38–43.
4. *Чубриева С.Ю., Глухов Н.В., Зайчик А.М.* Жировая ткань как эндокринный регулятор // Вестн. Санкт-Петербургского университета. 2008. Сер. 11. Вып. 1. С. 32–40.
5. *Прощаев К.И., Ильницкий А.Н., Кветная Т.В. и др.* Значение мелатонина в диагностике некоторых заболеваний внутренних органов и перспективы его применения в практической медицине // Медицинский академический журнал. 2007. Т. 7, № 2. С. 95–105.
6. *Fisette A., Lapointe M., Cianflone K.* Obesity-inducing diet promotes acylation stimulating protein resistance // Biochem Biophys Res Commun. 2013. Vol. 437, № 3. P. 403–407.
7. *Чазова И.Е., Мычка В.Б.* Метаболический синдром. М.: Медиа Медика, 2004. 168 с.
8. *Steppan C.M., Brown E.G., Wright C.M. et al.* A family of resistin-like molecule // Proc. Natl. Acad. Sci USA. 2001. Vol. 98. P. 502–506.
9. *Flier J.S.* Leptin expression and action: new experimental paradigms // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2002. Vol. 94. P. 4242–4245.
10. *Lonnqvist F., Nordfors L., Jansson M. et al.* Leptin secretion from adipose tissue in women: Relationship to plasma levels and gene expression // J. Clin. Invest. 2002. Vol. 99. P. 2398–2404.

Поступила в редакцию 17.09.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 145–151

doi: 10.17223/19988591/24/12

Oksana B. Zhukova[1], Constantin V. Zaitsev[1], Nina P. Stepanenko[1], Alena A. Gostyuhina[1], Sergey S. Gutor[1], Irina I. Veber[2], Dariya A. Nimirskaya[2], Stanislav A. Mezheritskiy[1], Nataliya G. Abdulkina[1]

[1] Tomsk Scientific Research Institute of Resort and Physiotherapy, Tomsk, Russia
[2] Tomsk State University, Tomsk, Russia

EFFECT OF EXPERIMENT ALDESYNCHRONOSIS ON LIPID METABOLISM IN RATS WITH OBESITY

The study was supported by the Ministry of education and science of the Russian Federation, project №8304 (10.08.2012)

The article presents the results of a study of the effect of desynchronization of circadian rhythms on lipid metabolism in case of obesity. The model of the alimentary obesity was reproduced in 80 outbred male rats with an initial weight of 330–380 g by changing the nature of nutrition. The animals were kept in cages for one individual within one month and were at high-calorie diet consisting of standard food (47%), sweet condensed milk (44%), vegetable oil (8%) and vegetable starch (1%) (fats–29.6%, proteins – 14.8%, carbohydrates – 55.6%) (diet C11024, Research Dietes, New Brunswick, NJ). To induce desynchronosis, experimental animals were in artificial light or in full darkness for 10 days around the clock. All procedures with animals were performed in accordance with international rules and standards (European Communities Council Directives of 24 November 1986, 86/609/EEC). The study showed that keeping animals at high-calorie diet during 30 days promoted formation of the model of alimentary obesity, as evidenced by a significant increase in their body weight (average 43%). According to biochemical and enzyme-linked immunosorbent analyses of blood serum of rats, diet-induced obesity on the background of the round the clock lighting is accompanied by hypercholesterolemia and hypertriglyceridemia, tendency to hyperglycemia and decreased production of hormones insulin and leptin. Keeping experimental animals with the model of alimentary obesity under long-term continuous darkening, despite their increase in weight, promoted normalization of all the considered parameters. It is assumed that this effect may be conditioned by synthesis of the protective factor during hours of darkness. Thus, to improve the efficiency of obesity treatment, one can recommend shifting the natural light-dark cycle to darkness for non-pharmacological correction of metabolic disorders.

Key words: *obesity; desynchronosis; lipid metabolism; insulin; leptin.*

Received September 17, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 152–161

ЭКОЛОГИЯ

УДК 57,945; 574.42; 58.02
doi: 10.17223/19988591/24/13

И.В. Волков, И.И. Волкова

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

ВРЕМЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ДОЛИНЫ АКТРУ (РЕСПУБЛИКА АЛТАЙ) В РЕЗУЛЬТАТЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Работа выполнена в рамках Госзадания Минобрнауки РФ
(проект № 4.4822.2011); в рамках гранта по Постановлению Правительства РФ
№ 220 (№ 14.B25.31.0001).
Частично исследования поддержаны РФФИ (грант № 13-04-00984)

Изучение долговременной динамики двух высокогорных фитоценозов долины Актру (Республика Алтай) в различных ландшафтных условиях показало различные изменения их состава, структуры и экологических характеристик. Наибольшие изменения наблюдаются в сообществе растений, произрастающих на боковой морене вблизи ледника; они обусловлены уменьшением интенсивности влияния ледника на прилегающую территорию в результате прогрессирующего таяния в зоне абляции. Изменения в приледниковой зоне (с 2000 по 2011 г.) отражаются в существенном усилении увлажнения экотопа, фиксируемом с помощью метода экологических шкал. Изменение микроклимата привело к исчезновению как ультраореофильных, так и горно-степных видов. Биоморфологическая трансформация в сообществе идет от преобладания дерновинных жизненных форм к господству стелющихся расползающихся растений при существенном увеличении проективного покрытия. Кедр от стланиковой формы перешел к древовидной. Трансформация «климатически обусловленного» высокогорного луга происходит путем постепенного изменения состава видов, увеличения видового разнообразия и высоты травяного яруса при относительном постоянстве оптимумов растений по факторам увлажнения, богатства и засоленности почв, что отражает постепенный сдвиг поясных рубежей в результате увеличения годовой суммы температур.

Ключевые слова: *высокогорная растительность; динамика климата; жизненные формы растений; экологические шкалы.*

Введение

Одной из актуальных проблем современной экологии является изучение динамики ландшафтообразующих процессов, связанных с изменением климата. Растительность чутко реагирует на изменение климатической обстановки, что делает ее удобным индикатором, позволяющим изучать направления трансформации биоты наземных экосистем. Вместе с тем реакция растительности на изменения климата может быть прогнозируема лишь в самых общих чертах, так как изменение каждого экологического фактора преломляет и трансформирует действие других факторов, специфичных для каждого местообитания (рис. 1).

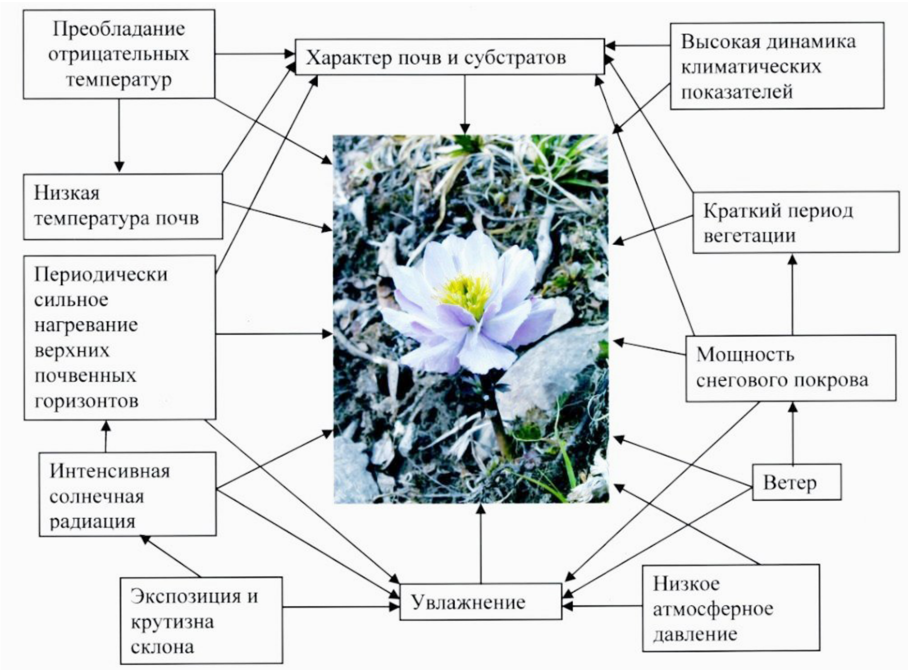


Рис. 1. Упрощенная схема констелляции абиотических факторов, действующих на растение (*Hegemone lilacina* (Bunge) Bunge) в высокогорьях [2]

Необходимо учитывать, что скорость трансформации и способность к восстановлению фитосистем зависит от их «буферной емкости» и устойчивости к действию конкретных экологических факторов. В оптимальных условиях фитоценозы, как правило, обладают значительным потенциалом устойчивости к внешним воздействиям без существенной трансформации структуры. Однако устойчивость каждой фитосистемы к изменениям различных экологических факторов специфична. В качестве примера можно привести влажные тропические леса, которые практически не восстанавливаются после уничтожения из-за быстрого разрушения почвенного покрова. С другой стороны, можно предполагать, что реакция экосистем тропических лесов на изменение климата вряд ли будет заметна в ближайшее время, так как это не приведет к существенному сдвигу климатических показателей из зоны оптимума, характерного для развития этого биома. В то же время в экологических условиях, приближенных к экотопическому пределу толерантности растительных организмов, даже небольшие изменения экологических факторов могут вызвать существенные трансформации фитосистем. Эта особенность определяет важную роль растений-«экстремофилов» и растительности «предельных» местообитаний в индикации процессов, связанных с изменениями климата. В частности, И.М. Культиасов [1] в пятидесятые годы прошлого века, еще до того, как эта проблема привлекла всеобщее внимание, визуально отмечал тенденции аридизации климата высокогорий Западного Тянь-Шаня, проявляющиеся в остепнении высокогорной растительности.

Целью нашего исследования является сравнительное изучение долговременной динамики фитоценозов долины Актру (Республика Алтай) в различных ландшафтно-экологических условиях: растительности морен в зоне абляции и альпийских лугов.

При изучении влияния динамики климата на растительность необходимо учитывать её интегральный характер. Практически в любом контуре растительности можно встретить не характерные для него виды, экологический оптимум которых приурочен к другим местообитаниям, поэтому всегда можно говорить о некой её экологической неоднородности, под которой можно понимать дисперсию экологических характеристик растений в фитоценозе.

Как правило, экологическая неоднородность растительности в высокогорьях в наибольшей степени проявляется в субэкстремальных условиях, там, где уменьшение степени напряженности абиотических факторов позволяет формироваться открытым фитоценозам. В подобных условиях наблюдается наибольшее разнообразие стратегий адаптации и жизненных форм растений. Это прежде всего связано с тем, что в условиях климата, близких к пределу толерантности растений, возрастает дифференцирующая роль рельефа, определяющая контрастность местообитаний (от относительно благоприятных до экстремальных). Существенная экологическая дифференциация растений в высокогорьях в зависимости от рельефа хорошо объяснима с точки зрения закона толерантности. Действие ряда экологических факторов в высокогорьях приближается к пределу выносливости растительных организмов, и различия температур, влажности и других факторов, связанных с влиянием экспозиции, защитой от ветра, накоплением мелкозема и т.д., способствуют наиболее резкой дифференциации местообитаний в микрорельефе. Большая неоднородность горной территории, ее сильная расчлененность и разнообразие не только макроклиматических, но и микроклиматических условий создают исключительную пестроту и мозаичность в распределении биотопов и тем более микробиотопов, площади и объем которых подчас измеряются несколькими квадратными и кубическими сантиметрами [3].

Другой важной причиной, определяющей высокий потенциал экологической неоднородности высокогорных фитоценозов, является высочайшая временная динамика климатических факторов, когда в течение суток растения могут испытывать диаметрально противоположные воздействия – от промерзания до экстремально высоких температур, от иссушения до обводнения. Потенциально все виды высокогорных растений-гекистотермов приспособлены переносить такие условия, что является критерием их выживания, но оптимум их ассимиляции может быть смещен соответственно характеру их адаптивных комплексов. Таким образом, при динамике климатических факторов в течение небольшого периода времени неизбежно наступают условия, более благоприятные для одной группы видов, а затем – для другой. Подобные экологические «карусели» являются наиболее характерной чертой высокогорий как среды обитания растений. В результате в пределах одного местообитания в высокогорьях могут встречаться, казалось бы, экологически не совместимые виды растений, имеющие различные экологические оптимумы. Такие экологически неоднородные фитоценозы можно рассматривать как удобные индикаторы климатических флуктуаций, по определению чутко реагирующие на любое изменение экологического равновесия. С другой стороны, большинство закрытых фитоценозов, виды которых в результате длительной совместной эволюции должны обладать меньшей экологической амплитудой за счет лучшей адаптации к фитоценотическим условиям, представляются относительно устойчивыми системами с высокой буферной емкостью, в том числе и за счет средообразующих свойств растительного сообщества.

Материалы и методики исследования

В исследовании модельных высокогорных фитоценозов долины Актру (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай) – моренной растительности ледника Малый Актру в зоне его абляции и растительности нивального низкотравного луга, не испытывающего прямого воздействия ледника, на плато Водопадный в верховьях долины р. Тюте – использовался метод сравнения долговременной динамики фитоценозов. Для сопоставления приведены анализ видового разнообразия, метод стандартных экологических шкал (по факторам увлажнения и богатства – засоления почв) с обработкой результатов в среде интегрированной ботанической информационной системы IBIS 6.2 с применением интегральной среднеарифметической оценки для каждого фитоценоза (линия минимального конфликта), а также биоморфологический анализ сообществ с оценкой динамики преобладающих жизненных форм.

Результаты исследования и обсуждение

На северном макросклоне Северо-Чуйского хребта (Алтай) в долине Актру, где общее годовое количество осадков составляет более 700 мм [4], на высоте 2 350 м над ур.м. в 2000 г. на левой старой боковой морене ледника Малый Актру в пределах площади одного геоботанического описания было изучено сообщество растений, состоящее из камнеломки супротивнолистной (*Saxifraga oppositifolia* L.), смолевки вздутой (*Silene turgida* Bieb. ex

Bunge) и сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) [5]. Камнеломка в этом местообитании находилась вблизи нижней границы своего высотного распространения в долине. Смолёвка, хотя и отмечена в работе Н.В. Ревякиной [6] в составе приледниковой флоры, в данном местообитании находится на пределе своей экологической амплитуды, являясь типичным ксерофильным видом каменистых степей и скальных участков нижележащих Курайской и Чуйской котловин. В долине Актру этот вид встречается на каменистых россыпях в нижележащем лесном поясе. Сосна сибирская в данном месте находилась вблизи верхнего высотного предела своего распространения в долине. Экологический диапазон рассматриваемых видов по фактору увлажнения, согласно оптимумной градиентной шкале А.Ю. Королюка [7], составил 13 ступеней (рис. 2). Данные виды представляли собой дерновинные растения (камнеломка и смолевка), кедр имел стланиковую форму. Все растения многолетники, следовательно, прошли «фильтр» экотопического отбора данного местообитания и были обнаружены не в единичном экземпляре. Такие группировки растений, отдельные компоненты которых находятся на пределе своей экологической амплитуды, как и все пограничные растительные сообщества, довольно чётко индицируют изменения экологической обстановки и могут служить для целей многолетнего мониторинга [5].

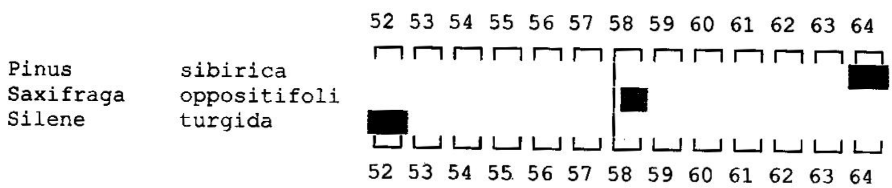


Рис. 2. Составной градиентный (экологический) профиль ряда видов сообщества на морене ледника Малый Актру (Алтай) (2000 г.). Градиентная шкала: Королюк [7]: увлажнение (Опт) [KR_UV]. Количество градаций: 120. Показана линия минимального конфликта (| , 57.967)

Летом 2011 г. данное сообщество было обследовано вновь. Результаты показали, что камнеломка и смолевка исчезли не только из состава сообщества, но вообще не обнаружены на гребне морены. Зато появилось несколько видов ив (*Salix berberifolia* Pallas, *S.hastata* L., *S. rectijulis* Ledeb. ex Trautv.), можжевельник ложноказацкий (*Juniperus pseudosabina* Fischer et Meyer), дриада (*Dryas oxyodonta* Juz.), шикша (*Empetrum nigrum* L.), эдельвейс (*Leontopodium ochroleucum* subsp. *conglobatum* (Turcz.) V. Khan.). Проективное покрытие существенно увеличилось, кедры стали более многочисленными и высокорослыми, хотя существенного повышения сомкнутости, обеспечивающего контакт между компонентами фитоценоза, по-прежнему не наблюдалось. Относительно высокую роль в сообществе стали играть «расползающиеся» растения с погруженными в субстрат побегами (ивы, можжевельник).

Исходя из экологических оптимумов данных видов (рис. 3), можно заключить, что климат на морене стал не только более влажным, но и теплым, что привело к довольно быстрой трансформации растительности. В данном случае экологическая шкала увлажнения показывает однонаправленную динамику изменения растительности, вызванного всем комплексом экологических факторов, которые привели к исчезновению как ультра-ореофильного, так и горно-степного элементов в данном местообитании. Такая относительно быстрая трансформация растительности на морене связана с деградацией ледника Малый Актру: стремительно сокращаются его размеры и масса льда в зоне абляции. В результате этого процесса сокращается и зона, в которой ледник «контролирует» климат местообитаний, делая его более сухим и холодным, что препятствует внедрению в приледниковую зону как горно-степных, так и ультраореофильных элементов флоры; эти элементы пространственно разобщены в системе высотной поясности Алтая.

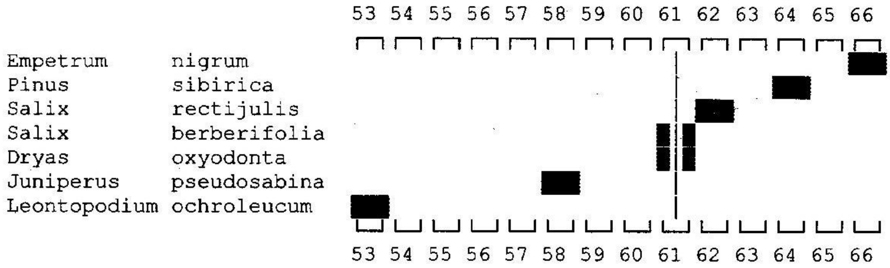


Рис. 3. Составной градиентный (экологический) профиль ряда видов сообщества на морене ледника Малый Актру (Алтай) (2011 г.). Градиентная шкала: Королюк [7]: увлажнение (Опт) [KR_UV]. Количество градаций: 120. Показана линия минимального конфликта (| , 61.780)

Изменение растительности наблюдается и в сомкнутых растительных сообществах высокогорий, не находящихся в зоне непосредственного влияния ледников. На рис. 4 и 5 показано сравнение двух высокогорных фитоценозов в верховьях долины Тюте (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай), описанных в одном месте с промежутком в 16 лет, для которых также построен экологический профиль по фактору увлажнения. При взгляде на видовой состав сообществ можно сказать, что это разные фитоценозы, хотя и с достаточно высоким уровнем сходства.

Анализ интегральной характеристики сообществ по фактору увлажнения с помощью метода экологических шкал показывает небольшой сдвиг в сторону увеличения увлажнения сообщества, описанного в 2010 г. Анализ по факторам богатства и засоленности (всего 30 градаций шкал) показал высокую интегральную степень сходства сообществ по этому фактору – 10,83 в 1993 г. и 10,81 в 2010 г. [7].

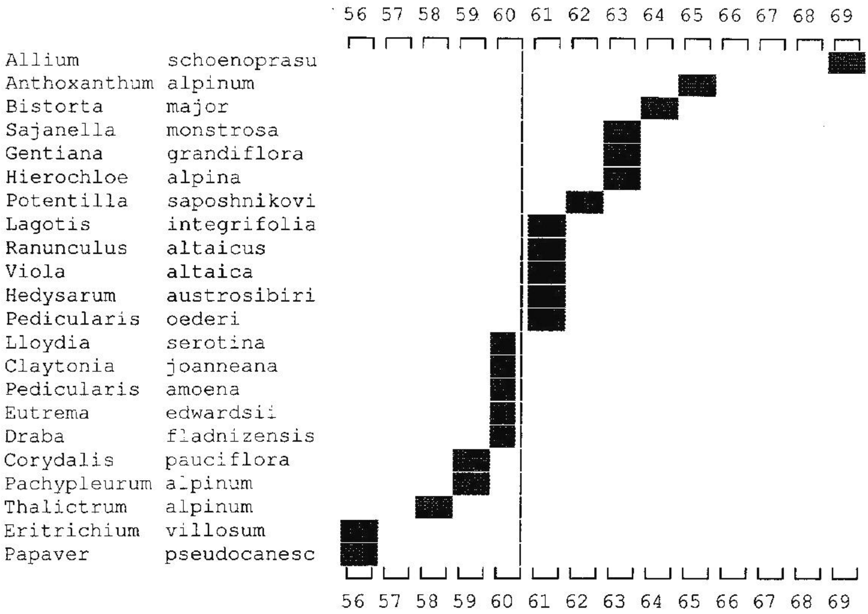


Рис. 4. Составной градиентный (экологический) профиль нивального луга в верховьях р. Тюте, Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай (1993 г.). Градиентная шкала: Королюк [7]: увлажнение (Опт) [KR_UV]. Количество градаций: 120. Количество таксонов: 25 (исходное), 22 (включенных в профиль). Сортировка: по минимуму, по оптимуму, по максимуму. Показана линия минимального конфликта (│, 60.8)

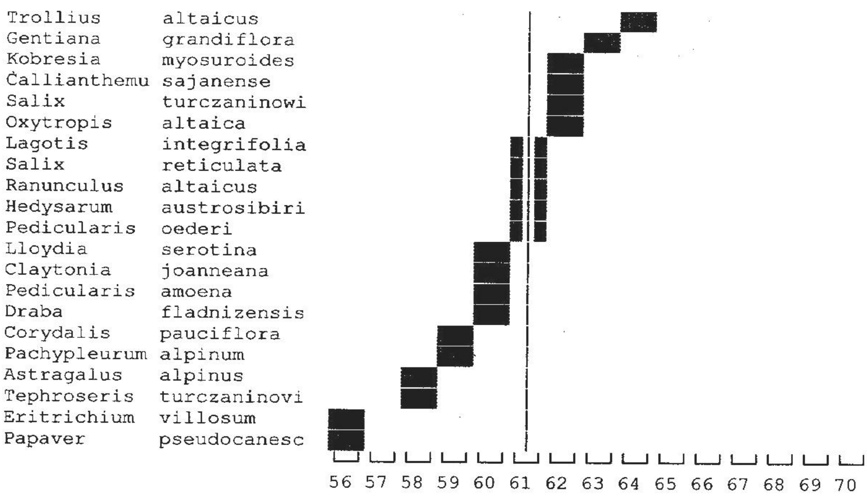


Рис. 5. Составной градиентный (экологический) профиль нивального луга в верховьях р. Тюте, Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай (2010 г.). Градиентная шкала: Королюк [7]: увлажнение (Опт) [KR_UV]. Количество градаций: 120. Количество таксонов: 31 (исходное), 26 (включенных в профиль). Сортировка: по минимуму, по оптимуму, по максимуму. Показана линия минимального конфликта (│, 61.24)

Таким образом, характер увлажнения и богатство почв практически не изменяются (или лежат в границах погрешности), при этом наблюдаются изменение и увеличение видового состава растений, что является следствием развития фитоценоза от типичного низкотравного к среднетравному альпийскому лугу. Об этом свидетельствует появление в составе сообщества растений, характерных для среднетравных альпийских лугов Алтая (*Trollius altaicus* C.A. Meyer, *Swertia obtusa* Ledeb.), и выпадение видов (*Astragalus alpinus* L., *Callianthemum sajanense* (Regel) Witasek, *Saussurea foliosa* Ledeb.), которые более характерны для низкотравных хионофильных лугов. Биоморфологическая трансформация сообщества выражается в некотором уменьшении роли травянистых розеточных растений, формирующих травяной ярус высотой 10–15 см, и появлении и постепенном преобладании травянистых нерозеточных и розеточных растений, которые формируют ярус высотой 20–30(40) см. Трансформация данного сообщества, скорее всего, связана с повышением значения суммы средних температур. Данный фактор, кроме непосредственного влияния на растения, обеспечивает большую скорость таяния снежников и минерализацию органических остатков в почве.

Можно предполагать, что при дальнейшем потеплении климата (при условии сохранения теперешнего уровня осадков) на месте низкотравного нивального луга в относительно короткий период сформируется типичный альпийский среднетравный луг. В целом выявленные тенденции соответствуют сдвигу вверх поясных рубежей в чрезвычайно краткий по геологическим масштабам период времени, который визуально наблюдается в подъеме высотной границы лесного пояса. При этом необходимо учитывать, что вертикальная миграция растительных группировок, индицирующая сдвиг поясных рубежей в горах, связана не только с изменением климатической обстановки, но и с изменением специфики местообитаний, определяемых комплексом факторов, связанных с абсолютной высотой над уровнем моря. Поэтому не следует ожидать, что сдвиг поясных рубежей в горах будет автоматически сопровождаться только подъемом высот распространения растительных сообществ. Этот процесс связан с существенной трансформацией фитоценозов плакорных и неплакорных рядов растительности, обусловленной изменением всего комплекса факторов местообитаний. Кроме того, следует предположить, что с постепенным уменьшением площади снежников, фирновых полей и ледников значение хионофильных и перигляциальных растительных сообществ в высокогорных ландшафтах будет уменьшаться, а роль плакорной растительности – возрастать. При сохранении нынешних тенденций в изменении климатической обстановки это ведет к экологической гомогенизации высокогорной растительности на ландшафтном уровне организации, которая будет отражать климатические закономерности проявления высотной поясности.

Заключение

Данные наблюдения, ввиду ограниченности территории исследования, не претендуют на абсолютную репрезентативность. Основной целью статьи является показ перспективности многолетних сравнительных мониторинговых наблюдений динамики растительности высокогорной зоны на пробных площадях, заложенных в различных ландшафтно-экологических условиях. Подобные исследования особенно актуальны на базе высокогорного стационара ТГУ «Актру», недавно вошедшего в сеть полярных исследовательских и мониторинговых экологических стационаров INTERACT, что предполагает закладку в различных ландшафтно-экологических условиях постоянных пробных площадей для многолетних мониторинговых исследований динамики растительного покрова в связи с изменениями климата.

Литература

1. *Культиасов И.М.* Особенности экологии высокогорных растений Западного Тянь-Шаня. М. : Изд-во АН СССР, 1955. 127 с.
2. *Волков И.В.* Связь эпиморфологического строения высокогорных растений с объемом реализованной экологической ниши и стратегиями существования в определенных экологических условиях // Вестн. ТГПУ. 2012. Вып. 7 (122). С. 132–138.
3. *Насимович А.А.* Жизнь животных в горах на больших высотах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. LXI, № 5. С. 5–15.
4. *Ревякин В.С., Лойша В.А., Петкевич М.В. и др.* Горный Алтай. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1971. 251 с.
5. *Волков И.В.* Введение в экологию высокогорных растений. Томск : Из-во ТГПУ, 2002. 171 с.
6. *Ревякина Н.В.* Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул : Изд-во НИИ горного природопользования, 1996. 310 с.
7. *Королюк А.Ю.* Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанич. исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.

Поступила в редакцию 03.09.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 4 (24). P. 152–161

doi: 10.17223/19988591/24/13

Igor V. Volkov, Irina I. Volkova

Research Institution of Biology and Biophysics of Tomsk State University, Tomsk, Russia

TEMPORAL TRANSFORMATION SOME OF HIGH-MOUNTAIN PLANT COMMUNITIES IN AKTRU VALLEY (ALTAI REPUBLIC) AS A RESULT OF CLIMATE CHANGE

The analysis of long-term dynamics of two high-mountain phytocoenoses of Aktru valley (Altai Republic) growing in different landscapes shows that the species compositions, horizontal and vertical structure as well as ecological features of

communities have undergone various modifications. The most perceptible changes for the period of 2000–2011 have been revealed for the community occupying the lateral side of moraine near the glacier body; this fact is connected to the intensifying glacier melting at the ablation zone and decreasing environmental influence of the glacier to the adjacent territory. The changes in periglacial zone were reflected at considerable increase in substrate humidification; that was ascertained by the method of ecological scales. Microclimate change caused disappearance of ultra-oreophytes and mountain-steppe plant species. Biomorphological transformation of the community is proceeding from predominance of small cushion life forms, to prevalence of prostrate life forms under essential growth of the ground coverage. Pinus sibirica turned from procumbent (elfin wood) to arboraceous life form.

Transformation of the alpine meadow situated out of the zone of influence of glacier body for the period of 1993–2010 has extended over the gradual modification of the plant community structure, increase in species quantity and herbaceous layer height, with relatively constant optimums of plants on such ecological factors as moisture, nutrient richness and salinity of substrate. These changes reflect the gradual shift of the mountain belts as a result of annual temperature growth.

The results of our research have revealed that the most significant transformation of the vegetation connected with climate features change can be observed in the vegetation of the moraines at the ablation zone of glaciers.

Key words: *high-mountain vegetation; climate dynamics; life forms of plants; ecological scales.*

Received September 03, 2013

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Абдулкина Наталья Геннадьевна – доктор медицинских наук, зам. директора по науке Томского научно-исследовательского института курортологии и физиотерапии Федерального медико-биологического агентства (г. Томск). E-mail: nauka@niikf.tomsk.ru

Артемов Глеб Николаевич – 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; старший научный сотрудник Молодежного центра Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: g-artemov@mail.ru

Бабина Светлана Геннадьевна – зам. директора по научной работе государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау» (г. Междуреченск). E-mail: babina.s@mail.ru

Беленко Андрей Александрович – аспирант кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: greyden@sibmail.com

Бобровский Максим Викторович – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник института биологических и физико-химических проблем почвоведения РАН (г. Пущино). E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Большаков Михаил Алексеевич – доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета; с.н.с. отдела физической электроники Института сильноточной электроники СО РАН (г. Томск). E-mail: mbol@ngs.ru

Васильев Станислав Анатольевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории цитогенетики Научно-исследовательского института медицинской генетики СО РАМН (г. Томск). E-mail: stas.vasilyev@gmail.com

Вебер Ирина Ивановна – студент кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: limdff@yandex.ru

Волков Игорь Вячеславович – доцент, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории биогеоценологии Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: volkovhome@yandex.ru

Волкова Ирина Ивановна – кандидат биологических наук, зав. лабораторией биогеоценологии Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: volkovhome@yandex.ru

Головацкая Ирина Феоктистовна – доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: golovatskaya.irina@mail.ru

Гостюхина Алена Анатольевна – младший научный сотрудник лаборатории изучения механизмов действия физических факторов Томского научно-исследовательского института курортологии и физиотерапии Федерального медико-биологического агентства (г. Томск). E-mail: limdff@yandex.ru

Гутор Сергей Сергеевич – научный сотрудник лаборатории изучения механизмов действия физических факторов Томского научно-исследовательского института курортологии и физиотерапии Федерального медико-биологического агентства (г. Томск). E-mail: limdff@yandex.ru

Дергачева Мария Ивановна – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск); профессор кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: o_nekr@mail.ru

Дорофеев Вячеслав Юрьевич – кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник учебно-научной лаборатории биотехнологии и биоинженерии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: dorofeev.v2012@yandex.ru

Евсеева Нина Степановна – доктор географических наук, профессор кафедры географии геолого-географического факультета Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: geography@ggf.tsu.ru

Жилякова Татьяна Петровна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биопрепаратов ГНУ СибНИИСХиТ Россельхозакадемии (г. Томск). E-mail: zhilyakova@sibniit.tomsknet.ru

Жукова Оксана Борисовна – доктор медицинских наук, старший научный сотрудник лаборатории изучения механизмов действия физических факторов Томского научно-исследовательского института курортологии и физиотерапии Федерального медико-биологического агентства (г. Томск). E-mail: limdff@yandex.ru

Зайцев Константин Васильевич – кандидат медицинских наук, руководитель лаборатории изучения механизмов действия физических факторов Томского научно-исследовательского института курортологии и физиотерапии Федерального медико-биологического агентства (г. Томск). E-mail: limdff@yandex.ru

Зиннер Надежда Сергеевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Сибирского ботанического сада Томского государственного университета; ассистент кафедры агрономии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: zinnerns@sibmail.com

Истраткина Светлана Владимировна – энтомолог ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Томской области». E-mail: parsesto@mail.tomsknet.ru

Карначук Раиса Александровна – доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

Квасникова Зоя Николаевна – кандидат географических наук, доцент кафедры географии геолого-географического факультета Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: zojkwas@rambler.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

Кравченко Кристина Александровна – студент кафедры цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: tika_home@mail.ru

Куклина Татьяна Эдуардовна – кандидат биологических наук, доцент кафедры лесного хозяйства и ландшафтного строительства Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: aikkontact2009@rambler.ru

Куранова Валентина Николаевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: kuranova49@mail.ru

Кутенков Олег Петрович – ведущий инженер-электроник отдела физической электроники Института сильноточной электроники СО РАН (г. Томск). E-mail: Kutenkov@lfe.hcei.tsc.ru

Лебедев Игорь Николаевич – доктор биологических наук, руководитель лаборатории цитогенетики Научно-исследовательского института медицинской генетики СО РАМН (г. Томск). E-mail: igor.lebedev@medgenetics.ru

Лойко Сергей Васильевич – кандидат биологических наук, зав. почвенным музеем Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: s.loyko@yandex.ru

Медведева Юлия Валерьевна – старший лаборант кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: karnach@mail.tsu.ru

Межерицкий Станислав Александрович – младший научный сотрудник лаборатории изучения механизмов действия физических факторов Томского научно-исследовательского института курортологии и физиотерапии Федерального медико-биологического агентства (г. Томск). E-mail: limdff@yandex.ru

Мерзлякова Ирина Евгеньевна – доцент, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: imerz@mail.ru

Некрасова Ольга Анатольевна – кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры экологии биологического факультета Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина (г. Екатеринбург). E-mail: o_nekr@mail.ru

Никифоров Павел Евгеньевич – магистрант кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: npe24@mail.ru

Нимирская Дарья Алексеевна – студент кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: limdff@yandex.ru

Новокрещенных Татьяна Алексеевна – ассистент кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: t-nov-a@yandex.ru

Панкина Татьяна Михайловна – соискатель кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск); энтомолог ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Томской области». E-mail: parsesto@mail.tomsknet.ru

Пашнева Галина Евгеньевна – кандидат биологических наук. E-mail: zojkwas@rambler.ru

Полторацкая Татьяна Николаевна – кандидат медицинских наук, зав. лабораторией паразитологических исследований ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Томской области» (г. Томск). E-mail: parsesto@mail.tomsknet.ru

Романенко Владимир Никифорович – профессор, доктор биологических наук, зав. кафедрой зоологии беспозвоночных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: vnremont@mail.ru

Ростов Владислав Владимирович – доктор физико-математических наук, зав. отделом физической электроники Института сильноточной электроники СО РАН; профессор кафедры физики плазмы Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: rostov@lfe.hcei.tsc.ru

Сапунов Глеб Александрович – студент кафедры цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: e-mail: glebsapunov@yandex.ru

Свиридова Татьяна Петровна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: sbg125@yandex.ru

Скрябин Николай Алексеевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории цитогенетики Научно-исследовательского института медицинской генетики СО РАМН (г. Томск). E-mail: nukulay@gmail.com

Стегний Владимир Николаевич − доктор биологических наук, профессор, 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

Степаненко Нина Петровна – кандидат медицинских наук, научный руководитель детского отделения Томского научно-исследовательского института курортологии и физиотерапии Федерального медико-биологического агентства (г. Томск). E-mail: deti@niikf.tomsk.ru

Удинцев Сергей Николаевич – доктор медицинских наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией биопрепаратов ГНУ СибНИИСХиТ Россельхозакадемии (г. Томск). E-mail: doctorus1955@rambler.ru

Уразова Арина Сергеевна – студент кафедры цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: arinasoulmate@mail.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

Шихин Александр Васильевич – кандидат медицинских наук, главный врач ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Томской области» (г. Томск). E-mail: tcgsen@mail.tomsknet.ru

Эпова Лидия Алексеевна – старший научный сотрудник государственного природного заповедника «Кузнецкий Алатау» (г. Междуреченск). E-mail: lepova88@mail.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 завершенных 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://journal.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 сериального 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***

Ответственный секретарь редакции журнала – канд. биол. наук Е.Е. Акимова
Факс (382-2)-529-853
E-mail: ***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 3–6 months 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***

Executive secretary – Elena E. Akimova, Candidate of Biology
Fax (382-2)-529-853
E-mail: ***vestnictsubiology@sibmail.com***

Научный журнал

ВЕСТНИК
Томского государственного университета
БИОЛОГИЯ
2013. № 4 (24)

Редактор	К.Г. Шилько
Корректор	К.В. Полькина
Оригинал-макет	А.И. Лелоюр
Дизайн обложки	Я. Якобсона (проект «Пресс-интеграл», факультет журналистики ТГУ)

Подписано в печать 12.12.2013 г. Формат 70х108$^{1}/_{16}$.
Усл. печ. л. 19,6. Тираж 500 экз. Заказ № 86.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании
Издательского Дома Томского государственного университета
634050, г. Томск, Ленина, 36
Телефон 8+(382-2)-53-15-28