
Министерство образования и науки
Российской Федерации

Научный журнал
**УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ПЕТРОЗАВОДСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА**
(продолжение журнала 1947–1975 гг.)

№ 4 (165). Июнь, 2017

Главный редактор

А. В. Воронин, доктор технических наук, профессор

Зам. главного редактора

С. Г. Веригин, доктор исторических наук, профессор

Э. В. Ивантер, доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН

В. С. Сюнёв, доктор технических наук, профессор

Ответственный секретарь журнала

Н. В. Ровенко, кандидат филологических наук

Перепечатка материалов, опубликованных
в журнале, без разрешения редакции запрещена.

Статьи журнала рецензируются

Адрес редакции журнала

185910, Республика Карелия,

г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33.

Тел. (8142) 76-97-11

E-mail: uchzap@mail.ru

uchzap.petrSU.ru

Редакционный совет

- | | |
|---|---|
| В. Н. БОЛЬШАКОВ
доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Екатеринбург) | Н. Н. МЕЛЬНИКОВ
доктор технических наук,
профессор, академик РАН (Апатиты) |
| И. П. ДУДАНОВ
доктор медицинских наук,
профессор, член-корреспондент РАН
(Петрозаводск) | И. И. МУЛЛОНЕН
доктор филологических наук,
профессор (Петрозаводск) |
| В. Н. ЗАХАРОВ
доктор филологических наук,
профессор (Москва) | В. П. ОРФИНСКИЙ
доктор архитектуры, профессор,
действительный член Российской академии архитектуры
и строительных наук (Петрозаводск) |
| Ю. ИНОУЭ
профессор (Токио, Япония) | П. ПЕЛКОНЕН
доктор технических наук,
профессор (Йоэнсуу, Финляндия) |
| А. С. ИСАЕВ
доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Москва) | И. В. РОМАНОВСКИЙ
доктор физико-математических наук,
профессор (Санкт-Петербург) |
| М. ВОХОЗКА
доктор экономических наук
(Чешские Будейовицы, Чешская Республика) | Е. С. СЕНЯВСКАЯ
доктор исторических наук, профессор (Москва) |
| В. М. ЛЕВИН
доктор физико-математических наук,
профессор (Мехико, Мексика) | К. СКВАРСКА
доктор философии (Прага, Чешская Республика) |
| Т. П. ЛЁННГРЕН
доктор философии (Тромсё, Норвегия) | А. Ф. ТИТОВ
доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Петрозаводск) |
| В. И. МАЕВСКИЙ
доктор экономических наук, профессор,
академик РАН (Москва) | Р. М. ЮСУПОВ
доктор технических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Санкт-Петербург) |

Редакционная коллегия

- | | |
|--|--|
| А. Е. БОЛГОВ
доктор сельскохозяйственных наук, профессор
(Петрозаводск) | А. Ю. МЕЙГАЛ
доктор медицинских наук, профессор
(Петрозаводск) |
| Г. Г. БОРИСОВА
доктор географических наук, профессор
(Екатеринбург) | Н. Н. НЕМОВА
доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Петрозаводск) |
| В. В. ВАПИРОВ
доктор химических наук, профессор
(Петрозаводск) | Е. И. РАТЬКОВА
кандидат технических наук,
ответственный секретарь серии
(Петрозаводск) |
| Н. В. ВАСИЛЕВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор
(Мурманск) | А. А. РОГОВ
доктор технических наук, профессор
(Петрозаводск) |
| Т. О. ВОЛКОВА
доктор биологических наук (Петрозаводск) | Г. Б. СТЕФАНОВИЧ
доктор физико-математических наук,
профессор (Петрозаводск) |
| Е. Ф. МАРКОВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор
(Петрозаводск) | В. В. ЩИПЦОВ
доктор геолого-минералогических наук,
профессор (Петрозаводск) |
| С. П. МАСЛОВА
доктор биологических наук (Сыктывкар) | |

Ministry of Education and Science
of the Russian Federation

Scientific Journal
PROCEEDINGS
OF PETROZAVODSK
STATE UNIVERSITY
(following up 1947–1975)

№ 4 (165). June, 2017

Chief Editor

Anatoly V. Voronin, Doctor of Technical Sciences, Professor

Chief Deputy Editor

Sergey G. Verigin, Doctor of Historical Sciences, Professor

Ernest V. Ivanter, Doctor of Biological Sciences, Professor,
The RAS Corresponding Member

Vladimir S. Syuneyev, Doctor of Technical Sciences, Professor

Executive Secretary

Nadezhda V. Rovenko, Candidate of Philological Sciences

All rights reserved. No part of this journal may be used
or reproduced in any manner whatsoever without written permission.
The articles are reviewed

The Editor's Office Address
185910, Lenin Avenue, 33. Tel. +7 (8142) 769711
Petrozavodsk, Republic of Karelia
E-mail: uchzap@mail.ru
uchzap.petrSU.ru

Editorial Council

- V. BOL'SHAKOV**
Doctor of Biological Sciences,
Professor, the RAS Member (Ekaterinburg)
- I. DUDANOV**
Doctor of Medical Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member (Petrozavodsk)
- V. ZAKHAROV**
Doctor of Philological Sciences, Professor (Moscow)
- Y. INOUE**
Professor (Tokyo, Japan)
- A. ISAYEV**
Doctor of Biological Sciences,
Professor, the RAS Member (Moscow)
- M. VOCHOZKA**
Doctor of Economic Sciences
(Ceske Budejovice, Czech Republic)
- V. LEVIN**
Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (Mexico, Mexico)
- T. LÖNNGREN**
Doctor of Philosophy (Tromsø, Norway)
- V. MAEVSKIY**
Doctor of Economic Sciences, Professor (Moscow)
- N. MEL'NIKOV**
Doctor of Technical Sciences,
Professor, the RAS Member (Apatity)
- I. MULLONEN**
Doctor of Philological Sciences, Professor (Petrozavodsk)
- V. ORPHINSKIY**
Doctor of Architecture, Professor,
Full Member of Russian Academy of Architectural Sciences
(Petrozavodsk)
- P. PELKONEN**
Doctor of Technical Sciences,
Professor (Joensuu, Finland)
- I. ROMANOVSKIY**
Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (St. Petersburg)
- E. SENYAVSKAYA**
Doctor of Historical Sciences,
Professor (Moscow)
- K. SKWARSKA**
Doctor of Philosophy
(Praha, Czech Republic)
- A. TITOV**
Doctor of Biological Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member (Petrozavodsk)
- R. YUSUPOV**
Doctor of Technical Sciences, Professor, the RAS
Corresponding Member (St. Petersburg)

Editorial Board

- A. BOLGOV**
Doctor of Agricultural Sciences, Professor
(Petrozavodsk)
- G. BORISOVA**
Doctor of Geographical Sciences, Professor
(Ekaterinburg)
- V. VAPIROV**
Doctor of Chemistry, Professor
(Petrozavodsk)
- N. VASILEVSKAYA**
Doctor of Biological Sciences, Professor
(Murmansk)
- T. VOLKOVA**
Doctor of Biological Sciences (Petrozavodsk)
- E. MARKOVSKAYA**
Doctor of Biological Sciences, Professor
(Petrozavodsk)
- S. MASLOVA**
Doctor of Biological Sciences (Syktyvkar)
- A. MEYGAL**
Doctor of Medical Sciences, Professor
(Petrozavodsk)
- N. NEMOVA**
Doctor of Biological Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member (Petrozavodsk)
- E. RAT'KOVA**
Candidate of Technical Sciences,
Series Executive Secretary
(Petrozavodsk)
- A. ROGOV**
Doctor of Technical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)
- G. STEFANOVICH**
Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)
- V. SHCHIPTSOV**
Doctor of Geological-Mineralogical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Нефедова З. А., Мурзина С. А., Пеккоева С. Н.,
Немова Н. Н.

Содержание липидных компонентов у мо-
лоди кумжи *Salmo trutta* L. из реки Орзег
(бассейн Онежского озера). I. Динамика
жирнокислотного состава в процессе роста
и развития молоди (1+, 2+, 3+) кумжи 7

Василевская Н. В., Морозова Д. А.

Динамика флорального органогенеза *Syringa
josikaea* Jacq. при интродукции в условиях
арктического климата г. Мурманска 14

Данилова Т. А., Пасынкова Е. Н., Архипов М. В.,
Синицына С. М., Тюкалов Ю. А.

Научное обеспечение мероприятий по повы-
шению плодородия земель на Северо-Западе
России. 22

Евстратова Л. П., Синкевич О. В., Евстратов И. В.

Распространение и идентификация карто-
фельной цистообразующей нематоды в агро-
ландшафтах Республики Карелия 29

Ильмаст Н. В., Кучко Я. А., Кучко Т. Ю.,
Беляев Д. С., Милянчук Н. П.

Мониторинг экосистемы озера Гимольское
(Республика Карелия) 34

Евстратов И. В., Евстратова Л. П.,
Николаева Е. В.

Пути улучшения карельского сорта-попу-
ляции *Phleum pratense* L. Олоонецкая
местная 39

Лябзина С. Н., Лаврукова О. С., Приходько А. Н.,
Попов В. Л.

Рекомендации по сбору основной фауны
труп на месте его обнаружения 44

Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А.

К флоре островов архипелага Земля Франца-
Иосифа и северной части архипелага Новая
Земля (аннотированный список видов). 48

Симакова В. С., Домрачева Л. И., Фокина А. И.

Исследование влияния синтетических
поверхностно-активных веществ на рост
и развитие почвенной цианобактерии
Nostoc paludosum 65

Слуковская М. В., Новичонок Е. В.,

Кременецкая И. П., Мосендз И. А.,

Дрогобужская С. В., Марковская Е. Ф.

Применение *Festuca rubra* L. в фиторемеди-
ации: комплексная оценка влияния техноген-
ного грунта на растение 70

Чукина Н. В., Лукина Н. В., Борисова Г. Г.,
Ярина Ю. С.

Структурно-функциональные особенности
фотосинтетического аппарата растений се-
мейства Ruгоlaseae в техногенных местооби-
тациях 81

Пашков А. Н., Решетников С. И.

Случай поимки рыбка *Vimba vimba* (Lin-
naeus, 1758) (Pisces: Cypriniformes, Сур-
pinidae) в прибрежной зоне Черного моря у
берегов Кавказа 90

Юркевич М. Г.

Круговорот углерода в естественных и ан-
тропогенно измененных таежных
экосистемах 95

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

Вапиров В. В., Феоктистов В. М., Вапирова Н. В.,
Венскович А. А.

Физико-химическое обоснование возмож-
ности разработок лекарственных средств на
основе водных настоев кремней (предвари-
тельные данные) 101

Иванов А. А.

Фотосинтез и азотный метаболизм в листьях
пшеницы при низкой концентрации CO₂
в атмосфере 110

Contents 118

Журнал «Ученые записки Петрозаводского государственного университета» включен в новый Перечень ведущих рецензируемых журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук, с 01.12.2015 года по отрасли «Биологические науки», специальности: «Общая биология» и «Физико-химическая биология»

Журнал включен в Российский индекс научного цитирования (РИНЦ) с 2008 года

Журнал включен в Реферативный журнал и Базы данных ВИНТИ РАН

Сведения о журнале публикуются в международной справочной системе по периодическим и продолжающимся изданиям «Ulrich's Periodicals Directory»

Сведения о журнале и его архиве передаются в ОАО «Агентство „Книга-Сервис“» и размещаются на базовом интернет-ресурсе www.rucont.ru

Журнал и его архив размещаются в «Университетской библиотеке онлайн» по адресу <http://biblioclub.ru>

Сведения о журнале и его архиве передаются в открытую научную электронную библиотеку «CYBERLENINKA» и размещаются по адресу: cyberleninka.ru

**Требования к оформлению статей см.:
<http://uchzap.petrso.ru/files/reg.pdf>**

Учредитель: ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

Редактор С. Л. Смирнова. Корректор И. Н. Дьячкова. Переводчик Н. К. Дмитриева. Верстка С. П. Ивановой

Дата выхода в свет 30.06.2017. Формат 60×90^{1/8}. Бумага офсетная. Печать офсетная.
10 уч.-изд. л. Тираж 500 экз. (1-й завод – 85 экз.). Изд. № 108

Индекс 66093. Цена свободная.

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77–69487
от 25 апреля 2017 г. выд. Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Отпечатано в типографии Издательства Петрозаводского государственного университета

Адрес редакции, издателя и типографии:

185910, Республика Карелия,
г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

УДК 597.552.51:591.35:577.115(282.247.211)

ЗИНАИДА АНАТОЛЬЕВНА НЕФЕДОВА

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
znefed@krc.karelia.ru

СВЕТЛАНА АЛЕКСАНДРОВНА МУРЗИНА

кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
murzina.svetlana@gmail.com

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ПЕККОЕВА

младший научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
pek-svetlana@mail.ru

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
nemova@krc.karelia.ru

СОДЕРЖАНИЕ ЛИПИДНЫХ КОМПОНЕНТОВ У МОЛОДИ КУМЖИ *SALMO TRUTTA* L. ИЗ РЕКИ ОРЗЕГА (БАССЕЙН ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)

I. Динамика жирнокислотного состава в процессе роста и развития молоди (1+, 2+, 3+) кумжи*

Исследован жирнокислотный статус молоди кумжи (1+, 2+, 3+) из реки Орзег (бассейн Онежского озера) в летний период. Показано повышение уровня эссенциальных 18:2n-6 и 18:3n-3 жирных кислот с возрастом у исследуемых рыб, причем доля линолевой 18:2n-6 кислоты была выше. У молоди кумжи с возрастом не выявлено достоверных различий по степени активности метаболических превращений эссенциальных 18:2n-6 и 18:3n-3 жирных кислот в более длинноцепочечные ПНЖК, которые определяют жирнокислотный состав липидов морского типа. Показатели конвертации эссенциальных жирных кислот в длинноцепочечные ПНЖК, которые выражаются коэффициентами соотношений 22:6n-3/18:3n-3 и 20:4n-6/18:2n-6, у молоди в процессе роста достоверно не изменились, что свидетельствует о принадлежности кумжи в реке Орзег к жилой форме. Представленные коэффициенты соотношений жирных кислот могут быть использованы в качестве индикаторов физиологического состояния молоди лососевых, определяя дальнейшую миграцию или ее отсутствие.

Ключевые слова: молодь, кумжа, лососевые, жирные кислоты, река Орзег

ВВЕДЕНИЕ

Лососевые рыбы характеризуются высокой вариабельностью жизненных стратегий [7], [22]. Кумжа *Salmo trutta* L. является одним из представителей лососевых рыб (Salmonidae) и имеет сложную систему популяций. Эта рыба сохраняет высокий уровень экологической и морфологической пластичности и генетического разнообразия [3]. В состав единой популяции входят проходная, нагуливающаяся в Онежском озере, и жилая формы кумжи, которые образуют в реке Орзег единое нерестовое стадо. Река Орзег – типичный кумжевый водоток, который протекает по западному берегу Онежского озера. Известно, что для рыб, обитающих в разных трофоэколо-

гических условиях, характерны особенности липидного метаболизма, в том числе модификация жирных кислот и их соотношений в липидах рыб [5], [6], [18]. Жирнокислотный статус, как один из интегральных показателей обмена веществ, может служить физиолого-биохимическим маркером состояния организма рыб и отражать процессы внутривидовой дифференцировки и развития.

В настоящей работе у молоди кумжи (1+, 2+, 3+) из реки Орзег исследовали состав и содержание жирных кислот общих липидов, которые являются одними из компонентов метаболизма липидов, обеспечивающих процессы роста и развития рыб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалы

Отлов молоди кумжи разных возрастных групп (1+, 2+, 3+) проводили по окончании позднего весенне-летнего паводка, в середине июня (2016 год). Руслó реки Орзёга достаточно насыщенно порогами и перекатами. Глубины изменяются в пределах 0,2–0,7 м, скорость течения – 0,5–0,9 м/с. Сочетание небольшой глубины и разнообразного фракционного состава грунта (разнообразные галька и валуны, глыбы) формирует в русле систему струй и протоков, что повышает турбулентность потока и благоприятно отражается на кормовой базе кумжи. Это необходимо как для успешного питания молоди кумжи, так и для ее маскировки от хищников.

Активное питание кумжи начинается при температуре воды 13,5 °С. Молодь кумжи питается преимущественно реофильными донными беспозвоночными, а также воздушными и наземными насекомыми. В отличие от лосося, кумжа предпочитает более мелкие ручьи и притоки с быстрым течением и наличием укрытий (камней, коряг, ям) и обладает более высокими физическими возможностями [11]. Молодь (1+, 2+, 3+) кумжи из р. Орзёга имеет сравнительно высокие размерно-весовые характеристики.

Для вылова рыб использовали аппарат электролова (Fa-2) норвежского производства. После отлова мальков выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля.

Биохимические методы исследования

Индивидуальные пробы молоди рыб гомогенизировали в небольшом количестве этилового спирта (96 %), затем фиксировали смесью хлороформ:метанол (2:1) и хранили при температуре +4 °С до анализа. Липиды экстрагировали и очищали по методу Фолча [16], концентрировали досуха с помощью роторно-вакуумной установки. Затем проводили метанолиз жирных кислот общих липидов [8]. После метанолиза жирные кислоты в виде метиловых эфиров разделяли и идентифицировали методом газожидкостной хроматографии с применением хроматографа «Кристалл 5000.2» (ЗАО «ХРОМАТЭК», Йошкар-Ола, Россия). В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую кислоту (22:0) (Sigma Aldrich, USA), обработку хроматограмм проводили с помощью компьютерной программы обработки хроматограмм «Хроматэк Аналитик» (ЗАО «ХРОМАТЭК», Йошкар-Ола, Россия). Жирнокислотный статус молоди кумжи оценивали индивидуально по содержанию отдельных жирных кислот и их соотношениям.

Результаты проведенных экспериментов были обработаны с применением общепринятых методов вариационной статистики [2] с использованием компьютерных программ Excel и Stadia.

Работа проведена с использованием научного оборудования центра коллективного пользования «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера» (ЦКП ИБ КарНЦ РАН).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В общих липидах молоди кумжи возраста 1+, 2+ и смолтах 3+ обнаружено до 50 жирных кислот (ЖК), включая минорные (таблица).

Показано высокое содержание полиненасыщенных ЖК (ПНЖК) (в пределах 39,96–43,33 % от суммы ЖК), среди которых доминируют ПНЖК n-3 семейства (21,57–25,90 % от суммы ЖК), в частности 22:6n-3, 20:5n-3 и 18:3n-3 кислоты. Уровень ПНЖК n-6 семейства у молоди был в пределах 13,74–17,39 % от суммы ЖК, с более высокой долей 18:2n-6 (от 7,91 до 10,24 % от суммы ЖК), а также 20:4n-6 (3,63–3,83 % от суммы ЖК). Установлены различия в содержании эссенциальных линолевой 18:2n-6 и линоленовой 18:3n-3 кислот, содержание которых повышалось с возрастом молоди (от 7,91 до 10,24 % и от 4,75 до 6,48 % от суммы соответственно), причем доля первой из них была выше во всех возрастных группах рыб. Все изменения достоверны. При этом показатель соотношения эссенциальных 18:3n-3/18:2n-6 кислот в процессе роста молоди достоверно не изменялся (0,60–0,64).

У молоди всех возрастных групп установлена более низкая концентрация длинноцепочечных ПНЖК арахидоновой 20:4n-6 (3,63–3,94) и эйкозапентаеновой 20:5n-3 (3,61–4,75) по сравнению с их метаболитами предшественниками 18:2n-6 (7,91–10,24) и 18:3n-3 (4,75–6,48) кислотами соответственно. При этом в процессе роста молоди уровень 20:4n-6 кислоты и 22:6n-3 не изменялся, а уровень 20:5n-3 снизился у смолтов. Помимо ПНЖК в общих липидах молоди кумжи высока доля мононенасыщенных ЖК (МНЖК) (29,49–31,35 % от суммы ЖК), в которых доминирует олеиновая 18:1n-9 кислота (16,47–19,53 % от суммы ЖК) с достоверно повышенным уровнем у смолтов 3+. В метаболизме насыщенных ЖК (НЖК), уровень которых у молоди кумжи был в пределах 25,41–31,83 % от суммы ЖК, ключевая роль принадлежит пальмитиновой 16:0 и стеариновой 18:0 кислотам (в пределах 14,95–19,69 и 5,69–7,74 % от суммы ЖК соответственно). При этом содержание НЖК, в том числе 16:0 и 18:0 кислот, было выше у пестряток 1+, с возрастом их доля достоверно уменьшалась. Интенсивность обмена липидов, определяемая по соотношению концентраций 16:0/18:1n-9, достоверно снижалась с возрастом молоди.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Состав и содержание как ПНЖК, так и МНЖК в липидах рыб в значительной степени определя-

Жирнокислотный состав (% суммы ЖК) разновозрастной (1+; 2+; 3+) кумжи из р. Орзег. Сбор проб: 29.06.2016

Показатель	Возраст		
	1+	2+	3+
n	5	9	5
Длина, см	7,75 ± 0,45	11,47 ± 0,16*	13,86 ± 0,24*^
Вес, г	4,06 ± 0,53	14,57 ± 0,69*	27,50 ± 1,60*^
14:00	1,35 ± 0,17	1,75 ± 0,16	1,62 ± 0,13
16:00	19,69 ± 0,69	15,42 ± 0,18*	14,95 ± 0,36*
18:00	7,74 ± 0,56	6,02 ± 0,04*	5,69 ± 0,08*^
20:00	1,28 ± 0,14	2,28 ± 0,22	1,91 ± 0,19
Σ НЖК	31,83 ± 1,79	26,90 ± 0,25*	25,41 ± 0,27*^
14:1(n-7)	1,10 ± 0,25	1,14 ± 0,12	0,77 ± 0,12
16:1(n-9)	0,73 ± 0,05	0,59 ± 0,01*	0,60 ± 0,01*
16:1(n-7)	5,47 ± 0,84	5,51 ± 0,18	5,12 ± 0,41
17:1(n-7)	0,23 ± 0,02	0,25 ± 0,03	0,20 ± 0,04
18:1(n-9)	17,18 ± 0,55	16,47 ± 0,26	19,53 ± 0,52^
18:1(n-7)	4,71 ± 0,57	3,87 ± 0,16	3,39 ± 0,25
18:1(n-5)	0,20 ± 0,03	0,17 ± 0,01	0,14 ± 0,02
20:1(n-9)	0,37 ± 0,00	0,38 ± 0,02	0,50 ± 0,03^
Σ МНЖК	31,05 ± 2,43	29,49 ± 0,26	31,35 ± 1,15
18:2(n-6)	7,91 ± 0,37	9,21 ± 0,13*	10,24 ± 0,51*^
20:4(n-6)	3,63 ± 0,75	3,94 ± 0,07	3,83 ± 0,23
Σ (n-6) ПНЖК	13,74 ± 0,55	15,88 ± 0,10*	17,39 ± 0,41*^
18:3(n-3)	4,75 ± 0,07	5,85 ± 0,18*	6,48 ± 0,19*^
18:4(n-3)	0,80 ± 0,05	1,08 ± 0,08	0,85 ± 0,05
20:4(n-3)	0,50 ± 0,04	0,57 ± 0,03	0,54 ± 0,06
20:5(n-3)	4,11 ± 0,83	4,75 ± 0,11	3,61 ± 0,30^
22:5(n-3)	1,22 ± 0,27	1,44 ± 0,05	1,15 ± 0,09^
22:6(n-3)	9,19 ± 2,78	11,13 ± 0,34	10,26 ± 1,07
Σ (n-3) ПНЖК	21,57 ± 3,92	25,90 ± 0,36	24,18 ± 1,31
Σ ПНЖК	39,96 ± 4,26	43,33 ± 0,40*	42,95 ± 1,28
16:0/18:1(n-9)	1,15 ± 0,00	0,94 ± 0,02*	0,77 ± 0,03*^
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,60 ± 0,05	0,64 ± 0,02	0,64 ± 0,02
Σ НЖК/Σ ПНЖК	0,90 ± 0,21	0,59 ± 0,02*	0,62 ± 0,02*
20:4(n-6)/18:2(n-6)	0,47 ± 0,16	0,38 ± 0,03	0,43 ± 0,02
22:6(n-3)/ 18:3(n-3)	1,92 ± 0,79	1,59 ± 0,13	1,92 ± 0,14

Примечание. Значения представлены в виде: $M \pm m$. Условные обозначения: n – число проб, НЖК – насыщенные жирные кислоты, МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты, * – различия от 1+ достоверны ($p \leq 0,05$; ANOVA). ^ – различия от 2+ достоверны ($p \leq 0,05$; ANOVA). В пробах также содержалось < 1 % жирных кислот: 12:0, 15:00; 17:00; 24:0, 14:1(n-9), 15:1(n-9), 16:1(n-5), 20:1(n-11), 20:1(n-7), 14:2(n-9), 15:2(n-9), 16:2(n-9), 18:2(n-9), 14:2(n-7), 14:2(n-6), 16:2(n-6), 18:3(n-6), 20:2(n-6), 20:3(n-6), 22:3(n-6), 22:4(n-6), 22:5(n-6), 16:4(n-4), 18:2(n-4), 18:3(n-4), 16:2(n-3), 16:3(n-3), 16:4(n-3), 18:2(n-3), 20:3(n-3).

ются рационом питания, а также способностью организма модифицировать их применительно к условиям существования. Высокое содержание этих жирных кислот в липидах молоди кумжи указывает на их особую функциональную роль в организме. Докозагексаеновая 22:6n-3 кислота, которая преобладает среди ПНЖК молоди кумжи, выполняет существенную роль в регуляции активности нервных клеток, развитии нервной системы у молоди, в функционировании зрительной системы у рыб, при ее дефиците наблюда-

ются аномалии в поведенческих реакциях [13], [20]. Острота зрения и соответствующие поведенческие реакции играют ведущую роль у молоди рыб, питающихся сносимыми объектами в толще воды, и позволяют экономно расходовать энергию при питании. Большинство речных рыб, в том числе кумжа, обладающих реореакцией, имеют хорошо развитую оптомоторную (зрительно-двигательную) реакцию [9].

Повышение уровня эссенциальных 18:3n-3 и 18:2n-6 кислот с возрастом у молоди кумжи пря-

мо коррелирует с ростом содержания запасных липидов (триацилглицеринов (ТАГ) и эфиров холестерина (ЭХС)), что было установлено нами ранее [4], и свидетельствует о включении их в данный класс липидов. В процессе роста молоди их пищевой спектр расширяется, увеличиваются размеры кормовых объектов [9], что отражается на повышении в организме рыб запасных липидов, и в том числе жирных кислот. У молоди всех возрастных групп доля 18:2n-6 ЖК была выше, чем 18:3n-3 ЖК.

Ранее в наших исследованиях у молоди кумжи из рек Кривой ручей, Ольховка и Индера (бассейн Белого моря) также был установлен более высокий уровень 18:2n-6 ЖК по сравнению с 18:3n-3 ЖК, и с возрастом их содержание повышалось [4]. Физиологически значимым является не столько количество этих эссенциальных кислот, сколько их оптимальное соотношение 18:3n-3/18:2n-6, в связи с существованием конкурентных взаимоотношений в процессе их метаболизма [17], [23]. Следует отметить, что этот показатель в процессе роста молоди жилой формы кумжи из р. Орзega достоверно не изменялся (0,60–0,64) в отличие от такового у проходной формы кумжи из р. Кривой ручей (0,47–0,30) [4]. В липидах макрозообентоса (смешанные виды) из реки Орзega, который является объектом питания молоди кумжи, этот показатель составлял 0,77 [4]. Разновозрастная молодь кумжи (1+, 2+, смолты 3+) из р. Орзega также достоверно не различалась показателями конвертации 18:3n-3 и 18:2n-6 кислот в более длинноцепочечные ПНЖК (22:6n-3 и 20:4n-6 ЖК соответственно), которые определяют жирнокислотный состав липидов морского типа и выражаются коэффициентами соотношений 22:6n-3/18:3n-3 и 20:4n-6/18:2n-6 соответственно [20]. Полученный результат может быть одним из доказательств, свидетельствующих о принадлежности кумжи из реки Орзega к жилой форме.

Проведенные ранее исследования молоди кумжи (0+, 1+, 2+, 3+, 4+) из разных рек бассейна Белого моря (р. Ольховка, р. Индера и р. Кривой ручей) установили снижение с возрастом интенсивности метаболических превращений эссенциальных 18:2n-6 и 18:3n-3 ЖК в более длинноцепочечные ПНЖК, что свидетельствует о снижении активности десатураз при подготовке к морской среде обитания [4]. Для морских рыб характерна низкая активность десатураз, играющих ключевую роль при конвертации этих кислот в более длинноцепочечные ПНЖК, так как в условиях морской среды обитания в пищевых объектах достаточно этих кислот [12], [19].

Олеиновая 18:1n-9 кислота играет важную роль как энергетический источник, необходимый для роста и развития молоди, и особенно при двигательной активности в поисках пищи. Повышение ее уровня коррелирует с ростом запасных ТАГ и ЭХС у пестряток 2+ и смолтов 3+,

что может указывать на включение 18:1n-9 кислоты в эти липиды. В исследовании отдельных видов зообентоса (поденок, мошек, ручейников в р. Орзega), которые доминируют в питании кумжи, содержание 18:1n-9 кислоты составляло значительную долю (от 11,74 до 18,47 % от суммы ЖК) с более высоким показателем у ручейников. Высокое содержание НЖК, в основном за счет 16:0, у молоди коррелирует со значительной их долей у вышеназванных видов зообентоса (от 28,91 до 49,66 % от суммы ЖК). С возрастом у молоди кумжи происходит снижение содержания НЖК, в том числе 16:0 и 18:0 кислот, что было установлено нами ранее для пестряток 3+ кумжи из р. Кривой ручей [4]. Причем значительная часть НЖК может элонгироваться и десатурироваться до более длинноцепочечных ЖК, таких как олеиновая 18:1(n-9) кислота, уровень которой увеличился у молоди 3+. При этом особую роль играет оптимальное соотношение НЖК и ПНЖК, влияющее на микровязкость биомембран, обеспечивающее активность фосфолипидов и их взаимодействие с мембранными белками [14], [21]. Нами установлено, что с возрастом молоди кумжи снижается показатель НЖК/ПНЖК (от 0,90 до 0,62), а также индекс интенсивности обмена липидов, определяемый по соотношению концентраций 16:0/18:1n-9 ЖК [1]. Различная для каждой возрастной группы мальков интенсивность обмена липидов (в частности накопление и расходование жирных кислот) формируется факторами внешней среды (температура, фотопериод, массовость и видовое разнообразие, тип грунта), обусловленными также, в определенных пределах, возрастными факторами и генетическими особенностями. Известно, что разновозрастная молодь лососевых рыб выбирает различные участки обитания в одном биотопе [10], [15], что определяет видовую специфику кормовых объектов, их массовость, доступность и влияет на степень интенсивности метаболизма жирных кислот в разные возрастные периоды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе роста и развития молоди кумжи (1+, 2+, 3+) в р. Орзega регуляция жизненных функций обеспечивается, наряду с другими механизмами, изменением уровня и соотношений ЖК-компонентов, которые связаны с видовой спецификой кормовых объектов, их количественными характеристиками, что влияет на степень интенсивности метаболических процессов в разные возрастные периоды жизни рыб.

В настоящем исследовании у разновозрастной молоди кумжи не выявлено достоверных различий по степени активности процессов элонгации и десатурации эссенциальных жирных кислот 22:6n-3/18:3n-3 и 20:4n-6/18:2n-6, что может быть одним из доказательств ее принадлежности к жилой форме в р. Орзega.

Полученные данные дополняют представление о важности использования коэффициентов соотношений 22:6n-3/18:3n-3 и 20:4n-6/18:2n-6 в качестве индикаторов физиологического состояния и, возможно, одного из генетических маркеров у молоди лососевых в период ее смолтификации (или в ее отсутствие). Образование жилой (речной) формы кумжи в р. Орзег является одной из жизненных стратегий, имеющих

адаптивное значение для формирования сложной субпопуляционной структуры.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы работы выражают глубокую благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН за сбор материала – д. б. н., проф. А. Е. Веселову, а также к. б. н. Д. А. Ефремову, М. А. Ручьеву.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 14-24-00102 «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипов А. В. Изменение обмена липидов у кур в онтогенезе // Сельскохозяйственная биология. 1980. Т. 15. № 5. С. 756–761.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
- Махров А. А. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала // Принципы экологии. 2013. Т. 2. № 1. С. 5–20.
- Мурзина С. А., Неведова З. А., Пеккоева С. Н., Веселов А. Е., Барышев И. А., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Содержание жирных кислот в кормовых объектах молоди лососевых рыб из рек бассейна Онежского озера // Биология внутренних вод. Неопубл. данные.
- Немова Н. Н., Мещерякова О. В., Чурова М. В. Показатели энергетического метаболизма в процессах роста и развития лососевых рыб *Salmonidae* // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2015. № 8 (153). С. 7–13.
- Неведова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Пеккоева С. Н., Руоколайнен Т. Р., Ручьев М. А., Немова Н. Н. Биохимическая разнокачественность по липидному статусу молоди кумжи *Salmo trutta* L., обитающей в реках бассейна Белого моря // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2017. № 1. С. 57–62.
- Павлов Д. С., Савваитова К. А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (*Salmonidae*) // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лабораторное дело. 1971. № 8. С. 490–493.
- Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.
- Шустов Ю. А., Барышев И. А., Белякова Е. И. Особенности питания атлантического лосося *Salmo salar* L. в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольский полуостров) // Биология внутренних вод. 2012. № 3. С. 66–70.
- Шустов Ю. А., Веселов А. Е. Питание и рост молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. *morpha lacustris* в водоемах национального парка «Паанаярви» // Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Труды КарНЦ РАН. 2007. Вып. 11. С. 142–146.
- Bell J. G., Henderson R. J., Tocher D. R., McGhee F., Dick J. R., Porter A., Smullen R. P., Sargent J. R. Substituting fish oil with crude palm oil in the diet of Atlantic salmon (*Salmo salar*) affects muscle fatty acid composition and hepatic fatty acid metabolism // J. Nutr. 2002. № 132. P. 222–230.
- Brett M., Muller-Navarra D. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food-web processes // Freshw. Biol. 1997. Vol. 38. P. 483–499.
- Cejas J. R., Almansa E., Jerez S., Bolanos A., Felipe B., Lorenzo A. Changes in lipid class and fatty acid composition during development in white seabream (*Diplodus sargus*) eggs and larvae // Compar. Biochem. Physiol. B. 2004. Vol. 139. № 2. P. 209–216.
- Fausch K. D. Experimental analysis of salmonid microhabitat selection in streams // Develop. Ecol. Perspect. 21st Cent.: Abstr. 5th Intern. Congr. Ecol. Yokohama. 1990. P. 35.
- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226. P. 497–509.
- Lipids in Aquatic ecosystems / M. T. Arts, M. T. Brett, M. J. Kainz (eds.). Springer, 2009. 377 p.
- Murзина S. A., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N., Pavlov D. S. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers // Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance / P. T. K. Woo, D. J. Noakes (eds.). N. Y.: Nova Science Publishers, 2014. P. 47–67.
- Peng J. Y., Larondelle Y., Pham D., Ackman R. G., Pollin X. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry // Comp. Biochem. Physiol. B. 2003. Vol. 134. P. 335–348.
- Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rew. Fish. Sci. 2003. Vol. 11. № 2. P. 107–184.
- Villalta M., Estevez A., Bransden M. P., Bell J. G. Effects of dietary eicosapentaenoic acid on growth, survival, pigmentation and fatty acid composition in Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae during the *Artemia* feeding period // Aquac. Nutr. 2008. Vol. 14 (4). P. 232–241.
- Waples R. T., Pess B., Pess G. Evolutionary history, habitat disturbance regimes, and anthropogenic changes: what do these mean for resilience of Pacific salmon populations? // Ecology and Society. 2009. Vol. 14(1): 3. 18 p.
- Youdim K. A., Martin A., Joseph J. A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications // Int. J. Dev. Neurosci. 2000. Vol. 18. P. 383–399.

Nefedova Z. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Murzina S. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Pekkoeva S. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

CONTENT OF LIPID COMPONENTS IN JUVENILES OF *SALMO TRUTTA* L. FROM THE ORZEGA RIVER (ONEGA LAKE BASIN)

I. Dynamics of fatty acids during the process of growth and development in juveniles of brown trout (at the age of 1+, 2+, 3+)

The fatty acid status in juveniles of brown trout (at the age of 1+, 2+, 3+) from the Orzega river (Onega Lake Basin) collected in summer was studied. It was shown that the level of essential 18:2n-6 and 18:3n-3 fatty acids in the studied species increased with age; with that the content of linoleic 18:2n-6 fatty acid was higher. No significant differences were found in the rate of activity of conversions of essential fatty acids – 18:2n-6 and 18:3n-3 in the long-chain PUFAs: the last one indicates the fatty acid composition of “marine” type lipids in juvenile brown trout of different age. The indexes of conversions of essential fatty acids into long-chain PUFAs, performed by the ratios 22:6n-3 / 18:3n-3 and 20:4n-6 / 18:2n-6 fatty acids, did not vary significantly during the growth of juveniles, which pointed to the residential brown trout from of the studied fish in the Orzega river. Presented ratios of fatty acids can be considered as indicators of the physiological state of juvenile salmonids, determining different life-history of brown trout forms – the presence or absence of migration.

Key words: juvenile, brown trout, salmonids, fatty acids, Orzega river

REFERENCES

1. Arhipov A. V. Change in lipid metabolism in chickens during ontogenesis [Izmenenie obmena lipidov u kur v ontogeneze]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*. 1980. Vol. 15. № 5. P. 756–761.
2. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennyu biologiyu: Ucheb. posobie* [Introduction to quantitative biology: Textbook]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2011. 302 p.
3. Mahrov A. A. The trout (*Salmo trutta* L.) on the northeast edge of the range [Kumzha (*Salmo trutta* L.) na severo-vostochnom krayu areala]. *Printsipy ekologii* [Principles of the Ecology]. 2013. Vol. 2. № 1. P. 5–20.
4. Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Veselov A. E., Baryshev I. A., Ripatti P. O., Nemova N. N. The content of fatty acids in forage objects of juveniles of salmonids from rivers of Onega Lake Basin [Soderzhanie zhirnykh kislot v kormovykh ob'ektakh molodi lososevykh ryb iz rek basseyna Onezhskogo ozera]. *Biologiya vnutrennikh vod*.
5. Nemova N. N., Meshcheryakova O. V., Churova M. V. Parameters of energy metabolism in the processes of growth and development of salmonids *Salmonidae* [Pokazateli energeticheskogo metabolizma v protsessakh rosta i razvitiya lososevykh ryb *Salmonidae*]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2015. № 8 (153). P. 7–13.
6. Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ruch'ev M. A., Nemova N. N. The biochemical variability of the lipid status of juveniles of the brown *Salmo trutta* L., inhabiting rivers, belonging to the watershed area of the White Sea Basin [Biokhimicheskaya raznokachestvennost' po lipidnomu statusu molodi kumzhi *Salmo trutta* L., obitayushchey v rekakh basseyna Belogo morya]. *Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya*. 2017. № 1. P. 57–62.
7. Pavlov D. S., Savvaitova K. A. To the problem of the ratio of anadromy and residency in salmonids (*Salmonidae*) [K probleme sootnosheniya anadromii i rezidentnosti u lososevykh ryb (*Salmonidae*)]. *Voprosy ikhtiologii*. 2008. Vol. 48. № 6. P. 810–824.
8. Tsyganov E. P. Direct methylation of lipids after TLC without elution with silica gel [Metod pryamogo metilirovaniya lipidov posle TSKh bez elyuirovaniya s silikagelem]. *Laboratornoe delo*. 1971. № 8. P. 490–493.
9. Shustov Yu. A. *Ekologicheskie aspekty povedeniya molodi lososevykh ryb v rechnykh usloviyakh* [Ecological aspects of the behavior of juveniles of salmonids in riverine conditions]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1995. 161 p.
10. Shustov Yu. A., Baryshev I. A., Belyakova E. I. Features of feeding of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the subarctic river Varzuga and its small tributaries (Kola Peninsula) [Osobennosti pitaniya atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. v subarkticheskoy reke Varzuga i ee malykh pritokakh (Kol'skiy poluostrov)]. *Biologiya vnutrennikh vod*. 2012. № 3. P. 66–70.
11. Shustov Yu. A., Veselov A. E. Feeding and growth of juveniles of the *Salmo trutta* L. *morpha lacustris* in the water bodies of the Paanajarvi National Park [Pitanie i rost molodi ozernoy kumzhi *Salmo trutta* L. *morpha lacustris* v vodoemakh natsional'nogo parka “Paanayarvi”]. *Ekologiya. Eksperimental'naya genetika i fiziologiya. Trudy KarNTs RAN*. 2007. Issue 11. P. 142–146.
12. Bell J. G., Henderson R. J., Tocher D. R., McGhee F., Dick J. R., Porter A., Smullen R. P., Sargent J. R. Substituting fish oil with crude palm oil in the diet of Atlantic salmon (*Salmo salar*) affects muscle fatty acid composition and hepatic fatty acid metabolism // *J. Nutr.* 2002. № 132. P. 222–230.
13. Brett M., Muller-Navarra D. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food-web processes // *Freshw. Biol.* 1997. Vol. 38. P. 483–499.

14. Cejas J. R., Almansa E., Jerez S., Bolanos A., Felipe B., Lorenzo A. Changes in lipid class and fatty acid composition during development in white seabream (*Diplodus sargus*) eggs and larvae // *Compar. Biochem. Physiol. B*. 2004. Vol. 139. № 2. P. 209–216.
15. Fausch K. D. Experimental analysis of salmonid microhabitat selection in streams // *Develop. Ecol. Perspect.* 21st Cent.: Abstr. 5th Intern. Congr. Ecol. Yokohama. 1990. P. 35.
16. Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226. P. 497–509.
17. *Lipids in Aquatic ecosystems* / M. T. Arts, M. T. Brett, M. J. Kainz (eds.). Springer, 2009. 377 p.
18. Murzina S. A., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N., Pavlov D. S. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers // *Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance*. P. T. K. Woo, D. J. Noakes (eds.). N. Y: Nova Science Publishers, 2014. P. 47–67.
19. Peng J. Y., Larondelle Y., Pham D., Ackman R. G., Pollin X. Polyunsaturated fatty acid profiles of the whole body of phospholipids and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry // *Comp. Biochem. Physiol. B*. 2003. Vol. 134. P. 335–348.
20. Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Rew. Fish. Sci.* 2003. Vol. 11. № 2. P. 107–184.
21. Villalta M., Estevez A., Bransden M. P., Bell J. G. Effects of dietary eicosapentaenoic acid on growth, survival, pigmentation and fatty acid composition in Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae during the *Artemia* feeding period // *Aquac. Nutr.* 2008. Vol. 14 (4). P. 232–241.
22. Waples R. T., Pess B., Pess G. Evolutionary history, habitat disturbance regimes, and anthropogenic changes: what do these mean for resilience of Pacific salmon populations? // *Ecology and Society*. 2009. Vol. 14 (1): 3. 18 p.
23. Youdim K. A., Martin A., Joseph J. A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications // *Int. J. Dev. Neurosci.* 2000. Vol. 18. P. 383–399.

Поступила в редакцию 26.05.2017

НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА ВАСИЛЕВСКАЯ

доктор биологических наук, профессор кафедры естественных наук факультета естествознания, физической культуры и безопасности жизнедеятельности, Мурманский арктический государственный университет (Мурманск, Российская Федерация)
n.v.vasilevskaya@gmail.com

ДАРЬЯ АНАТОЛЬЕВНА МОРОЗОВА

аспирант кафедры естественных наук факультета естествознания, физической культуры и безопасности жизнедеятельности, Мурманский арктический государственный университет (Мурманск, Российская Федерация)
darya-morozova-89@inbox.ru

ДИНАМИКА ФЛОРАЛЬНОГО ОРГАНОГЕНЕЗА *SYRINGA JOSIKAEA* JACQ. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ АРКТИЧЕСКОГО КЛИМАТА Г. МУРМАНСКА

Представлены данные морфофизиологического анализа генеративных почек *Syringa josikaea* Jacq., интродуцированной в г. Мурманске. Показано, что в условиях арктического климата дифференциация осей соцветий и органогенез цветков могут происходить как за год до цветения, так и в весенний период за два – три месяца до его начала. Выявлена поливариантность флорального органогенеза сирени венгерской, произрастающей в разных районах города. Экспериментальные данные по асинхронности процессов флоральной дифференциации у сирени впервые получены в условиях Арктики.

Ключевые слова: *Syringa josikaea* Jacq., флоральный органогенез, Арктика

При интродукции растений в новые для них условия произрастания особое значение имеет изучение морфогенеза, так как биологический ритм развития во многом определяет степень их приспособленности к местному климату [11]. Известно, что сроки и темпы закладки генеративных почек варьируют в зависимости от климатических условий региона, ритмов развития растения и его зимостойкости. Причем для морозоустойчивых видов характерны ранние сроки прохождения основных фаз и закладки репродуктивных органов [1]. У растений, успешно интродуцируемых в северных условиях, отмечается более интенсивная дифференциация органов цветка. Этот факт подтверждается исследованиями и в отношении сирени венгерской [14].

Род *Syringa* L. широко распространен в различных регионах мира благодаря своей декоративности, при этом данные по числу видов противоречивы [29], [31]. Одни исследователи считают, что существует 40 видов сиреней, распространенных как в Европе, так и в Азии [31]. По другим данным, род *Syringa* L. включает 27 видов, из которых 25 происходят из Азии и только 2 из Европы [29], одним из европейских видов является *Syringa josikaea* Jack. Информация по флоральному органогенезу и цитозмбриологии видов, сортов и культиваров сиреней в литературе достаточно ограничена [9], [10], [24], [27], [28], [30], значительно лучше изучена фенология их цветения [4], [18], [22], [23], [25], [32]. В последние годы начались активные исследования репродуктивного развития наиболее перспективных куль-

тиваров *S. vulgaris* [24], [28], [30], аналогичные исследования по *S. josikaea* немногочисленны [3], [14], [16]. Вместе с тем именно сирень венгерская успешно интродуцирована на урбанизированных территориях Евро-Арктического региона, в то время как *S. vulgaris* в условиях полярного дня не образует репродуктивных органов и не цветет.

Цель исследования – изучение динамики флорального органогенеза *Syringa josikaea* Jacq. (сирени венгерской) в условиях арктической урбанизированной территории (на примере г. Мурманска).

Исследования проводились в г. Мурманске – самом большом в мире незамерзающем порту за полярным кругом (68°58' с. ш., 33°4' в. д.). Мурманск растянут вдоль Кольского залива Баренцева моря на 25 км, причем отдельные районы разделены между собой сопками и участками естественной растительности. Город находится в Атлантико-Арктической зоне умеренного климата. Средняя температура января – февраля –10–11 °С, средняя температура июля: +12–13 °С [7]. Большая часть осадков в Мурманске, примерно 500 мм/год, выпадает с июня по сентябрь. Снеговой покров держится в городе в среднем 210 дней и сходит к маю. Ветер имеет муссонный характер: зимой преобладают южные ветра, летом – северные. Полярная ночь начинается 29 ноября и заканчивается 13 января (44 дня), полярный день – с 22 мая по 22 июля (62 дня) [21]. Продолжительность вегетационного периода в Мурманске составляет примерно 120–130 дней. Основными источниками загрязнения атмосферы города

являются Мурманские котельные, Мурманский морской порт, завод по термической обработке твердых бытовых отходов, автотранспорт.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования является *Syringa josikaea* Jacq. (сирень венгерская), представитель рода *Syringa* L. семейства *Oleaceae* Hoffm. & Link.

Syringa josikaea – эндемичный кустарник Западных Карпат, реликтовый вид, имеющий узкий ареал и находящийся под угрозой исчезновения [29]. Несколько локальных ценопопуляций *S. josikaea* существуют здесь на небольших участках в долинах вдоль ручьев, часто представлены всего лишь несколькими экземплярами и разделены между собой большими расстояниями. В настоящее время в естественных условиях сирень венгерская встречается очень редко, произрастает только в Украинских Карпатах и горах Апусени на территории Румынии [26].

S. josikaea – быстрорастущий, высоко засухоустойчивый и морозостойкий вид, к почвенным условиям сравнительно неприхотлив, высокая экологическая пластичность определила его успешную интродукцию в северных районах европейской части России [5], [7]. При интродукции является одним из самых зимостойких видов по сравнению с другими представителями рода *Syringa* L. [15]. Сирень венгерская хорошо переносит городские условия, устойчива к атмосферному загрязнению, задымлению и загазованности воздуха [13], [18], [20]. Высокая устойчивость к условиям городской среды, декоративность и успешность размножения ставят *S. josikaea* на одно из первых мест в ассортименте кустарников для озеленения Мурманской области [8]. С целью интродукции саженцы сирени венгерской были впервые завезены в Полярно-альпийский ботанический сад в 1936 году из Ботанического сада г. Ленинграда [8], и уже в 1940 году *S. josikaea* была высажена в городах Мурманск и Мончегорск. В настоящее время доля участия сирени венгерской в городских посадках Мурманска составляет 28 % [6].

Генеративные почки *S. josikaea* смешанного типа [14], кроме соцветия в них закладываются 2–4 пары листьев. Для этого вида характерно формирование генеративных почек как в год, предшествующий цветению, так и во время него, что объясняет более длительное цветение по сравнению с другими видами сиреней [16].

Пробные площади в посадках *S. josikaea* на территории г. Мурманска заложены с севера на юг и отличаются высотой над уровнем моря, микроклиматическими условиями, уровнем антропогенной нагрузки: ПП₁ – сквер у ТЦ «Мир» (Ленинский район); ПП₂ – сквер на ул. Ленинградской (Октябрьский район); ПП₃ – сквер у остановки Автопарк и ПП₄ – сквер у остановки

ул. Шевченко (Первомайский район). По результатам многолетних наблюдений установлено, что во всех районах города самый теплый месяц – июль, холодные – январь и февраль [21]. В северном (Ленинский) и южном (Первомайский) районах зима холоднее, чем в центральном (Октябрьский), который расположен ближе к Кольскому заливу Баренцева моря. Заморозки в черте города в августе не наблюдаются, а на южной окраине возможны [21]. В г. Мурманске только одна метеостанция, поэтому данных по климатическим различиям районов города нет.

Все экспериментальные площадки заложены в районах с повышенной техногенной нагрузкой: ПП₁ – сквер у ТЦ «Мир» расположен недалеко от промышленной зоны; ПП₂ – сквер на ул. Ленинградской находится рядом с железной дорогой и в непосредственной близости с Мурманским морским портом, где происходит перевалка и дробление угля открытым способом; ПП₃ – сквер у остановки Автопарк и ПП₄ – сквер у остановки ул. Шевченко расположены в зонах интенсивного движения автотранспорта. В качестве контрольной площадки выбраны посадки сирени около Музея военно-воздушных сил Северного флота в поселке Сафоново, в 19 км на север от г. Мурманска. Сквер расположен на берегу Кольского залива, вдали от автомобильных дорог и промышленных производств.

На каждой экспериментальной площадке маркировали по 10 кустов *S. josikaea*. Для изучения динамики флорального органогенеза сирени венгерской в декабре 2014 года и мае 2015 года (до начала распускания почек) на каждой пробной площади и в контроле формировали общую пробу. Сбор верхушечных почек побегов проводился с 10 кустов сирени (по 5 почек с каждого растения), общий объем пробы N = 50. Материал фиксировали в 50 % этиловом спирте. В ходе морфофизиологического анализа изучали следующие показатели: длина зачаточного соцветия, число зачатков цветков на различных этапах органогенеза, общее число зачатков цветков в соцветии. Выделялись следующие этапы органогенеза: почка в вегетативном состоянии; формирование конуса нарастания соцветия; появление зачатков осей соцветия I и II порядка; формирование цветковых бугорков; появление чашелистиков; образование лепестков; появление тычинок; смыкание лепестков и образование зачатков плодолистиков; смыкание чашелистиков и сформированный цветок [16]. Длина зачаточных соцветий измерялась с помощью окулярного микрометра.

Исследования флорального органогенеза *S. josikaea* проводили с помощью светового стереомикроскопа SM XX Carl Zeiss Jena при увеличениях (2,5 × 25; 4 × 25). В каждой пробе исследовано по 30 генеративных почек (N = 30). Данные обрабатывались методом однофакторного дис-

персионного анализа, результаты считались достоверными при $p \leq 0,05$. Микрофотографии выполнены с помощью малоформатной ССД-камеры, которую устанавливали на окулярную трубку.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что органогенез цветка *S. josikaea* начинается с образования флоральной меристемой цветкового бугорка, затем формируются зачатки четырех чашелистиков, занимающих ортогональное положение (рис. 1). В процессе дифференцировки венчик появляется как округлая удлиненная структура, по внешним краям которой образуются зачатки 4 лепестков.

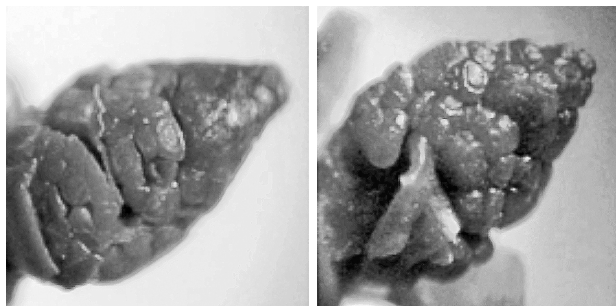


Рис. 1. Появление чашелистиков *Syringa josikaea* Jacq. (слева – декабрь 2014 года; справа – май 2015 года, увеличение 10×4)

Образование андроеца начинается с заложения двух примордиев тычинок (рис. 2), они еще не дифференцированы на тычиночные нити и пыльники, в продольном сечении представляют собой цилиндрические структуры и состоят из меристематических клеток. Двукарпелный гинецей формируется последним в ходе органогенеза цветка, расположен в медиальном положении.

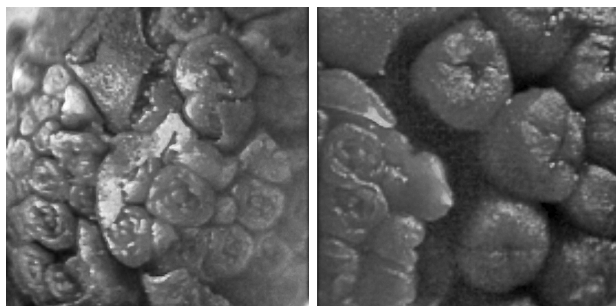


Рис. 2. Появление тычинок *Syringa josikaea* Jacq. (слева – декабрь 2014 года; справа – май 2015 года, увеличение 10×4)

В результате морфофизиологических исследований декабрьских образцов генеративных почек *S. josikaea*, произрастающей в разных районах Мурманска, выявлено наличие эмбриональных соцветий, различающихся по уровню флорального органогенеза (рис. 3, табл. 1). По-видимому, это соцветия, заложившиеся летом и прошедшие дифференциацию осенью до вхождения в состо-

яние зимнего покоя [14], что характерно для сиреней [28].

Исследования показали, что в образцах зимних почек *S. josikaea* из скверов на ул. Ленинградской (ПП₂) и ул. Шевченко (ПП₄), так же как и в контроле, уже осенью сформировано большое число зачатков цветков (см. рис. 3, табл. 1), находящихся на разных этапах органогенеза.

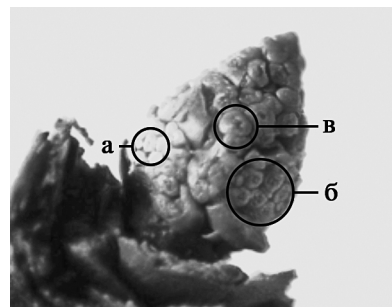


Рис. 3. Соцветие *Syringa josikaea* Jacq. с зачатками цветков на разных этапах органогенеза (декабрь 2014 года): а – появление чашелистиков; б – появление тычинок; в – смыкание чашелистиков, сформированный цветок

В этих пробах высока доля цветков, у которых сформированы зачатки чашелистиков (см. рис. 1), бугорки тычинок и плодolistиков (см. рис. 2), встречаются уже сформированные цветки (см. табл. 1). Этап появления чашелистиков отмечен у 30 % цветков в образцах почек с ул. Ленинградской, 23 % с ул. Шевченко, что выше, чем в контроле (18 %). На ул. Шевченко (ПП₄) зачатки цветков, имеющие бугорки тычинок, составляют 39 %, на ул. Ленинградской (ПП₂) – 16,4 %. Наиболее развиты соцветия сирени в центре города (ПП₂), в них 26 % составляют сформированные цветки, в контроле – 27 %.

В генеративных почках *S. josikaea*, собранных в декабре в скверах у ТЦ «Мир» (ПП₁) и остановки Автопарк (ПП₃), эмбриональные соцветия значительно отстают по уровню дифференциации от контрольных. Оси соцветий у сиреней на этих экспериментальных площадках развиты слабо, цветки находятся на ранних этапах органогенеза, представлены в основном цветковыми бугорками, зачатками чашелистиков и лепестков (см. табл. 1). В образцах площадки ТЦ «Мир» у 33 % цветков сформированы зачатки чашелистиков, у Автопарка – 40 %. В пробах не выявлено сформированных цветков. Среднее количество зачатков цветков в соцветиях сирени в образцах из сквера у ТЦ «Мир» в пять раз, в сквере у Автопарка – в три раза меньше, чем в контроле (см. табл. 1).

Морфофизиологические исследования весенних генеративных почек *S. josikaea* выявили неожиданный результат. В майских пробах с площадок ПП₁, ПП₃, где в зимний период были отмечены слабая дифференциация соцветий по сравнению с контролем и минимальное общее число зачатков цветков (на соцветие), находя-

Таблица 1

Средние показатели числа зачатков цветков в соцветии *Syringa josikaea* г. Мурманска на разных этапах органогенеза в декабре 2014 года (шт./соцветие)

Пробные площадки	Цветковые бугорки	Зачатки чашелистиков	Зачатки лепестков	Бугорки тычинок	Зачатки пло-долистиков	Сформированный цветок	Общее число зачатков цветков
Контроль	0	20,5 ± 9,0	19,1 ± 8,2	32,2 ± 7,8	18,3 ± 4,9	28,3 ± 8,4	118,4 ± 5,5
ТЦ «Мир» ПП ₁	0,8 ± 0,8	7,5 ± 3,0	0	7,1 ± 3,6	3,0 ± 3,0	0	23,0 ± 9,8
ул. Ленингр. ПП ₂	28,8 ± 12,3	54,9 ± 14,7	4,7 ± 3,4	24,8 ± 12,4	4,0 ± 2,6	35,1 ± 22,4	152,4 ± 21,9
Автопарк ПП ₃	18,5 ± 9,9	15,1 ± 8,8	2,1 ± 2,1	1,0 ± 0,6	0	0	36,7 ± 14,0
ул. Шевченко ПП ₄	13,6 ± 5,6	39,2 ± 11,5	24,3 ± 7,3	64,3 ± 16,8	23,1 ± 12,5	3,4 ± 3,4	167,9 ± 19,4

Таблица 2

Средние показатели числа зачатков цветков в соцветии *Syringa josikaea* г. Мурманска на разных этапах органогенеза в мае 2015 года (шт./соцветие)

Пробные площадки	Цветковые бугорки	Зачатки чашелистиков	Зачатки лепестков	Бугорки тычинок	Зачатки пло-долистиков	Сформированный цветок	Общее число зачатков цветков
Контроль	0	10,8 ± 6,5	0	13,2 ± 7,8	1,0 ± 0,4	70,2 ± 21,9	95,2 ± 23,0
ТЦ «Мир» ПП ₁	6,0 ± 2,1	40,9 ± 8,0	3,6 ± 2,5	63,9 ± 14,2	0	13,5 ± 6,0	128,1 ± 16,9
ул. Ленингр. ПП ₂	0	0	3,0 ± 1,6	80 ± 19,9	2,4 ± 0,9	4,2 ± 1,6	89,6 ± 21,3
Автопарк ПП ₃	0	0	0	0	0	194,0 ± 19,9	194,0 ± 19,9
ул. Шевченко ПП ₄	0	26,9 ± 15,1	0	56,0 ± 16,4	4,2 ± 2,2	66,0 ± 20,9	153,1 ± 18,0

щихся на начальных этапах органогенеза, весной обнаружены дифференцированные цветки, которые достигли поздних этапов органогенеза, и их общее число увеличилось в 5 раз по сравнению с декабрьскими пробами (табл. 2, рис. 4). Так, на экспериментальной площадке «Автопарк» (ПП₃) соцветия и цветки *S. josikaea* полностью сформированы на 100 %, в контроле – на 73 %.

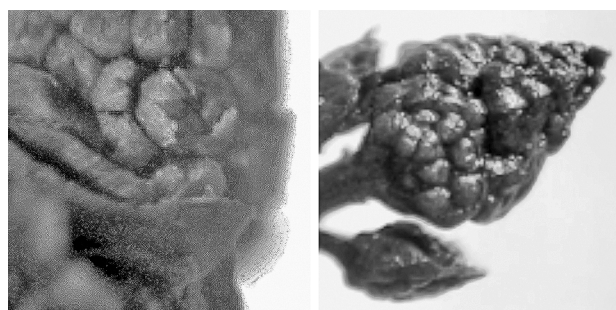


Рис. 4. Смыкание чашелистиков, сформированный цветок *Syringa josikaea* Jacq. (слева – зима 2014 года, увеличение 10 × 4; справа – весна 2015 года, увеличение 10 × 2,5)

Этот факт подтверждает данные о том, что у *S. josikaea*, в отличие от *S. vulgaris*, генеративные почки формируются как в год, предшествующий цветению, так и в течение года, когда происходит цветение [16]. При этом, как показали настоящие исследования, в условиях арктического климата г. Мурманска весной, после выхода растений из состояния зимнего покоя, заложение и дифференцировка цветков *S. josikaea* может происходить очень интенсивно.

В ходе исследования проведены измерения длины зачаточных соцветий. Получено, что в декабрьских образцах почек длина эмбриональных соцветий варьирует в пределах 500–

2200 мкм (табл. 3) по площадкам г. Мурманска и статистически значимо отличается ($t_f = 3,3 - 7,4$ при $t_{кр} = 2,76$, $p \leq 0,05$) от длины соцветий (1300–4000 мкм) в весенний период в образцах контроля, сквера возле ТЦ «Мир» (ПП₁) и сквера возле остановки Автопарк (ПП₃). Полученные данные свидетельствуют о том, что в условиях атланτικο-арктического климата у *S. josikaea*, интродуцированной на высокоширотной урбанизированной территории, в весенний период начинается интенсивный рост эмбриональных соцветий и они значительно увеличиваются в размерах. Кроме того, выявлены различия в размерах соцветий по районам города в зимнее время: значимо ($t_f = 4,1 - 4,4$ при $t_{кр} = 2,76$, $p \leq 0,05$) отличаются показатели размеров в контроле, в сквере возле ТЦ «Мир» (ПП₁) и в сквере по ул. Шевченко (ПП₄). В весенний период данные различия нивелируются. Самые крупные соцветия *S. josikaea* зимой сформированы на площадке ул. Шевченко (ПП₄), к маю максимальных размеров достигают зачаточные соцветия в пробах экспериментальной площадки Автопарк (ПП₃) (табл. 3).

Цветение сирени венгерской на широте г. Мурманска начинается в первой декаде июля. В других северных городах России, но на более низких широтах, цветение данного вида отмечается во второй половине мая – середине июня [4], [18]. Цветение *S. josikaea* летом 2015 года началось на всех экспериментальных площадках и в контроле практически синхронно – 10–11 июля. Однако окончание цветения различалось по площадкам: раньше всего (18 июля) сирень отцвела в сквере у ТЦ «Мир», 20 июля – в сквере на ул. Ленинградской, 21 июля – в скверах у остановок ул. Шевченко (ПП₄) и Автопарк (ПП₃), в конт-

Таблица 3

Длина зачаточных соцветий *Syringa josikaea* в г. Мурманске (в мм)

Период	КП	ПП ₁	ПП ₂	ПП ₃	ПП ₄
Декабрь 2014 года	1100 ± 100	500 ± 100	2100 ± 500	900 ± 100	2200 ± 200
Май 2015 года	3000 ± 600	2300 ± 200	1300 ± 100	4000 ± 400	3100 ± 500

Примечание. КП – контрольная площадка в п. Сафоново; ПП₁ – сквер у ТЦ «Мир»; ПП₂ – сквер в районе ул. Ленинградской; ПП₃ – сквер у ост. Автопарк; ПП₄ – сквер у ост. Шевченко.

роле – 18 июля. Продолжительность цветения у ТЦ «Мир» составила 7 суток, на ПП₂ – 10 суток, на ПП₃, ПП₄ – 11 суток, в контроле – 7 суток. Таким образом, выявленные различия в ходе флорального органогенеза сирени в разных районах г. Мурманска не сказались на начале цветения, и только отчасти – на его продолжительности.

Данные по срокам заложения соцветий и органогенезу цветков у сиреней различаются в зависимости от вида, климатической зоны и сроков цветения [14], [16], [28].

Исследования флорального органогенеза соцветий и тканевой дифференцировки органов цветка у близкого *S. josikaea* европейского вида – *S. vulgaris* на территории Восточной Европы показало, что примордии чашелистиков и лепестков появляются в середине июля, до конца октября идут процессы их тканевой дифференцировки, затем наступает зимний покой [28]. После выхода из глубокого зимнего покоя дифференциация чашелистиков и лепестков продолжается и значительно ускоряется в марте – апреле [28]. Примордии тычинок появляются у зачатков цветков *S. vulgaris* в начале августа. В середине августа происходит дифференциация на тычиночные нити и пыльники. После выхода из состояния покоя в начале марта начинаются активная дифференцировка спорогенной ткани и формирование материнских клеток микроспор [28], к концу апреля пыльцевые зерна полностью сформированы. Заложение гинецея у *S. vulgaris* происходит в середине августа. В сентябре плодолистики вытягиваются в длину и формируются меристематические клетки [28].

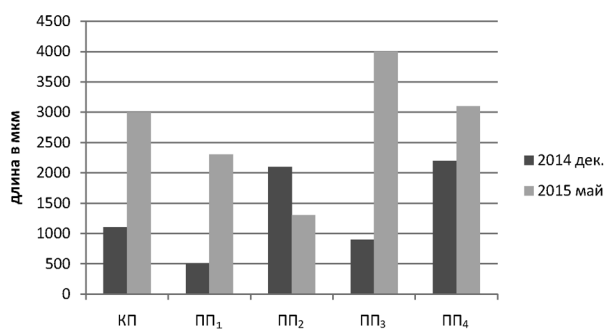


Рис. 5. Длина зачаточных соцветий *Syringa josikaea* в г. Мурманске (в мм). Обозначения: КП – контрольная площадка в п. Сафоново; ПП₁ – район ТЦ «Мир»; ПП₂ – парк в районе ул. Ленинградской; ПП₃ – ост. Автопарк; ПП₄ – ост. Шевченко

По данным З. С. Луневой [14], у *S. josikaea* начало закладки соцветий происходит в конце июня, дифференциация длится в течение июля – сентября. В Иркутске этот процесс начинается в первых числах июля и заканчивается к середине сентября [16]. В г. Бишкеке [16] формирование репродуктивных почек отмечено в первой декаде июня, после окончания цветения. К концу июня в зачаточных цветках сформирован околоцветник, в первой декаде августа – все органы в виде меристематических бугорков. В зиму *S. josikaea* уходит с хорошо развитыми околоцветником, тычинками, зачатками плодолистиков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предыдущими исследованиями [16] показано, что у *S. josikaea*, в отличие от других видов сиреней, проявляется тенденция к увеличению периода формирования репродуктивных органов в течение двух вегетационных сезонов. У части соцветий и цветков осенью уже пройдены основные этапы органогенеза, в то же время отдельные генеративные почки уходят в зиму в стадии формирования осей соцветия. Именно такой особенностью развития авторы объясняют длительное цветение данного вида. В исследованиях И. Г. Пенкиной [16] показано, что род *Syringa* L. можно отнести к группе древесных растений, закладывающих генеративные органы в год, предшествующий цветению. При этом автор указывает, что *S. josikaea* в данном случае является исключением.

Исследования, проведенные в условиях арктического климата г. Мурманска, показали, что тенденция пролонгирования периода флорального органогенеза еще более усиливается при интродукции *S. josikaea* в условиях высоких широт. Заложение зачатков соцветий и цветков у сирени венгерской на широте г. Мурманска может происходить за год до цветения, тогда в состоянии зимнего покоя соцветия *S. josikaea* уходят с зачатками цветков разного уровня дифференциации: на ранних этапах развития – цветковые бугорки, зачатки чашелистиков, зачатки лепестков, на более поздних этапах органогенеза – с бугорками тычинок и плодолистиков, со сформированными цветками. Кроме того, дифференцировка осей соцветий и флоральный органогенез у *S. josikaea* могут начинаться весной, сразу после выхода из состояния зимнего покоя. При этом данный процесс происходит настолько активно, что за два – три месяца большая часть цветков в соцветии

достигает поздних этапов органогенеза. Это подтверждает уже известный факт, что у видов, успешно интродуцируемых в северных широтах, отмечается более интенсивная дифференциация органов цветка [16]. По видимому, выявленная асинхронность флорального органогенеза у растений сирени разных ценопопуляций является проявлением поливариантности развития, когда в экстремальных для вида климатических условиях реализуется его генетический потенциал и проявляется высокий уровень адаптивных реакций. Известно, что *S. josikaea* – реликтовый вид, в естественных условиях произрастающий в горных районах. В. Л. Комаров [12] предполагал, что *Syringa* L. является родом третичного периода, который в свое время был широко распространен в Старом Свете, в период повышенной геологической активности ареал рода был отнесен на юг. Согласно М. Г. Попову [19], виды рода *Syringa* L. росли в пребореальных мезотермальных лесах на северной окраине арктотретичной флоры, отступающих к югу под влиянием плейстоценового ледника. *S. josikaea* как вид сформировался в условиях континентального климата [17], ему свойственны высокая экологическая пластичность и устойчивость. По видимому, *S. josikaea* является видом, для которого характерна широкая норма реакции, что позволяет успешно

не только вегетировать, но и цвести в условиях полярного дня и низких температур на урбанизированных территориях арктического региона. Такая многовариантность развития уже выявлена у аборигенных видов растений Субарктики, когда под воздействием факторов среды, в частности температуры, в условиях высоких широт наблюдается поливариантное прохождение онтогенеза, что выражается в изменении продолжительности его этапов, разной скорости заложения органов, интенсивности ветвления и образования репродуктивных органов [2]. Для интродуцированных видов древесных растений в условиях арктической урбанизированной территории данные по поливариантности флорального органогенеза получены впервые.

В то же время результаты исследований вызывают ряд вопросов. В частности, с чем связана асинхронность в ходе репродуктивного развития *S. josikaea* в разных районах Мурманска? Возможно, причиной могут быть различный возраст исследуемых насаждений, различие микроклиматических условий и т. д. Для ответа на эти вопросы необходимы дальнейшие более детальные исследования флорального органогенеза древесных интродуцентов в условиях урбанизированных территорий Евро-Арктического региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Булыгин Н. Е. Дендрология. Л.: Агропромиздат, 1991. 352 с.
2. Василевская Н. В. Поливариантность онтогенетических процессов растений в условиях высоких широт. Мурманск: МГПУ, 2007. 230 с.
3. Василевская Н. В., Морозова Д. А. Тератоморфизм пыльцы *Syringa josikae* Jacq. при интродукции на урбанизированных территориях Российской Арктики // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 7–13.
4. Видякина А. А., Семенова М. В. Фенологические наблюдения за развитием вегетативных и генеративных органов *Syringa Josikae* Jacq. в различных районах г. Тюмени // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9. С. 142–145.
5. Герасимова А. А. Фенологический мониторинг древесно-кустарниковой растительности г. Тюмени: Дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2015. 273 с.
6. Гонтарь О. Б., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н., Коробейникова Н. М., Шлапак Е. П., Носатенко О. Ю. Мониторинг состояния древесных насаждений на некоторых объектах озеленения в центральной части города Мурманска // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. № 3 (2). Т. 15. С. 621–625.
7. Гонтарь О. Б., Жиров В. К., Казаков Л. А., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н. Зеленое строительство в городах Мурманской области. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2010. 292 с.
8. Гонтарь О. Б., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н., Жиров В. К. Этапы создания и анализ особенностей ассортимента декоративных древесных растений для оптимального озеленения урбанизированных территорий Крайнего Севера // Вестник МГТУ. 2011. Т. 14. № 3. С. 577–582.
9. Жакова С. Н. Репродуктивная биология некоторых видов и культиваров рода Сирень (*Syringa* L.): Дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2015. 196 с.
10. Жакова С. Н., Новоселова Л. В. Эмбриологические особенности строения и развития репродуктивных структур некоторых культиваров *Syringa vulgaris* L. // Вестник Оренбургского государственного университета. 2015. № 9 (184). С. 101–107.
11. Кирина И. Б. Особенности прохождения органогенеза у разных сортов жимолости // Достижения науки и техники АПК. 2010. № 8. С. 27–28.
12. Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.
13. Кочарян К. С. Эколого-экспериментальные основы зеленого строительства в крупных городах. М.: Наука, 2000. 184 с.
14. Лунева З. С., Михайлов Н. Л., Судакова Е. А. Сирень. М.: Агропромиздат, 1989. 256 с.
15. Мартынов Л. Г. Интродукция видов рода Сирень (*Syringa*) в условиях ботанического сада подзоны средней тайги // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2013. № 4. С. 25–31.
16. Пенкина И. Г. Сирени в Чуйской долине. Фрунзе: ИЛИМ, 1978. 56 с.
17. Полякова Н. В. Биологические особенности представителей рода *Syringa* L. при интродукции в Башкирском Предуралье: Дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2010. 188 с.
18. Полякова Н. В., Путенихин В. П. Цветение сиреней в Башкирском Предуралье // Известия Самарского НЦ РАН. 2010. № 1 (3). С. 801–803.

19. Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М.: МОИП, 1949. 303 с.
20. Селенина Е. А., Седенин Н. А., Захарова М. А. Адаптация устьичного аппарата у тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), сирени венгерской (*Syringa josikaea* Jacq. ex Rchb.) и яблони сибирской (*Malus baccata* (L.) Borkh.) к неблагоприятным условиям городской среды г. Красноярска // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 2011. Вып. 44. С. 98–105.
21. Яковлев Б. А. Климат Мурманска. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 107 с.
22. Balaj N., Haxhinosto L., Hasani F., Lushi I., Balaj F. The study of flowering shrubs (*Forsythia*, *Syringa*, *Cotoneaster*) cultivars in the environment architecture and urbane landscape // Research Journal of Agricultural Science. 2012. Vol. 44 (2). P. 145–151.
23. Brunson C., Comber L. Assessing the changing flowering date of the common lilac in North America: a random coefficient model approach // Geoinformatica. 2012. Vol. 16 (4). P. 675–690.
24. Dadpour M., Naghiloo S., Peighambaroust S., Panahirad S., Aliakbari M., Movafeghi A. Comparison of floral ontogeny in wild – type and double flowered phenotypes of *Syringa vulgaris* (Oleaceae) // Scientia Horticulturae. 2011. Vol. 127 (4). P. 535–541.
25. Densow B., Strzalkowska-Abramek M. Characteristics of blooming and pollen in flowers of two *Syringa* species (f. Oleaceae) // Acta Agrobotanica. 2013. Vol. 66 (4). P. 67–71.
26. Dîhoriu G., Negrean G. The Red Book of Vascular Plants of Romania // Romanian Journal of Biology. 2009. № 54 (1). P. 101–114.
27. Jedrzejuk A., Lukaszewska A. High temperatures applied at fall forcing disturb ovule development in *Syringa vulgaris* L. “Mme Florent Stepman” // Acta Physiologiae Plantarum. 2008. Vol. 30. Issue 5. P. 673–678.
28. Jedrzejuk A., Szlachetka W. Development of flower organs in common lilac (*Syringa vulgaris* L.) cv. Mme Florent Stepman // Acta Biologica Cracoviensia: Seris Botanica. 2005. Vol. 47. Issue 2. P. 41–52.
29. Lendvay B., Pedryc A., Holm M. Characterization of Nuclear Microsatellite Markers for the Narrow Endemic *Syringa josikaea* Jack. Fil ex Rchb. // Notulae Botanicae Horti Arrobotanici cluj – napoka. 2013. Vol. 41 (1). P. 301–305.
30. Naghiloo S., Dadpour M., Gholamreza E., Peter K. Comparative study of inflorescence development in Oleaceae // American Journal of Botany. 2013. Vol. 100 (4). P. 647–663.
31. Su G., Cao Y., Li C., Yu X., Tu P., Chai X. Photochemical and pharmacological progress on the genus *Syringa* // Chemistry Central Journal. 2015. Vol. 9 (2). P. 1–12.
32. Wang H., Ge Q., Da J., Tao Z. Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China // International Journal of Biometeorology. 2015. Vol. 59. Issue 8. P. 961–969.

Vasilevskaya N. V., Murmansk Arctic State University (Murmansk, Russian Federation)
Morozova D. A., Murmansk Arctic State University (Murmansk, Russian Federation)

DYNAMICS OF FLORAL ORGANOGENESIS OF *SYRINGA JOSIKAEA* JACQ. AT THE TIME OF INTRODUCTION IN CONDITIONS OF THE ARCTIC MURMANSK CLIMATE

Research data of the morpho-physiological analysis of the generative buds of *Syringa josikaea* Jacq., introduced in Murmansk, are presented. It is shown that in conditions of the Arctic climate the differentiation of axes of the inflorescence and organogenesis of flowers can occur both a year before flowering and in the spring period two or three months before its inception. The polyvariety of the floral organogenesis of the Hungarian lilac, growing in different districts of Murmansk has been revealed. Experimental data on the asynchronous processes of the lilac floral differentiation were first obtained in the Arctic.

Key words: *Syringa josikaea* Jacq., floral organogenesis, Arctic

REFERENCES

1. Bulygin N. E. *Dendrologiya* [Dendrology]. Leningrad, 1991. 352 p.
2. Vasilevskaya N. V. *Polivariantnost' ontogeneticheskikh protsessov rasteniy v usloviyakh vysokikh shirot* [The polivariety of the ontogenic processes of plants in high latitude conditions]. Murmansk, 2007. 230 p.
3. Vasilevskaya N. V., Morozova D. A. Teratomorphism of pollen of *Syringa josikaea* Jacq., introduced in the urbanized territories of the Russian Arctic [Teratomorfizm pyl'tsy *Syringa josikaea* Jacq. pri introduktsii na urbanizirovannykh territoriyakh Rossiyskoy Arktiki]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 8 (161). P. 7–13.
4. Vidyakina A. A., Semenova M. V. Phenological observations of the development of vegetative and generative organs of *Syringa josikaea* Jacq. in various parts of Tyumen [Fenologicheskie nablyudeniya za razvitiem vegetativnykh i generativnykh organov *Syringa Josikaea* Jacq. v razlichnykh rayonakh goroda Tyumeni]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2009. № 9. P. 142–145.
5. Gerasimova A. A. *Fenologicheskiy monitoring drevesno-kustarnikovoy rastitel'nosti goroda Tyumeni: Dis. ... kand. biol. nauk* [Phenological monitoring of tree and shrub vegetation in Tyumen. PhD. biol. sci. diss.]. Tyumen, 2015. 273 p.
6. Gontar O. B., Svyatkovskaya E. A., Trostenyuk N. N., Korobeinikova N. M., Shpak E. P., Nosatenko O. Yu. Monitoring of the condition of tree plantations on some landscaping objects in the central part of Murmansk city [Monitoring sostoyaniya drevesnykh nasazhdeniy na nekotorykh ob'ektakh ozeleneniya v tsentral'noy chasti goroda Murmansk]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Science]. 2013. Vol. 15. № 3 (2). P. 621–625.
7. Gontar O. B., Zhirov V. K., Kazakov L. A., Svyatkovskaya E. A., Trostenyuk N. N. *Zelenoe stroitel'stvo v gorodakh Murmanskoy oblasti* [Green construction in the cities of the Murmansk region]. Apatity, 2010. 292 p.
8. Gontar O. B., Svyatkovskaya E. A., Trostenyuk N. N., Zhirov V. K. Stages of creation and analysis of the peculiarities of the assortment of ornamental woody plants for optimal landscaping of the urbanized territories of the Far North [Etapy sozdaniya i analiz osobennostey assortimenta dekorativnykh drevesnykh rasteniy dlya optimal'nogo ozeleneniya urbanizirovannykh territoriy Kraynego Severa]. *Vestnik MGTU*. 2011. Vol. 14. № 3. P. 577–582.

9. Zhakova S. N. *Reproduktivnaya biologiya nekotorykh vidov i kul'tivarov roda Siren (Syringa L.)*: Dis. ... kand. biol. nauk [Reproductive biology of some species and cultivars of the genus Lilac (*Syringa L.*). PhD. biol. sci. diss.]. Perm, 2015. 196 p.
10. Zhakova S. N., Novoselova L. V. Embryological features of the structure and development of ovules and embryo sacs of some species *Syringa L.* [Embriologicheskie osobennosti stroeniya i razvitiya semyazchatkov i zarodyshevykh meshkov nekotorykh vidov *Syringa L.*]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2015. № 9 (184). С. 101–107.
11. Kirina I. B. Features of the passage of organogenesis in different varieties of honeysuckle [Osobennosti prokhozheniya organogeneza u raznykh sortov zhimolosti]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*. 2010. № 8. С. 27–28.
12. Komarov V. L. *Uchenie o vide u rasteniy* [The doctrine of the species in plants]. Moscow, Leningrad, 1940. 212 p.
13. Kocharyan K. S. *Ekologo-eksperimental'nye osnovy zelenogo stroitel'stva v krupnykh gorodakh* [Ecological and experimental basis of green building in large cities]. Moscow, 2000. 184 p.
14. Luneva Z. S., Mikhailov N. L., Sudakova E. A. *Siren'* [Lilac]. Moscow, 1989. 256 p.
15. Martynov L. G. The introduction of species of the genus Lilac (*Syringa*) in the conditions of the botanical garden of the subzone of the middle taiga [Introduktsiya vidov roda Siren' (*Syringa*) v usloviyakh botanicheskogo sada podzony sredney taygi]. *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*. 2013. № 4. P. 25–31.
16. Penkina I. G. *Sireni v Chuyskoy doline* [Lilacs in the Chui Valley]. Frunze, 1978. 56 p.
17. Polyakova N. V. *Biologicheskie osobennosti predstaviteley roda Syringa L. pri introduktsii v Bashkirskom Predural'e*: Dis. ... kand. biol. nauk [Biological features of representatives of the genus *Syringa L.* at introduction in the Bashkir Preduralie: PhD. biol. sci. diss.]. Ufa, 2010. 188 p.
18. Polyakova N. V., Putenichin V. P. Blossoming of lilacs in the Bashkir Preduralye [Tsvetenie sireney v Bashkirskom Predural'e]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Science]. 2010. № 1 (3). С. 801–803.
19. Popov M. G. *Ocherk rastiitel'nosti i flory Karpat* [Essay of the vegetation and flora of the Carpathians]. Moscow, 1949. 303 p.
20. Selenina E. A., Selenin N. A., Zakharova M. A. Adaptation of the stomatal apparatus in poplar balsam (*Populus balsamifera L.*), lilac Hungarian (*Syringa josikaea Jacq. ex Rchb.*) and apple Siberian (*Malus baccata (L.) Borkh.*) to unfavorable urban environment in Krasnoyarsk [Adaptatsiya ust'ichnogo apparata y topolya bal'zamicheskogo (*Populus balsamifera L.*), sireni vengerskoy (*Syringa josikaea Jacq. ex Rchb.*) i yabloni sibirskoy (*Malus baccata (L.) Borkh.*) k neblagopriyatnym usloviyam gorodskoy sredy]. *Vestnik Irkutskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*. 2011. Vol. 44. P. 98–105.
21. Yakovlev B. A. *Klimat Murmanska* [Climate of Murmansk]. Leningrad, 1972. 107 p.
22. Balaj N., Haxhinosto L., Hasani F., Lushi I., Balaj F. The study of flowering shrubs (*Forsythia*, *Syringa*, *Cotoneaster*) cultivars in the environment architecture and urbane landscape // *Research Journal of Agricultural Science*. 2012. Vol. 44 (2). P. 145–151.
23. Brunsdon C., Comber L. Assessing the changing flowering date of the common lilac in North America: a random coefficient model approach // *Geoinformatica*. 2012. Vol. 16 (4). P. 675–690.
24. Dadpour M., Naghiloo S., Peighambaroust S., Panahirad S., Aliakbari M., Movafeghi A. Comparison of floral ontogeny in wild – type and double flowered phenotypes of *Syringa vulgaris (Oleaceae)* // *Scientia Horticulturae*. 2011. Vol. 127 (4). P. 535–541.
25. Densow B., Strzalkowska – Abramek M. Characteristics of blooming and pollen in flowers of two *Syringa* species (f. Oleaceae) // *Acta Agrobotanica*. 2013. Vol. 66 (4). P. 67–71.
26. Dihoru G., Negrean G. The Red Book of Vascular Plants of Romania // *Romanian Journal of Biology*. 2009. № 54 (1). P. 101–114.
27. Jedrzejuk A., Lukaszewska A. High temperatures applied at fall forcing disturb ovule development in *Syringa vulgaris L.* “Mme Florent Stepman” // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2008. Vol. 30. Issue 5. P. 673–678.
28. Jedrzejuk A., Szlachetka W. Development of flower organs in common lilac (*Syringa vulgaris L.*) cv. Mme Florent Stepman // *Acta Biologica Cracoviensia: Seris Botanica*. 2005. Vol. 47. Issue 2. P. 41–52.
29. Lendvay B., Pedryc A., Holm M. Characterization of Nuclear Microsatellite Markers for the Narrow Endemic *Syringa josikae* Jack. Fil ex Rchb. // *Notulae Botanicae Horti Arbotanici cluj – napoka*. 2013. Vol. 41 (1). P. 301–305.
30. Naghiloo S., Dadpour M., Gholamreza E., Peter K. Comparative study of inflorescence development in Oleaceae // *American Journal of Botany* 2013. Vol. 100 (4). P. 647–663.
31. Su G., Cao Y., Li C., Yu X., Tu P., Chai X. Photochemical and pharmacological progress on the genus *Syringa* // *Chemistry Central Journal*. 2015. Vol. 9 (2). P. 1–12.
32. Wang H., Ge Q., Da J., Tao Z. Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China // *International Journal of Biometeorology*. 2015. Vol. 59. Issue 8. P. 961–969.

Поступила в редакцию 19.04.2017

ТАТЬЯНА АЛЕКСЕЕВНА ДАНИЛОВА

кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела производства и переработки продукции растениеводства, Северо-Западный центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
danilovata2@bk.ru

ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА ПАСЫНКОВА

доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела производства и переработки продукции растениеводства, Северо-Западный центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
pasynkova.elena@gmail.com

МИХАИЛ ВАДИМОВИЧ АРХИПОВ

доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник отдела производства и переработки продукции растениеводства, Северо-Западный центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
szcentr@bk.ru

СВЕТЛАНА МИХАЙЛОВНА СИНИЦЫНА

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, старший научный сотрудник отдела производства и переработки продукции растениеводства, Северо-Западный центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
smsin@bk.ru

ЮРИЙ АЛЕКСЕЕВИЧ ТЮКАЛОВ

кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник отдела производства и переработки продукции растениеводства, Северо-Западный центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
yuiat@mail.ru

НАУЧНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ МЕРОПРИЯТИЙ ПО ПОВЫШЕНИЮ ПЛОДОРОДИЯ ЗЕМЕЛЬ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

Земля была и остается главным средством производства в сельском хозяйстве. От ее количества и уровня плодородия зависит продовольственная независимость стран и регионов, благосостояние населения. Таким образом, проблема сохранения и повышения плодородия почвы является очень актуальной, поскольку она имеет непосредственное отношение к продуктивности выращиваемых культур и, следовательно, определяет возможность создания условий для импортозамещения продовольствия в нашей стране. В настоящее время работа по сохранению почвенного плодородия сведена на нет: не ведутся работы по осушению, известкованию, снижено применение органических и минеральных удобрений. В статье отражены основные результаты научных достижений по проблемам повышения и воспроизводства плодородия почв. Представлен перечень новейших приемов, препаратов, удобрений, созданных в последние годы учеными Северо-Западного региона России. Предложены пути преодоления ситуации, сложившейся в сельскохозяйственном производстве, связанные с совершенствованием научного обеспечения проблем земледелия, углублением фундаментальности исследований и объединением усилий научных учреждений РАН и вузов региона.

Ключевые слова: Северо-Западный регион, научное обеспечение сельскохозяйственного производства, воспроизводство плодородия почв

Государственной программой развития сельского хозяйства и регулирования рынков сельскохозяйственной продукции, сырья и продовольствия на 2013–2020 годы определены основные направления развития отрасли, реализующие Доктрину продовольственной безо-

пасности страны. В их число входят: повышение почвенного плодородия и продуктивности культур, расширение посевов сельскохозяйственных культур за счет неиспользуемых пахотных земель, воспроизводство агроресурсного потенциала, структурно-технологическая модернизация

агропромышленного комплекса (АПК) и др. [2], [3], [4], [9]. Однако объемы выполнения агрохимических работ в настоящее время продолжают оставаться на низком уровне. Среднегодовое применение органических удобрений на 1 га посевной площади в Российской Федерации (РФ) и Северо-Западном федеральном округе (СЗФО) составляет 0,8 и 3,3 т/га, минеральных удобрений – 2,5 и 33 кг/га д. в. соответственно¹. Это с трудом покрывает не более 3–5 и 18–20 % от выноса биогенных элементов из почвы.

В современных условиях ведения сельскохозяйственного производства при недостатке материальных и финансовых ресурсов земледельцы практически отказались от применения известковых материалов, фосфорных и калийных удобрений, сконцентрировав производство на более плодородных хорошо- и среднеокультуренных почвах с высокой эффективностью азотных удобрений [11], [25]. В результате продолжается процесс выведения пахотных земель из сельскохозяйственного оборота и наблюдается усиление не только явных, но и скрытых деградационных процессов [3], [10], [23]. Фиксируется выраженное увеличение доли средне- и сильнокислых почв до 40–45 %, слабо обеспеченных подвижным калием – до 30–34 %, органическим веществом – до 57–60 %. Между тем воспроизводство эффективного плодородия почв сельскохозяйственных угодий является важным фактором не только сохранения экологической устойчивости агроландшафтов и успешного развития отраслей агропромышленного комплекса Северо-Западного региона РФ, но и решения проблемы продовольственной безопасности населения в целом [3], [9].

В этой связи развитие научно-практических основ систем воспроизводства плодородия зональных почв является одним из главных направлений исследований в области земледелия [9]. В условиях региона направленное регулирование почвенного плодородия осуществляется путем оптимизации структуры севооборотов, посева многолетних бобовых трав, а также весьма затратных мероприятий по мелиорации, известкованию, применению органических, минеральных и микробиологических удобрений и др. [8], [12].

Научное обеспечение мероприятий по повышению плодородия почв Северо-Западного региона РФ на современном этапе осуществляется учреждениями Отделения сельскохозяйственных наук РАН в рамках выполнения Программы фундаментальных и поисковых научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 годы по проблеме 142 «Фундаментальные основы создания систем земледелия и агротехнологий нового поколения, с целью сохранения и воспроизводства почвенного плодородия, эффективного использования природно-ресурсного потенциала агроландшафтов и производства

заданного количества и качества сельскохозяйственной продукции». В этом направлении научными учреждениями региона продолжены исследования по разработке и совершенствованию научных основ информационного обеспечения мониторинга плодородия земель сельскохозяйственного назначения, систем применения удобрений, поиску и обоснованию элементов биологизации в воспроизводстве почвенного плодородия, разработке и применению новых, а также местных удобрительных материалов².

Агрофизическим научно-исследовательским институтом (АФИ) и Северо-Западным центром междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения (СЗЦППО), координирующими региональные исследования по данному направлению, только за последние годы разработаны и созданы:

- приборы, методы, программы, структуры баз данных проведения мониторинга плодородия сельскохозяйственных земель с использованием геоинформационных технологий, обеспечивающие высокую точность и эффективность информационного сопровождения [13], [14], [26], [35];
- методика эффективного использования природно-ресурсного потенциала, учитывающая закономерности динамики и трансформации веществ в системе «почва – посев (агроценоз) – атмосфера» для комплексного решения задач по производству растениеводческой продукции, кормов и воспроизводству плодородия почвы [2], [3], [15], [27];
- оптимальная структура землепользования с применением современных геоинформационных технологий, позволяющая рационально использовать земельные ресурсы на Северо-Западе РФ с учетом природных условий и хозяйственного потенциала сельскохозяйственных предприятий [2], [3], [27];
- методология выявления пространственной неоднородности фитосанитарного состояния посевов с использованием физико-технической базы точного земледелия, используемая для дифференцированного применения средств защиты растений [31];
- научные и практические основы точных систем применения удобрений и воспроизводства почвенного плодородия, пространственно дифференцированных технологий окультуривания дерново-подзолистых почв, обеспечивающие формирование модельных параметров плодородия по величине и пространственной пестроте, успешно апробированные в Меньковском филиале АФИ, крестьянском хозяйстве «Прометей» Псковской области и осваиваемые в хозяйствах Ленинградской области [16], [20];
- методология автоматизированного проектирования технологий производства расте-

ниеводческой продукции в системе точного земледелия для обеспечения системного подхода к построению процесса проектирования и адаптации технологий производства в пределах хозяйствующего субъекта [33], [34];

- новые виды известковых мелиорантов из традиционного сырья и промышленных отходов, обеспечивающие снижение затрат на известкование в 1,7–2,3 раза [8], [17], [22];
- новые виды органических и органоминеральных удобрений, в том числе на основе сапропелей и птичьего помета, регулярное применение которых позволяет компенсировать продуктивные и непродуктивные потери биогенных элементов, корректировать мероприятия по воспроизводству плодородия почв, получению нормативно чистой растениеводческой продукции и сохранять экологическую устойчивость агроэкосистем [8], [17], [18].

По результатам исследований, направленных на утилизацию отходов животноводческих ферм и комплексов, Всероссийским НИИ сельскохозяйственной микробиологии (ВНИИСХМ) разработаны два микробных удобрения для использования в АПК: «Бамил» (отход свинокомплексов с гидросмывной системой удаления навоза) и «Омуг» (отход птицефабрик с подстилочным содержанием помета) [5], [6]. Создан биопрепарат «БАРКОН» для гумификации растительных остатков зерновых культур, и разработан способ его применения в целях воспроизводства органического вещества и сохранения функциональных свойств почв в агроценозах, а также издано методическое руководство по применению микробиологического удобрения комплексного действия «Бисолбимикс», обеспечивающего повышение продуктивности растений на основе взаимодействия с резидентной почвенной микрофлорой [24], [30]. Институтом продолжается разработка новых биотехнологий использования микробного потенциала агроценозов, повышающих плодородие почв, а также урожайность и качество сельскохозяйственных культур на 15–20 %. В частности, создана новая модель метагеномного анализа почвенных микробных сообществ (микробиомов), определяющих формирование плодородия почв и продуктивность возделываемых культур, для оценки почвообразовательных процессов в техногенно нарушенных почвах, разработки методов мониторинга микробиологических процессов в них и обоснования приемов восстановления их плодородия [1].

Региональными научными учреждениями РАН проводится мониторинг состояния основных параметров плодородия пахотных угодий на основании данных агрохимической службы, разрабатываются приемы и технологии повышения плодородия почв. В частности, в Ленинградском НИИСХ «Белогорка» на базе данных многолетних полевых экспериментов совершенствуются

научные основы известкования и применения минеральных удобрений [19], [32]. В Псковском, Калининградском и Новгородском НИИСХ разрабатываются научно-практические основы биологизации систем применения удобрений, включающие адаптацию структуры севооборотов к конкретным почвенно-климатическим и производственным условиям региона и комплексное использование органических, минеральных и микробиологических удобрений [7], [28], [29]. В Архангельском НИИСХ успешно апробируются новые энергетические методы для оценки уровня и ресурсного потенциала плодородия почв, а также системы его восстановления на мелиорированных землях Европейского Севера РФ [21].

Несмотря на то что выполняемый значительный объем научных исследований характеризуется актуальностью и новизной, дальнейшее их совершенствование сдерживается дефицитом высококвалифицированных молодых кадров. Кроме того, при недостаточном материально-техническом обеспечении научно-исследовательских работ по воспроизводству почвенного плодородия, особенно в региональных научных учреждениях, имеют место не соответствующие значению проблемы уровень и глубина проводимых исследований. На фоне снижения уровня взаимодействия научных учреждений РАН с агрономическими службами агропромышленного комплекса (АПК) региона и отдельных хозяйств наблюдается недостаточная публикационная активность исследователей как в рецензируемых изданиях, так и в региональных и местных средствах массовой информации.

Исходя из вышеизложенного и в целях повышения практической результативности научных исследований в области воспроизводства плодородия почв, целесообразно сконцентрировать усилия научных учреждений РАН и вузов Северо-Запада РФ на решении следующих научных и организационных задач:

1. Продолжить совершенствование взаимодействия с региональными органами управления АПК по проблемам формирования и сохранения плодородия почв сельскохозяйственных угодий, информационно-технического, научно-методического, нормативного и ресурсного обеспечения систем воспроизводства почв, а также развития биологического и энергетического направлений оценки уровня эффективного плодородия зональных почв.

2. Активизировать научные исследования в направлении развития научно-практических основ и разработки ресурсосберегающих технологий использования местных удобрительных материалов с участием региональных предприятий, эффективно работающих в этом направлении.

3. Повысить публикационную активность ученых региона и усилить работу по пропаганде научных достижений, в том числе в местных средствах массовой информации, в вопросах оценки состояния и прогнозирования динамики плодородия почв и, прежде всего,

активно используемых сельскохозяйственных угодий.

4. Принять действенные меры к укреплению научного кадрового потенциала и материально-технического обеспечения исследований по вопросам воспроизводства почв.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Агропромышленный комплекс России в 2015 году. М.: МСХ РФ, 2016. 702 с.

² Основные итоги работы Северо-Западного регионального научного центра Российской академии сельскохозяйственных наук за 2013 год. СПб.; Пушкин: СЗРНИ Россельхозакадемии, 2014. 115 с.; Отчет отделения сельскохозяйственных наук РАН о выполнении фундаментальных и поисковых научных исследований в 2014–2016 гг. М.: ОСХН РАН, 2017. 288 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андронов Е. Е., Иванова Е. А., Першина Е. В., Орлова О. В., Круглов Ю. В., Белимов А. А., Тихонович И. А. Анализ показателей почвенного микробиома в процессах, связанных с почвообразованием, трансформацией органического вещества и тонкой регуляции вегетационных процессов // Бюллетень Почвенного института им. В. В. Докучаева. 2015. № 80. С. 83–94.
2. Архипов М. В., Иванов А. И., Сеницына С. М., Данилова Т. А., Федорова З. Л., Тюкалов Ю. А., Сухопаров А. И., Перекопский А. Н., Чекарчев О. П. Методологические и информационно-технологические основы развития кормопроизводства в Северо-Западном регионе РФ. СПб.; Пушкин, 2015. 184 с.
3. Архипов М. В., Иванов А. И., Данилова Т. А., Сеницына С. М., Тюкалов Ю. А., Пасынкова Е. Н. Оценка биопотенциала производства продовольствия в Северо-Западном регионе России. СПб.; Пушкин, 2016. 136 с.
4. Архипов М. В., Данилова Т. А., Сеницына С. М. Состояние и перспективы развития зерновой отрасли в Северо-Западном федеральном округе РФ // Научное обеспечение развития производства зерна на Северо-Западе России. СПб., 2014. С. 4–15.
5. Архипченко И. А. Особенности использования отходов животноводства для получения микробных удобрений. Инновационные аспекты рынка // Проблемы рекультивации отходов быта, промышленного и сельскохозяйственного производства: IV Международная научная экологическая конференция. Краснодар, 2015. С. 203–209.
6. Архипченко И. А. Активный ил свиномкомплексов как основа для получения микробного удобрения Бамил // Экология и промышленность России. 2011. № 4. С. 36–39.
7. Буянкин Н. И., Красноперов А. Г. Летние посевы средообразующих культур, их значение и место в севооборотах Калининградской области // Зернобобовые и крупяные культуры. 2016. № 4 (20). С. 108–116.
8. Витковская С. Е. Твердые бытовые отходы: антропогенное звено биологического круговорота. СПб.: АФИ, 2012. 132 с.
9. Иванов А. Л., Завалин А. А. Приоритеты развития научного земледелия в России // Пути совершенствования агротехнологий на Северо-Западе России. Псков, 2010. С. 9–22.
10. Иванов А. И., Воробьев В. А., Иванова Ж. А. Современные деградационные процессы в хорошо окультуренных дерново-подзолистых почвах // Проблемы агрохимии и экологии. 2015. № 3. С. 15–19.
11. Иванов А. И., Иванова Ж. А., Воробьев В. А., Цыганова Н. А. Агроэкологические последствия длительного применения дефицитных систем удобрения на хорошо окультуренных дерново-подзолистых почвах // Агрохимия. 2016. № 4. С. 10–17.
12. Иванов А. И., Иванов А. И., Цыганова Н. А. Изменение свойств подзолистых и дерново-подзолистых почв на песчаных породах при окультуривании // Почвоведение. 2004. № 4. Р. 489–499.
13. Иванов А. И., Лекомцев П. В. Методология мониторинга неоднородности состояния мелиорированных земель на основе развития физико-технической базы адаптивно-ландшафтного земледелия. СПб.: Изд. АФИ, 2013. 56 с.
14. Иванов А. И., Конашенков А. А., Хомяков Ю. В., Фоменко Т. Г., Федькин И. А. Оценка параметров пространственной неоднородности показателей плодородия дерново-подзолистых почв // Агрохимия. 2014. № 2. С. 39–49.
15. Иванов А. И., Конашенков А. А., Иванова Ж. А., Воробьев В. А., Фесенко М. А., Данилова Т. А., Филиппов П. А. Агротехнические аспекты реализации биоклиматического потенциала Северо-Запада России // Агрофизика. 2016. № 2. С. 35–44.
16. Иванов А. И., Конашенков А. А. Методико-технологические аспекты и результаты оценки точных систем внесения удобрения // Сельскохозяйственные машины и технологии. 2014. № 3. С. 20–24.
17. Иванов А. И., Иванов И. А., Надточий И. А., Сорокина И. Ю. Оценка мелиорирующего эффекта сапропелевых удобрений на загрязненных кадмием дерново-подзолистых почвах // Агрохимия. 2008. № 2. С. 77–85.
18. Иванов А. И., Иванова Ж. А., Фрейдкин И. А. Воспроизводство плодородия дерново-подзолистых почв с использованием нового органоминерального удобрения // Плодородие. 2014. № 6 (81). С. 20–22.
19. Кокорина А. Л., Яковлева Л. В., Лобзова Г. А. Закономерности действия известкования и длительного применения минеральных и органических удобрений на органическое вещество дерново-подзолистых почв // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. 2013. № 32. С. 51–56.
20. Конашенков А. А. Научное обоснование систем удобрения для прецизионного применения в условиях Северо-Запада России: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб., 2014. 40 с.
21. Лагутина Т. Б., Попова Л. А. Повышение продукционного потенциала мелиорированных агродерновых аллювиальных почв Архангельской области // Мелиорация и водное хозяйство. 2015. № 6. С. 27–30.
22. Литвинович А. В., Павлова О. Ю., Лаврищев А. В., Витковская С. Е. Экологические аспекты известкования почв конверсионным мелом // Плодородие. 2005. № 1. С. 23–26.

23. Проблемы деградации и восстановления продуктивности земель сельскохозяйственного назначения в России. М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2008. 372 с.
24. Русакова И. В., Воробьев Н. И. Использование биопрепарата Баркон для инокулирования соломы, применяемой в качестве удобрения // Достижения науки и техники АПК. 2011. № 8. С. 25–28.
25. Рысев М. Н., Шайкова Т. В., Волкова Е. С. Пути повышения плодородия дерново-подзолистых почв в условиях Псковской области // Пути совершенствования агротехнологий на Северо-Западе России. Псков, 2010. С. 46–51.
26. Сидорова В. А., Жуковский Е. Е., Лекомцев П. В., Якушев В. В. Геоэкономический анализ характеристик почв и урожайности в полевом опыте по точному земледелию // Почвоведение. 2012. № 8. С. 879–885.
27. Суханов П. А. Научные основы оценки и управления агроэкономическим потенциалом региона (на примере Ленинградской области): Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб., 2013. 56 с.
28. Тиранова Л. В., Тиранов А. Б. Инновационные элементы технологий в севообороте для создания базы данных по проектированию агротехнологий зернобобовых в условиях Новгородской области // Аграрная Россия. 2016. № 10. С. 2–5.
29. Федотова Е. Н., Рысев М. Н., Волкова Е. С., Кусткова Т. А. Влияние длительного применения удобрений в севообороте со льном-долгунцом на плодородие дерново-подзолистой почвы и продуктивность севооборота // Известия Великолукской государственной сельскохозяйственной академии. 2016. № 4. С. 8–18.
30. Чеботарь В. К. Комплексное микробное удобрение «Бисолбимикс»: фундаментальные основы, способы производства и применения, назначение. СПб.: Реноме, 2015. 239 с.
31. Шпанев А. М., Лекомцев П. В., Петрушин А. Ф., Смуков В. В. Методика фитосанитарного мониторинга агроландшафтов с использованием физико-технической базы точного земледелия. СПб.: ФГБНУ АФИ, 2017. 32 с.
32. Яковлева Л. В., Небольсина З. П., Лобзева Г. А., Николаев И. Н., Левин А. В. Закономерности влияния кислотно-основных свойств почвы на урожайность сельскохозяйственных культур // Проблемы развития и научное обеспечение агропромышленного комплекса Северо-Восточных регионов Европейской части России: Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Сыктывкар, 2015. С. 55–60.
33. Якушев В. В. Точное земледелие: теория и практика. СПб.: ФГБНУ АФИ, 2016. 364 с.
34. Якушев В. П., Лекомцев П. В., Петрушин А. Ф. Точное земледелие: опыт применения и потенциал развития // Информация и космос. 2014. № 3. С. 50–56.
35. Якушев В. П., Лекомцев П. В., Матвеев Д. А., Петрушин А. Ф., Якушев В. В. Применение дистанционного зондирования в системе точного земледелия // Вестник Российской сельскохозяйственной науки. 2015. № 1. С. 23–25.

Danilova T. A., North-West Centre of Interdisciplinary Researches of Problems of Food Maintenance
(St. Petersburg, Russian Federation)

Pasynkova E. N., North-West Centre of Interdisciplinary Researches of Problems of Food Maintenance
(St. Petersburg, Russian Federation)

Arkhipov M. V., North-West Centre of Interdisciplinary Researches of Problems of Food Maintenance
(St. Petersburg, Russian Federation)

Sinitsyna S. M., North-West Centre of Interdisciplinary Researches of Problems of Food Maintenance
(St. Petersburg, Russian Federation)

Tyukalov Yu. A., North-West Centre of Interdisciplinary Researches of Problems of Food Maintenance
(St. Petersburg, Russian Federation)

SCIENTIFIC SUPPORT TO IMPROVE FERTILITY OF THE NORTH-WESTERN LANDS OF RUSSIA

The land was and still remains the main means of production in agriculture. From its quantity and fertility depends food independence of countries and regions, and welfare of the population. Therefore, the issue of preserving and improving soil fertility is very relevant, since it is directly related to the productivity of farmed crops and; therefore, determines the possibility of creating conditions for import substitution of food in our country. At present, the work on the problem of soil fertility conservation is reduced to nothing: there is no work on drainage and liming; the use of organic and mineral fertilizers is reduced. The article reflects the main results of the latest scientific achievements on the problems of enlargement and reproduction of soil fertility. The study presents a list of the latest methods, preparations, and fertilizers developed by the scientists of the North-Western region of Russia. The ways to overcome the situation in agricultural production, related to the improvement of scientific support of farming problems, extension of fundamental scientific research and combination of the efforts of scientific institutions of the RAS and universities in the region are proposed.

Key words: The North-Western region, scientific support of agricultural production, restoration of soil fertility

REFERENCES

1. Andronov E. E., Ivanova E. A., Pershina E. V., Orlova O. V., Kruglov Yu. V., Belimov A. A., Tikhonovich I. A. Analysis of soil microbiome indicators in the processes of soil formation, organic matter transformation and processes involved with fine regulations of vegetative processes [Analiz pokazateley pochvennogo mikrobioma v protsessakh, svyazannykh s pochvoobrazovaniem, transformatsiey organicheskogo veshchestva i tonkoy regulatsii vegetatsionnykh protsessov]. *Byulleten' Pochvennogo instituta im. V. V. Dokuchaeva*. 2015. № 80. P. 83–94.
2. Arkhipov M. V., Ivanov A. I., Sinitsyna S. M., Danilova T. A., Fedorova Z. L., Tyukalov Yu. A., Suhoparov A. I., Perekop A. N., Chekmarev O. P. *Metodologicheskie i informatsionno-tekhnologicheskie osnovy razvitiya kormoproizvodstva v Severo-Zapadnom regione RF* [Methodological and information-technological bases for the development of feed production in the North-West region of the Russian Federation]. St. Petersburg, Pushkin, 2015. 184 p.

3. Arkhipov M. V., Ivanov A. I., Danilova T. A., Sinitsyna S. M., Tyukalov Yu. A., Pasyukova E. N. *Otsenka biopotsentsiala proizvodstva prodovol'stviya v Severo-Zapadnom regione Rossii* [Assessment of the biopotential of food production in the North-West region of Russia]. St. Petersburg, Pushkin, 2016. 136 p.
4. Arkhipov M. V., Ivanov A. I., Danilova T. A., Sinitsyna S. M. The State and Prospects for the Development of Grain Industry in the North-West Federal District of the Russian Federation [Sostoyanie i perspektivy razvitiya zernovoy otrasli v Severo-Zapadnom federal'nom okruge RF]. *Nauchnoe obespechenie razvitiya proizvodstva zerna na Severo-Zapade Rossii*. St. Petersburg, Pushkin, 2014. P. 4–15.
5. Arkhipchenko I. A. Peculiarities of using farm animal wastes for production of microbial fertilizers: Innovative aspects of the market [Osobennosti ispol'zovaniya otkhodov zhivotnovodstva dlya polucheniya mikrobnnykh udobreniy. Innovatsionnye aspekty rynka]. *Problemy rekul'tivatsii otkhodov byta, promyshlennogo i sel'skokhozyaystvennogo proizvodstva: IV Mezhdunarodnaya nauchnaya ekologicheskaya konferentsiya*. Krasnodar, 2015. P. 203–209.
6. Arkhipchenko I. A. Active Silt from Pig-Farm Complexes as a Basis for Bamil Microbial Fertilizers [Aktivnyy il svinokompleksov kak osnova dlya polucheniya mikrobnogo udobreniya Bamil]. *Ekologiya i promyshlennost' Rossii*. 2011. № 4. P. 36–39.
7. Buyankin N. I., Krasnoperov A. G. Summer crops of habitat-forming cultures, their importance and place in the crop rotations of Kaliningrad region [Letnie posevy sredobrazuyushchikh kul'tur, ikh znachenie i mesto v sevooborotakh Kaliningradskoy oblasti]. *Zernobobovye i krupnyane kul'tury*. 2016. № 4 (20). P. 108–116.
8. Vitkovskaya S. E. *Tverdye bytovye otkhody: antropogennoe zveno biologicheskogo krugovorota* [Solid household wastes: the anthropogenic element of the biological cycle]. St. Petersburg, 2012. 132 p.
9. Ivanov A. L., Zavalin A. A. Priorities for the development of scientific farming in Russia [Prioritety razvitiya nauchnogo zemledeliya v Rossii]. *Puti sovershenstvovaniya agrotekhnologii na Severo-Zapade Rossii*. Pskov, 2010. P. 9–22.
10. Ivanov A. I., Vorobyov V. A., Ivanova J. A. Modern degradation processes in well-cultivated sod-podzolic soils [Sovremennyye degradatsionnye protsessy v khorosho okul'turenykh dernovo-podzolistykh pochvakh]. *Problemy agrokhimii i ekologii*. 2015. № 3. P. 15–19.
11. Ivanov A. I., Ivanova J. A., Vorobyov V. A., Tsyganova N. A. The Agri-environmental consequences of the long-term use of scarce systems of fertilizer on well-cultivated soddy-podzolic soils [Agroekologicheskie posledstviya dlitel'nogo primeneniya defitsitnykh sistem udobreniya na khorosho okul'turenykh dernovo-podzolistykh pochvakh]. *Agrokhimiya*. 2016. № 4. P. 10–17.
12. Ivanov I. A., Ivanov A. I., Tsyganova N. A. Changes in properties of sandy podzolic and soddy-podzolic soils under the impact of cultivation [Izmenenie svoystv podzolistykh i dernovo-podzolistykh pochv na peschanykh porodakh pri okul'turivani]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Science]. 2004. № 4. C. 489–499.
13. Ivanov A. I., Lekomtsev P. V. *Metodologiya monitoringa neodnorodnosti sostoyaniya meliorirovannykh zemel' na osnove razvitiya fiziko-tekhnicheskoy bazy adaptivno-landshaftnogo zemledeliya* [Methodology for monitoring the state of heterogeneity for reclaimed lands on the basis of the development of the physical and technical basis of adaptive landscape agriculture]. St. Petersburg, 2013. 56 p.
14. Ivanov A. I., Konashenkov A. A., Khomyakov Yu. V., Fomenko T. G., Fed'kin I. A. Estimation of the spatial variability of soil fertility [Otsenka parametrov prostranstvennoy neodnorodnosti pokazateley plodorodiya dernovo-podzolistykh pochv]. *Agrokhimiya*. 2014. № 2. P. 39–49.
15. Ivanov A. I., Konashenkov A. A., Ivanova J. A., Vorobiev V. A., Fesenko M. A., Danilova T. A., Filippov P. A. Agrotechnical aspects of bioclimatic potential implementation for the North-Western region of Russia [Agrotekhnicheskie aspekty realizatsii bioklimaticheskogo potentsiala Severo-Zapada Rossii]. *Agrofizika*. 2016. № 2. P. 35–44.
16. Ivanov A. I., Konashenkov A. A. Methodological and technological aspects and results of the assessment of precise systems of fertilizers' application [Metodiko-tekhnologicheskie aspekty i rezul'taty otsenki tochnykh sistem vneseniya udobreniya]. *Sel'skokhozyaystvennyye mashiny i tekhnologii*. 2014. № 3. P. 20–24.
17. Ivanov A. I., Ivanov I. A., Nadochii I. A., Sorokina I. Yu. Estimation of the meliorating effect of sapropelic fertilizers on cadmium contaminated sod-podzolic soils [Otsenka melioriruyushchego efekta sapropelevykh udobreniy na zagryaznennykh kadmiiem dernovo-podzolistykh pochvakh]. *Agrokhimiya*. 2008. № 2. P. 77–85.
18. Ivanov A. I., Ivanova Zh. A., Freidkin I. A. Reproduction of fertility of soddy-podzolic soils using a new organomineral fertilizer [Vosproizvodstvo plodorodiya dernovo-podzolistykh pochv s ispol'zovaniem novogo organomineral'nogo udobreniya]. *Plodorodie*. 2014. № 6 (81). P. 20–22.
19. Kokorin A. L., Yakovleva L. V., Lobzeva G. A. Regularities of the action of liming and the prolonged use of mineral and organic fertilizers on the organic matter of sod-podzolic soils [Zakonomernosti deystviya izvestkovaniya i dlitel'nogo primeneniya mineral'nykh i organicheskikh udobreniy na organicheskoe veshchestvo dernovo-podzolistykh pochv]. *Izvestiya Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2013. № 32. P. 51–56.
20. Konashenkov A. A. *Nauchnoe obosnovanie sistem udobreniya dlya pretsizionnogo primeneniya v usloviyakh Severo-Zapada Rossii: Avtoref. dis. ... d-ra s.-kh. nauk* [Scientific substantiation of fertilizer systems for precision application in the North-West of Russia. Author's abstract. Dr. agricultural sci. Diss.]. St. Petersburg, Pushkin, 2014. 40 p.
21. Lagutina T. B., Popova L. A. The increase in the production potential of meliorated agro-denary alluvial soils of the Arkhangelsk Region [Povyshenie produktsionnogo potentsiala meliorirovannykh agrodernovykh allyuvial'nykh pochv Arkhangel'skoy oblasti]. *Melioratsiya i vodnoe khozyaystvo*. 2015. № 6. P. 27–30.
22. Litvinovich A. V., Pavlova O. Yu., Lavrishev A. V., Vitkovskaya S. E. Ecological aspects of liming of soils with conversion chalk [Ekologicheskie aspekty izvestkovaniya pochv konversionnym melom]. *Plodorodie*. 2005. № 1. P. 23–26.
23. *Problemy degradatsii i vosstanovleniya produktivnosti zemel' sel'skokhozyaystvennogo naznacheniya v Rossii* [Problems of degradation and restoration of agricultural land productivity in Russia]. Moscow, 2008. 372 p.
24. Rusakova I. V., Vorobyev N. I. The Use of biopreparation Barkon for the inoculation of the straw, applicable as fertilizers [Ispol'zovanie biopreparata Barkon dlya inokulirovaniya solomy, primenyaemoy v kachestve udobreniya]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*. 2011. № 8. P. 25–28.
25. Rysev M. N., Shaykova T. V., Volkova E. S. Ways to increase fertility of sod-podzolic soils in conditions of Pskov region [Puti povysheniya plodorodiya dernovo-podzolistykh pochv v usloviyakh Pskovskoy oblasti]. *Puti sovershenstvovaniya agrotekhnologii na Severo-Zapade Rossii*. Pskov, 2010. P. 46–51.

26. Sidorova V. A., Zhukovsky E. E., Lekomtsev P. V., Yakushev V. V. Geostatistical analysis of the soil and crop parameters in the field experiment on precision agriculture [Geostatisticheskii analiz kharakteristik pochv i urozhaynosti v polevom opyte po tochnomu zemledeliyu]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Science]. 2012. № 8. P. 879–885.
27. Suhanov P. A. *Nauchnye osnovy otsenki i upravleniya agroresursnym potentsialom regiona (na primere Leningradskoy oblasti): Avtoref. dis. ... d-ra s.-kh. nauk* [Scientific basis for the assessment and management of the region's agro-resource potential (by the example of the Leningrad Region). Author's abstract. Dr. agricultural sci.diss]. St. Petersburg, 2013. 56 p.
28. Tiranova L. V., Tiranov A. B. Innovative Technologies in Crop Rotation for the Database Creation of the Design of Agro-Technologies of Grain Legumes under Conditions of the Novgorod Oblast' [Innovatsionnye elementy tekhnologii v sevooborote dlya sozdaniya bazy dannykh po proektirovaniyu agrotekhnologii zernobobovykh v usloviyakh Novgorodskoy oblasti]. *Agrarnaya Rossiya*. 2016. № 10. P. 2–5.
29. Fedotova E. N., Rusev M. N., Volkova E. S., Kustkova T. A. The effect of the long-term use of fertilizers in crop rotation with flax fiber on the fertility of sod-podzolic soil and productivity of crop rotation [Vliyanie dlitel'nogo primeneniya udobreniy v sevooborote so l'nom-dolguntom na plodorodie dernovo-podzolistoy pochvy i produktivnost' sevooborota]. *Izvestiya Velikolukskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*. 2016. № 4. P. 8–18.
30. Chebotar V. K. *Kompleksnoe mikrobnoe udobrenie "Bisobimiks": fundamental'nye osnovy, sposoby proizvodstva i primeneniya, naznachenie* [Complex microbial fertilizer "Bisobimiks": fundamental principles, methods of production and application, the purpose]. St. Petersburg, 2015. 239 p.
31. Spanev M. A., Lekomtsev P. V., Petrushin A. F., Smuk V. V. *Metodika fitosanitarnogo monitoringa agrolandshaftov s ispol'zovaniem fiziko-tekhnicheskoy bazy tochnogo zemledeliya* [Phytosanitary monitoring of agrolandscapes using the physical and technical basis of precision farming]. St. Petersburg, 2017. 32 p.
32. Yakovleva L. V., Nebol'sina Z. P., Loseva G. A., Nikolaev I. N., Levin A. V. Regularities of the influence of acid-base properties of the soil on crop yields [Zakonomernosti vliyaniya kislотно-osnovnykh svoystv pochvy na urozhaynost' sel'skokhozyaystvennykh kul'tur]. *Problemy razvitiya i nauchnoe obespechenie agropromyshlennogo kompleksa Severo-Vostochnykh regionov Evropeyskoy chasti Rossii: Materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Syktyvkar, 2015. P. 55–60.
33. Yakushev V. V. *Tochnoe zemledelie: teoriya i praktika* [Precise farming: theory and practice]. St. Petersburg, 2016. 364 p.
34. Yakushev V. P., Lekomtsev P. V., Petrushin A. F. Precision Agriculture technology: adoption and development [Tochnoe zemledelie: opyt primeneniya i potentsial razvitiya]. *Informatsiya i kosmos*. 2014. № 3. P. 50–56.
35. Yakushev V. P., Lekomtsev P. V., Matveenko D. A., Petrushin A. F., Yakushev V. V. Application of distance pit testing in the system of precision agriculture [Primenenie distantsionnogo zondirovaniya v sisteme tochnogo zemledeliya]. *Vestnik Rossiyskoy sel'skokhozyaystvennoy nauki*. 2015. № 1. P. 23–25.

Поступила в редакцию 10.05.2017

ЛЮБОВЬ ПАВЛОВНА ЕВСТРАТОВА

доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры зоотехнии, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
levstratova@yandex.ru

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА СИНКЕВИЧ

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, Карельский филиал Всероссийского центра карантина растений (ФГБУ «ВНИИКР») (Петрозаводск, Российская Федерация)
ovbio@mail.ru

ИВАН ВАЛЕРЬЕВИЧ ЕВСТРАТОВ

аспирант кафедры зоотехнии, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ivevstratova@yandex.ru

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ИДЕНТИФИКАЦИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ ЦИСТООБРАЗУЮЩЕЙ НЕМАТОДЫ В АГРОЛАНДШАФТАХ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ

Изучено распространение карантинного объекта – *Globodera rostochiensis* Woll. – возбудителя глободероза картофеля на территории 16 муниципальных районов Республики Карелии (РК) за период 2012–2016 годов. Отбор почвенных проб проводили на земельных участках разных форм собственности: сельскохозяйственных предприятий, личных подсобных (ЛПХ) и крестьянских фермерских (КФХ) хозяйств. Цисты нематод выделяли вороночным методом. Для работы использовали жизнеспособные цисты. Идентификацию *G. rostochiensis* проводили с помощью морфометрического и молекулярного методов анализа. Результаты исследований показали, что в сельскохозяйственных предприятиях и КФХ доля зараженных глободерозом почв не превышала 46,7 %. При этом часть обследованных площадей Олонецкого, Прионежского и Сортавальского районов свободна от фитогельминта. Максимальная зараженность почв установлена в ЛПХ. Так, в Муезерском, Сегежском, Пудожском, Кондопожском, Питкярантском и Суоярвском районах процент таких почв достигал 71...100. На основе анализа вульварных пластинок установлена принадлежность цистообразующих нематод к виду *G. rostochiensis*, индекс Гранека варьировал от 2,3 до 8,7 мкм. На территории Карелии расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды связано с использованием восприимчивых сортов, отсутствием нематодицидов, нарушением карантинных мероприятий и др.

Ключевые слова: картофельная цистообразующая нематода, морфометрический и молекулярный (ПЦР-Flash) методы диагностики, пространственное распространение *G. rostochiensis*

ВВЕДЕНИЕ

В почвах Карелии встречаются виды цистообразующих нематод семейства *Heteroderidae*, среди которых наибольшее распространение получил вид *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 [1], являющийся объектом внутреннего и внешнего карантина растений. На территории республики картофельная цистообразующая нематода впервые была выявлена в 1976 году [4], и за 30 последующих лет ареал ее распространения продвинулся до 67° с. ш. [2]. Для предотвращения дальнейшего распространения картофельной цистообразующей нематоды установлен карантинный фитосанитарный режим, запрещающий вывоз культурных растений в другие регионы страны¹.

Потери урожая картофеля от картофельной цистообразующей нематоды составляют 30,

а иногда 80...90 % [6]. Особенно большой ущерб глободероз причиняет при возделывании культуры в ЛПХ. Нарушения технологии выращивания (несоблюдение севооборота, отсутствие нематодицидов, длительное использование восприимчивых сортов и др.), недостаточная информированность населения о карантинном объекте и способах его распространения являются основными причинами увеличения зараженности земельных участков. Иначе обстоит дело в КФХ и сельскохозяйственных предприятиях, которые предпринимают меры по предотвращению заноса фитогельминта и локализации очагов его распространения, поэтому здесь доля зараженных площадей и снижение урожая картофеля гораздо меньше.

В настоящее время для идентификации цистообразующих нематод широко используют

морфометрический и молекулярный методы диагностики [3]. При определении фитогельминтов по морфологическим признакам (форма, длина и ширина тела цисты и др.) в случае принадлежности их к карантинным объектам (*G. rostochiensis*, *G. pallida*) дополнительно привлекают молекулярные методы. Так, в отношении *G. rostochiensis* в ФГБУ «ВНИИКР» по РК применяют ПЦР-Flash, который основан на различиях в строении ДНК тестируемого и контрольного объектов. На основе результатов ПЦР-амплификации ДНК делают вывод о видовой принадлежности анализируемого образца.

Цель настоящей работы – изучить современное состояние распространенности *G. rostochiensis* в агроландшафтах Карелии и подтвердить ее видовую принадлежность при проведении фитогельминтологического анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работу проводили в течение 2012–2016 годов на базе Карельского филиала ФГБУ «ВНИИКР». Материал для исследования – жизнеспособные цисты нематоды, выделенные из образцов почвы, отобранных с земельных участков сельскохозяйственных предприятий, КФК и ЛПХ РК. Почвенные пробы отбирали согласно методическим рекомендациям². Цисты из почвы выделяли вороночным методом, видовую принадлежность устанавливали путем проведения морфометрического анализа³. На основе изготовленных анально-вульварных пластинок определяли наличие V-образной кутикулярной складки между анусом и вульвой, а также рассчитывали индекс Гранека. Исходя из нашего опыта, вышеуказанный метод целесообразно применять при большом числе цист (5 и более цист/100 см³) в пробе почвы. Этот метод предполагает приготование нескольких качественных анально-вульварных пластинок от одного образца. При единичном обнаружении цист изготовление микропрепарата довольно затруднительно, поэтому, согласно

стандарту⁴, целесообразно использовать молекулярный метод диагностики с флуоресцентной детекцией результатов ПЦР-амплификации ДНК непосредственно после завершения реакции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Земельные ресурсы РК по почвенно-климатическим условиям делят на три зоны. Северная зона, наименее освоенная в сельскохозяйственном отношении, включает Лоухский, Кемский, Муезерский, Сегежский, Беломорский муниципальные районы, Калевальский городской округ. Наиболее благоприятными для возделывания картофеля являются центральная (Медвежьегорский, Пудожский, Кондопожский и Суоярвский муниципальные районы) и южная (Прионежский, Пряжинский, Олонецкий, Питкярантский, Лахденпохский, Сортавальский муниципальные районы, Петрозаводский городской округ) зоны.

За последние пять лет фитогельминтологическому обследованию были подвергнуты земельные участки на территории 16 муниципальных районов РК, причем максимальное количество площадей было проверено в 2012 году. Меньше всего обследованных площадей приходится на северную зону, где отсутствуют сельскохозяйственные предприятия и сокращены объемы выращивания картофеля в ЛПХ. По данным территориального управления Россельхознадзора, на 01.01.2015 на территории РК картофельная цистообразующая нематода зарегистрирована на площади 145,6 тыс. га⁵.

Анализ почвенных образцов, отобранных с земельных участков хозяйствующих субъектов различных форм собственности, показал неоднородность распространения картофельной цистообразующей нематоды на территории республики (табл. 1, 2). Так, в сельскохозяйственных предприятиях и КФХ на долю зараженных глобдерозом почв приходилось до 46,7 % площадей. Наибольшее распространение *G. rostochiensis* выявлено в почвах центральной и южной зон

Таблица 1

Динамика встречаемости цист нематоды в почвах сельскохозяйственных предприятий и крестьянских фермерских хозяйств РК, % (по данным ФГБУ «ВНИИКР» по РК, 2012–2013, 2015–2016 годы)

Административный район	Год исследования			
	2012	2013	2015	2016
Кондопожский	46,7	0,0*	–	0,0
Медвежьегорский	35,9	–	–	49,1
Олонецкий	6,8	19,9	0,0	14,3
Прионежский	3,6	7,8	3,1	0,0
Пряжинский	41,0	6,5	0,0	5,1
Сортавальский	7,5	5,0	–	0,0
Питкярантский	–	–	–	0,00

Примечание. * – 0,0 – отсутствие цист нематоды в обследуемых почвах, «–» – отсутствие обследованных площадей.

Таблица 2

Динамика встречаемости цист нематоды в почвах личных подсобных хозяйств РК,
% (по данным ФГБУ «ВНИИР» по РК, 2012–2016 годы)

Административный район	Год исследования				
	2012	2013	2014	2015	2016
Беломорский	61,2	–	–	–	–
Калевальский	73,6	–	–	–	–
Кемский	60,0	–	–	–	–
Кондопожский	86,9	90,0	97,9	93,7	–
Лахденпохский	84,2	80,0	33,3	67,5	90,0
Лоухский	64,7	–	–	–	–
Медвежьегорский	61,5	87,2	68,0	97,1	100
Муезерский	95,4	100,0	–	–	–
Олонецкий	68,8	15,0	71,4	52,5	57,9
Прионежский	54,3	96,7	79,5	91,8	78,8
Пряжинский	88,4	81,5	86,7	65,2	–
Пудожский	84,1	85,4	81,2	88,5	71,0
Сегежский	95,8	96,1	100,0	–	–
Сортавальский	41,0	46,8	–	–	–
Суоярвский	87,5	94,3	–	87,1	–
Питкярантский	75,0	75,0	85,7	93,5	69,5

Примечание. «–» – отсутствие обследованных площадей.

(Кондопожском, Пряжинском и Медвежьегорском районах). Часть обследованных площадей Олонецкого, Прионежского и Сортавальского районов свободны от фитогельминта. В ЛПХ установлены более широкое распространение нематоды и наличие очагов глободероза, особенно в почвах Кондопожского, Сегежского, Суоярвского районов. Здесь в различные годы обследования площадей доля зараженных почв варьировала от 86,9 до 100 %.

По результатам фитогельминтологического анализа установлены особенности морфологии цист карельской популяции *G. rostochienseis* (табл. 3).

Размеры цист нематоды карельских популяций *G. rostochienseis* в целом соответствуют ниж-

нему порогу морфометрических параметров цист из других регионов страны и зарубежья.

Анализ анально-вульварных пластинок (рис. 1) показал принадлежность тестируемых образцов

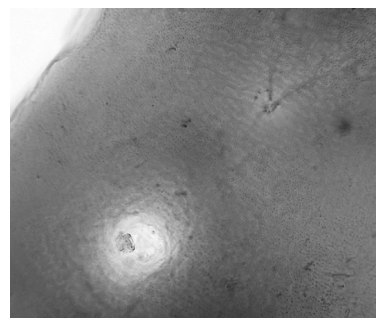


Рис. 1. Анально-вульварная пластинка цистообразующей золотистой картофельной нематоды

Морфометрические показатели выделенных цист *G. rostochienseis*

Таблица 3

Показатели	Литературные данные			Результаты исследований по годам			
	И. П. Казаченко, 1993 [5]	A. M. Golden, M. S. Ellington, 1972 [5]	СТО ВНИИР 6.001–2010	2013	2014	2015	2016
Длина тела (без шеи), мкм	467...725 (589)	450...990 (680)	445 ± 50	444,3	439,5	454,8	453,7
Ширина тела, мкм	430...713 (559)	250...810 (540)	382 ± 61	381,2	383,0	399,7	385,7
Отношение длины к ширине	0,9...1,3 (1,04)	1,0...1,8 (1,27)	–	1,2	1,2	1,1	1,2
Индекс Гранека	2,1...5,4 (3,7)	2,0...7,0 (4,5)	3,6 ± 0,8	2,4...8,7 (3,7 ± 0,9)	2,3...7,1 (3,6 ± 0,8)	2,7...5,1 (3,7 ± 0,9)	2,8...6,2 (3,7 ± 0,6)

Протокол №1 22июн2015

Оператор: Синкевич О.В.
SN_D3V213*G.rostochiensis*

Пробирка	Образец	Результат	Специфика	ВК	
1/1	K+	+	12,50	1,74	
2/1	K-	-	0,87	9,67	
3/1	100897	+	13,40	1,15	
4/1	100898	+	9,14	6,83	
5/1	100903	+	12,90	1,04	
6/1	фон	фон	1,01	1,00	
7/1	фон	фон	0,99	1,00	
Нормированные значения			100,00	84,00*	0 10

Примечание: 1/1 - положительный контрольный образец
2/1 - отрицательный контрольный образец
3/1 ... 5/1 - исследуемые образцы
6/1 ... 7/1 - фоновые образцы

Интерпретация результатов:
+ - обнаружена ДНК исследуемого вида
- - не обнаружена ДНК исследуемого вида

Рис. 2. Результаты Flash-ПЦР-анализа

нематоды к *G. rostochiensis*. В почвенных пробах с единичным обнаружением цист для подтверждения принадлежности цистообразующей нематоды к виду *G. rostochiensis* был проведен ПЦР-Flash-анализ, интерпретация результатов которого осуществлена по критериям, указанным на рис. 2. Согласно полученным данным, во всех проанализированных образцах обнаружена ДНК вида *G. rostochiensis*.

Таким образом, на территории Республики Карелия *G. rostochiensis* встречается повсеместно. Наибольшее распространение фитогель-

минта зарегистрировано в почвах центральной и южной зон республики. При этом только часть обследованных площадей Олонецкого, Прионежского и Сортавальского районов свободны от глободероза. В отличие от сельскохозяйственных предприятий и КФХ почвы ЛПХ наиболее заражены нематодой, особенно в Кондопожском, Сегежском, Суоярвском районах. По морфометрическим признакам и данным ПЦР-Flash-анализа выделенные цисты относятся к виду цистообразующих нематод *G. rostochiensis*.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Распоряжение правительства Республики Карелия от 2 февраля 2010 г. № 21 р-П. Об установлении фитосанитарного режима.

² Диагностика основных патогенов картофеля методом полимеразной цепной реакции с флуоресцентной детекцией результатов при помощи диагностических наборов производства ООО «АгроДиагностика»: Метод. указания. М., 2009. 26 с.

³ СТО ВНИИР 6.001–2010 «Картофельные цистообразующие нематоды *Globodera rostochiensis* (Woll.) Behrens и *Globodera pallida* (Stone) Behrens. Методы выявления и идентификации». М.; Быково, 2010.

⁴ Там же.

⁵ Справочник карантинных фитосанитарных зон на территории Российской Федерации. III. Информация об установлении территориальными управлениями Россельхознадзора карантинных фитосанитарных зон и наложении карантина на территории Российской Федерации по состоянию на 01.01.2015 г. М., 2015. С. 46–366.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Суцук А. А. Разнообразие фауны нематод естественных биоценозов Карелии // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. С. 54–56.
- Груздева Л. И., Матвеева Е. М. Расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды на Северо-Западе России // Биоразнообразие и экология паразитов. М.: Наука, 2010. Т. 46. С. 73–82 (Труды Центра паразитологии ИПЭЭ РАН).
- Прикладная нематология / Н. Н. Буторина и др. М.: Наука, 2006. 305 с.
- Соловьева Г. И., Потаевич Е. В., Кучко Л. А., Васильева А. П. Цистообразующая картофельная нематода и меры борьбы с ней. Петрозаводск, 1980. 25 с.
- Фитопаразитические нематоды России / С. В. Зиновьева и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 386 с.
- Шестеперов А. А. Фитогельминтологическая ситуация на посадках картофеля в центральном регионе России // Защита и карантин растений. 2012. № 5. С. 42.

Evstratova L. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Sinkevich O. V., Karelian Branch of Governmental Budget Institution
“All-Russian Center on Plant Quarantine” (Petrozavodsk, Russian Federation)

Evstratov I. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

EXPANSION AND IDENTIFICATION OF THE POTATO CYST-FORMING NEMATODE IN AGRO-LANDSCAPES OF THE REPUBLIC OF KARELIA

The expansion of the quarantine object *Globodera rostochiensis* Woll., the disease producing factor of potato globoderesis was studied on the territory of 16 municipal districts of the Republic of Karelia in the period from 2012 to 2016. The selection of soil samples was carried out on the land plots belonging to different forms of property: agricultural enterprises, private and farm households. The nematode cysts were retrieved by the use of the funnel method. The viable cysts were used. The identification of *G. rostochiensis* was conducted with the help of morphometrical and molecular analysis methods. The research results showed that the soil share infected by globoderesis was not more than 46,7 % in agricultural enterprises and farm households. A part of the tested areas in Olonetsky, Prionezhsky, and Sortavalsky districts were free of phytohelminth. In Muyezerzsky, Segezhsky, Pudozhsky, Kondopozhsky, Pitkyarantky, and Suoyarvsky districts the percent of such soils reached from 71% to 100%. Belonging of the cyst-forming nematode to the species of *G. rostochiensis* was identified on the basis of vulvar pallets analysis. The Granik index varies from 2,3 to 8,7 mkm. On the territory of the Republic of Karelia the expansion of the areal of *Globodera rostochiensis* Woll is conditioned by the use of susceptible breeds, the lack of nematocides, violation of quarantine measures, and ets.

Key words: potato cyst-forming nematode, morphometrical and molecular diagnostic methods, *G. rostochiensis* territorial extension

REFERENCES

1. Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Sushchuk A. A. *Raznoobrazie fauny nematod estestvennykh biotsenozov Karelii* [Diversity of nematode fauna in natural biocenoses of Karelia]. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2011. P. 54–56.
2. Gruzdeva L. I., Matveeva E. M. *Rasshirenie areala kartofel'noy tsistoobrazuyushchey nematody na Severo-Zapade Rossii* [Expansion of potato cyst nematode in Northwest Russia]. Moscow, Nauka Publ., 2010. Vol. 46. P. 73–82.
3. *Prikladnaya nematologiya* [Applied Nematology]. N. N. Butorina et al. Moscow, Nauka Publ., 2006. 305 p.
4. Solov'eva G. I., Potaeovich E. V., Kuchko L. A., Vasil'eva A. P. *Tsistoobrazuyushchaya kartofel'naya nematoda i mery bor'by s ney* [On the potato Cyst nematode and measures to combat it]. Petrozavodsk, 1980. 25 p.
5. *Fitoparaziticheskie nematody Rossii* [Plant parasitic nematodes of Russia]. S. V. Zinov'eva et al. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2012. 386 p.
6. Shesteporov A. A. Phytohelminthological the situation of the potato crop in the central region of Russia [Fitogel'mintologicheskaya situatsiya na posadkakh kartofelya v tsentral'nom regione Rossii]. *Zashchita i karantin rasteniy*. 2012. № 5. P. 42.

Поступила в редакцию 27.03.2017

НИКОЛАЙ ВИКТОРОВИЧ ИЛЬМАСТ

доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии рыб и водных беспозвоночных, Институт биологии Карельского научного центра РАН, профессор кафедры зоотехнии, рыбоводства и агрономии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

ilmast@petrsu.karelia.ru

ЯРОСЛАВ АЛЕКСАНДРОВИЧ КУЧКО

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

y-kuchko@mail.ru

ТАМАРА ЮРЬЕВНА КУЧКО

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

kuchko@petrsu.karelia.ru

ДЕНИС СЕРГЕЕВИЧ БЕЛЯЕВ

руководитель, Северо-Западное территориальное управление Федерального агентства по рыболовству (Санкт-Петербург, Российская Федерация)

belyaev@sztufar.ru

НИКОЛАЙ ПЕТРОВИЧ МИЛЯНЧУК

аспирант лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

milyanchuk90@mail.ru

МОНИТОРИНГ ЭКОСИСТЕМЫ ОЗЕРА ГИМОЛЬСКОЕ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)*

Представлены результаты комплексной оценки современного состояния экосистемы озера Гимольское (западная Карелия). По гидробиологическим показателям водоем относится к мезотрофному типу с повышенным уровнем развития планктона и бентоса в заливах и губах. Рыбное население представлено 16 видами. Основными объектами любительского рыболовства являются ряпушка, лещ и щука. Недоиспользуются запасы плотвы и окуня. Озеро относится к высшей рыбохозяйственной категории водных объектов, так как в нем обитают такие ценные виды рыб, как сиг, судак и ряпушка.

Ключевые слова: мониторинг, пресноводная экосистема, планктон, бентос, ихтиофауна, трофический статус

ВВЕДЕНИЕ

Проблема сохранения биологических ресурсов и биоразнообразия стала особенно актуальной в последние годы в связи с резким сокращением числа видов и разрушением экосистем [1], [13]. Современный период характеризуется мощным отрицательным влиянием результатов хозяйственной деятельности на пресноводные экосистемы [2], [5], [11], [14], [17]. Поэтому весьма актуальным становится проведение мониторинговых исследований их состояния. Важную роль в сохранении разнообразия гидробионтов пресноводных экосистем играют заповедники, национальные парки и другие особо охраняемые природные территории (ООПТ).

Работы проводились в рамках проекта «Интеллектуальное управление ресурсами Зеленого пояса Фенноскандии» (IntellGreenBelt) (2013–2014

годы) с целью развития сети ООПТ, рыболовства, разнообразных форм туризма.

Целью исследования являлась оценка современного состояния гидробиоценозов озера Гимольское, расположенного на территории Зеленого пояса Фенноскандии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для данной работы являются результаты комплексных гидробиологических и ихтиологических исследований, проведенных в 2013–2014 годах на озере Гимольское (западная Карелия).

Озеро Гимольское принадлежит к бассейну Балтийского моря, расположено в верхней части водосбора р. Суны – притока Онежского озера. Площадь водной поверхности 80,5 км². Наибольшая длина 25,3 км, ширина 5,6 км. На озере

83 острова общей площадью 9,7 км². Площадь водосбора составляет 2590 км². В озеро впадает ряд рек: Торосозерка, Чеба, Вотто и др., вытекает р. Суна. Озеро мелководное, наибольшая глубина 30 м, средняя 3,3 м. Прозрачность воды 1,8 м. Воды озера характеризуются слабокислой реакцией (рН 6,8). По гидрохимическим показателям они относятся к гидрокарбонатному классу группы Са (общая минерализация составляет около 9 мг/л). Озеро используется децентрализованно для нужд местного населения и любительского рыболовства [9].

Для отбора проб фито- и зоопланктона применялся батометр Рутнера. Камеральная обработка проводилась по общепринятым методикам гидробиологического мониторинга [6], [7], [12].

Интегрированные пробы фитопланктона (поверхность – дно с интервалом в 1 м и объемом 1 литр) фиксировали 40 % формалином. Индексы сапробности рассчитывали по методу Пантле и Букк в модификации Сладечека [18]. Зоопланктон оценивался по видовому составу, численности, биомассе, индексу Шеннона, рассчитанному по численности и индексу доминирования Бергера – Паркера. Трофический статус водоема оценивали по шкале трофности С. П. Китаева [4]. При определении планктонных ракообразных и коловраток использовался ряд руководств [10], [19].

Количественные пробы макрозообентоса отбирались в осенний период, использовался дночерпатель ДАК-250 (модификация Экмана – Берджа с площадью захвата 1/40 м²) с последующей промывкой грунта через сито № 19 (ячей 0,5 мм) и фиксацией 8 % раствором формальдегида. Обработку материала проводили в лаборатории по общепринятым методикам [12].

Материал по ихтиофауне водоема собран из сетных уловов (сети с ячей 15–60 мм). Сетные порядки выставлялись в разных участках озера (литораль, пелагиаль) и на различных глубинах. Обработку ихтиологических проб проводили по общепринятым методикам [3], [16]. Рыб измеряли, взвешивали, устанавливали пол, степень зрелости половых гонад. Возраст рыб определяли по чешуе, жаберным крышкам и отолитам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фитопланктон. В фитопланктоне обнаружено 30 видов водорослей из 5 систематических отделов: диатомовые (Bacillariophyta) – 16 (53 %), золотистые (Chrysophyta) – 4 (13 %), зеленые (Chlorophyta) – 3 (10 %), эвгленовые (Euglenophyta) – 5 (17 %), динофитовые (Dinophyta) – 2 (7 %). Наиболее разнообразны в планктоне озера диатомовые, эвгленовые и золотистые водоросли. Наибольшее видовое разнообразие водорослей отмечено в литоральной зоне озера.

Значения численности и биомассы фитопланктона в озере составляют 110,0 тыс. кл/л и 0,13 г/м³ в центральной части и 420,5 тыс. кл/л и 1,4 г/м³ в литорали (табл. 1). Диатомовые водоросли формируют основу численности водорослей в водоеме (90 % в центральной части и 93 % в литорали).

Оценка качества воды по индексу сапробности индикаторных видов ($S = 1,94$) показала, что качество воды в центральной части водоема оценивается уровнем третьего класса («удовлетворительная чистота»), что соответствует β'-мезосапробным условиям. В то время как в литорали озера значение индекса сапробности ($S = 2,15$) указывает на более высокую степень их органического загрязнения.

Зоопланктон. В составе планктонной фауны отмечено 37 видов коловраток и ракообразных, из них *Rotifera* – 7 видов, *Cladocera* – 22 вида, *Copepoda* – 8 видов.

Видовое разнообразие планктонной фауны озера Гимольское создается главным образом за счет ветвистоусых ракообразных *Cladocera*, что является обычным явлением для водоемов Карелии. Наличие развитой высшей водной растительности вдоль побережья и в заливах способствует распространению зарослевого планктонного комплекса. В таких локациях создаются благоприятные кормовые условия для гидробионтов других трофических уровней, в первую очередь молоди рыб.

Ряд наиболее информативных структурных показателей сообщества зоопланктона озера Гимольское приводится в табл. 2. В пелагиали водоема по численности отмечается незначительное преобладание кладоцер, в литоральной

Численность и биомасса фитопланктона (П – пелагиаль, Л – литораль)

Таблица 1

Отделы	Показатель							
	Численность, тыс. кл/л		%		Биомасса, г/м ³		%	
	П	Л	П	Л	П	Л	П	Л
Диатомовые	99,0	392,0	90	93	0,09946	0,78463	75	56
Золотистые	–	4,0	–	1	–	0,00448	–	0,5
Зеленые	3,0	11,0	3	3	0,00772	0,51632	5	37
Эвгленовые	8,0	7,0	7	2	0,02598	0,02886	20	1,5
Динофитовые	–	6,5	–	6,5	–	0,06757	–	5
Всего	110,0	420,5	100	100	0,13316	1,40186	100	100

Таблица 2

Структурные показатели сообщества зоопланктона оз. Гимольское

Показатель	Пелагиаль	Литораль
$N_{Rot}:N_{Clad}:N_{Cope} \%$	28:40:32	14:33:53
$B_{Rot}:B_{Clad}:B_{Cope} \%$	8:63:29	3:72:25
Число видов	25	29
Численность, тыс. экз./м ³	47,58	53,96
Биомасса, г/м ³	1,353	2,403
Средняя индивидуальная масса особи, мг	0,028	0,044
B_{Cope}/B_{Rot}	12,1	33,8
N_{Clad}/N_{Cope}	1,2	0,6
B_{Cope}/B_{Cal}	6,0	15,3
Индекс Шеннона по численности, бит/экз.	2,3	2,1
Индекс сапробности	1,40	1,45
Ценозообразующие виды	<i>D. cristata</i> , <i>Bosmina</i> spp., <i>H. gibberum</i> , <i>A. priodonta</i>	<i>S. crystallina</i> , <i>M. leuckarti</i> , <i>Th. oithonoides</i> , <i>Bosmina</i> spp.
Типизация водоема	α -мезотрофный, олигосапробный	β -мезотрофный, олигосапробный

зоне – копепод. Показатели общей численности и биомассы позволяют характеризовать озеро Гимольское как мезотрофный водоем с повышенным уровнем развития зоопланктона в заливах и губах.

Макрозообентос. Фауна донных животных представлена главным образом личинками хирономид, моллюсками, личинками ручейников и малощетинковыми червями. Средняя численность бентоса составляет около 550 экз./м² при биомассе 1,9 г/м². Около 28 % биомассы составляют поденки, хирономиды 15 %, моллюски 17 %, олигохеты 11 %, личинки стрекоз около 11 %, а ручейников не менее 5 %. Наиболее значительные показатели биомассы приходится на верхнюю литораль.

Ихтиофауна озера Гимольское представлена 16 видами: ряпушка, сиг, щука, корюшка, плотва, язь, елец, голянь, уклея, густера, лещ, окунь, судак, ерш, налим, подкаменщик. Основными промысловыми рыбами являются ряпушка, щука, лещ, окунь.

Рыбы озера Гимольское (16 видов, 7 семейств), по Г. В. Никольскому [8], относятся к 5 фаунистическим комплексам. По числу видов доминируют рыбы бореального равнинного комплекса (окунь *Perca fluviatilis*, ерш *Gymnocephalus cernuus*, плотва *Rutilus rutilus*, щука *Esox lucius*, язь *Leuciscus idus*) – 31 %, на долю арктического пресноводного (сиг *Coregonus lavaretus*, ряпушка *Coregonus albula*, налим *Lota lota*) приходится 25 %, на долю бореального предгорного (голянь *Phoxinus phoxinus*, елец *Leuciscus leuciscus*, подкаменщик *Cottus gobio*) и понтического пресноводного (уклея *Alburnus alburnus*, лещ *Abramis brama*, густера *Blicca bjoerkna*) комплексов приходится по 19 %, на амфиборельный равнинный (судак *Sander lucioperca*) – 6 %. По биомассе в водоеме также доминируют рыбы бореального равнинного комплекса (50 %). В целом по озеру по числу видов преобладают рыбы семейства карповых.

Сиговые рыбы в озере Гимольское представлены европейской ряпушкой и сегом. Ряпушка широко распространена, придерживается главным образом пелагической части и имеет высокую численность. Это короткоцикловый вид, в период исследований уловы ряпушки были представлены тремя возрастными группами, доминировали трехлетки. Ряпушка в условиях озера Гимольское созревает на втором году жизни (1+) при длине 11 см и массе тела 16 г, что свойственно большинству популяций мелкой ряпушки озер Карелии. Длина (ас) ряпушки в уловах колебалась от 11 до 18 см, масса от 14 до 35 г. По темпу роста ряпушка озера Гимольское близка мелкой форме ряпушки из других водоемов Карелии.

В водоеме обитают две экологические формы малотычинкового сига: озерная и озерно-речная. Озерно-речная форма немногочисленна (нересится в нижнем течении рек Торосозерка и Воттозерка).

Щука – одна из наиболее распространенных рыб в озере, встречается повсеместно. Возрастной состав опытных уловов был представлен особями от 3 до 8 лет. Длина выловленных рыб (ад) варьировала от 38 до 68 см, масса – от 563 до 3800 кг. Рост хищных рыб весьма изменчив, поэтому особи одного возраста часто различаются по длине и массе. Половой зрелости щука достигает в возрасте 3–5 лет, самцы при длине 30–35 см, самки – 40–45 см. Анализ питания показал, что пищевой спектр щуки включает 5 видов рыб, основу питания составляют наиболее многочисленными видами – окунь, ряпушка, плотва. Ведущее место занимает окунь – более 30 % по численности.

Плотва – широко распространенный и многочисленный вид. В озере предпочитает прибрежные мелководные участки, богатые водной растительностью. Возрастной состав уловов был представлен особями от 4 до 10 лет, доминировали пяти-шестилетки (около 70 %). Половое

созревание рыб наступает в 5–6 лет при длине 15 см и массе 70 г. Линейные показатели (ad) колебались от 12,0 до 25 см, масса тела – от 35 до 350 г. Спектр питания разнообразен и включает зоопланктон, различные бентосные организмы (личинки ручейников, хирономид, поденок, моллюски и др.), детрит, растительные остатки.

С целью улучшения качественного состава ихтиофауны и повышения промысловой продуктивности на озере Гимольское проводились рыбоводно-акклиматизационные работы. В водоем было выпущено 1200 тыс. икринок (1961 год), 579 тыс. личинок (1962 год) и 17,41 тыс. разновозрастных особей судака (1964–1978 годы). Анализ уловов и опрос местных жителей показали, что данный вид в водоеме натурализовался, однако численность его невысока.

ВЫВОДЫ

Таким образом, оценка современного состояния озера Гимольское по совокупности показателей обилия фито-, зоопланктона и бентоса позволяет отнести исследуемый водоем к мезотрофному типу. Ихтиофауна представлена 16 видами (7 семейств). В составе рыбного населения доминируют рыбы бореального равнинного комплекса, по числу видов преобладают рыбы семейства карповых. Озеро можно отнести к высшей рыбохозяйственной категории водных объектов, так как в нем обитают такие ценные виды рыб, как сиг и судак. В настоящее время на водоеме развит любительский лов, основными промысловыми видами являются ряпушка, лещ и щука. Недоиспользуются запасы окуня и плотвы. Рыбопродуктивность озера составляет около 5 кг/га.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0038, программы Президиума РАН № 21 «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (проект № 0221-2015-0003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А. Ф., Ленченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Биоразнообразие, его охрана и мониторинг // Мониторинг биоразнообразия. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 1997. С. 16–25.
2. Дгебуадзе Ю. Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: Материалы II междунар. симпозиума. Борок, 2003. С. 26–34.
3. Дгебуадзе Ю. Ю., Чернова О. Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с.
4. Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 390 с.
5. Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А. Обеспеченность ресурсами и ее роль в развитии инвазионных процессов // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71. № 5. С. 436–451.
6. Кучко Я. А., Ильмаст Н. В., Кучко Т. Ю. Методы сбора и обработки проб зоопланктона на пресноводных водоемах: Учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2016. 26 с.
7. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
8. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 182 с.
9. Озера Карелии: Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.
10. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалочиной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
11. Павлов Д. С., Стриганова Б. Р. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами: Сборник научных статей. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 4–20.
12. Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы / Под ред. В. Д. Федорова, В. И. Капкова. М.: ПИМ, 2006. 367 с.
13. Решетников Ю. С. Биологическое разнообразие и изменение экосистем // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 77–85.
14. Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
15. Рылов В. М. Сулоройда пресных вод. Ракообразные. М.; Л.: АН СССР, 1948. Вып. 3. Т. 3. 319 с.
16. Сидоров Г. П., Решетников Ю. А. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского Северо-Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 346 с.
17. Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В. и др. Экосистема Сямозера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 120 с.
18. Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view // Arch. 17. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1973. № 7. P. 1–18.
19. Radwan S., Bielanska-Grajner I., Ejsmont-Karabin J. Wrotki (Rotifera) / Stanislaw Radwan (red.). Lodz: Oficyna Wydawnicza Tercja, 2004. 447 p.

Ilmast N. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Kuchko Ya. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Kuchko T. Yu., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Belyaev D. S., North-West Territorial Administration of the Federal Agency for Fisheries (St. Petersburg, Russian Federation)

Milyanchuk N. P., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

MONITORING OF THE GIMOLY LAKE ECOSYSTEM, REPUBLIC OF KARELIA

Research results of the integrated assessment of the current state of the Gimoly Lake ecosystem, western Karelia, are reported. The hydrobiological indices of the Lake Gimoly show that it is a mesotrophic water body with elevated plankton and benthos evolution levels in bays. Its fish population consists of 16 species. The main targets of amateur fishing are vendace, bream and pike. The roach and perch resources are not completely used. Lake Gimoly is a water body of the highest commercial fishing category because it is inhabited by some valuable fish species such as whitefish, pike-perch and vendace.

Key words: monitoring, freshwater ecosystem, plankton, benthos, ichthyofauna, trophic status

REFERENCES

1. Alimov A. F., Lenchenko V. F., Starobogatov Ya. I. Biodiversity, its protection and monitoring [Bioraznoobrazie, ego okhrana i monitoring]. *Monitoring bioraznoobraziya*. Moscow, 1997. P. 16–25.
2. Dgebuadze Yu. Yu. National strategy, state, tendencies, research, management and priorities for invasions of alien species of territories of Russia [Natsional'naya strategiya, sostoyaniye, tendentsii, issledovaniya, upravleniye i priority v otnoshenii invaziy chuzherodnykh vidov na territorii Rossii]. *Invazii chuzherodnykh vidov v Golarktike: Materialy II mezhdunar. simp.* Borok, 2003. P. 26–34.
3. Dgebuadze Yu. Yu., Chernova O. F. *Cheshuya kostistyykh ryb kak diagnosticheskaya i registriruyushchaya struktura* [Scales of bony fish as the diagnostic and registering structure]. Moscow, 2009. 315 p.
4. Kitaev S. P. *Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtologov* [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk, 2007. 390 p.
5. Kriksunov E. A., Bobyrev A. E., Burmensky V. A. Resources endow and its role in the development of invasive processes [Obespechennost' resursami i ee rol' v razvitiy invazionnykh protsessov]. *Zurnal obshchey biologii* [Biology Bulletin Reviews]. 2010. Vol. 71. № 5. P. 436–451.
6. Kuchko Ya. A., Ilmast N. V., Kuchko T. Yu. *Metody sbora i obrabotki prob zooplanktona na presnovodnykh vodoe-makh: Uchebnoe posobie* [Methods of collecting and processing samples of zooplankton in fresh-water reservoirs: Work-book]. Petrozavodsk, 2016. 26 p.
7. *Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktiya* [Methodical recommendations about collecting and processing of materials at hydrobiological research on fresh-water reservoirs. Zooplankton and its production]. Leningrad, 1984. 33 p.
8. Nikolsky G. V. *Struktura vida i zakonomernosti izmenchivosti ryb* [Species structure and regularity of variability of fishes]. Moscow, 1980. 182 p.
9. *Ozera Karelii: Spravochnik* [Lakes of Karelia. Reference book]. Petrozavodsk, 2013. 464 p.
10. *Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeyskoy Rossii. T. 1. Zooplankton* [Identification guide of zooplankton and zoobenthos of fresh waters of the European Russia. Vol. 1. Zooplankton] / V. R. Alekseeva, S. Ja. Calolihina (red.). Moscow, 2010. 495 p.
11. Pavlov D. S., Striganova B. R. Biological resources of Russia and main directions of basic research [Biologicheskije resursy Rossii i osnovnye napravleniya fundamental'nykh issledovaniy]. *Fundamental'nye osnovy upravleniya biologicheskimi resursami: Sbornik nauchnykh statey*. Moscow, 2005. P. 4–20.
12. *Prakticheskaya gidrobiologiya. Presnovodnye ekosistemy* [Practical hydrobiology. Fresh-water ecosystems] / V. D. Fedorova, V. I. Kapkova (red.). Moscow, 2006. 367 p.
13. Reshetnikov Yu. S. Biological diversity and change of ecosystems [Biologicheskoe raznoobrazie i izmenenie ekosistem]. *Bioraznoobrazie. Stepen' taksonomicheskoy izuchennosti*. Moscow, 1994. P. 77–85.
14. Reshetnikov Yu. S., Popova O. A., Sterligova O. P. i dr. *Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrofiruemogo vodoema* [Change of structure of the fish population of an eutrophy reservoir]. Moscow, 1982. 248 p.
15. Rylov V. M. *Cyclopoida presnykh vod. Rakoobraznye* [Cyclopoida of fresh waters. Crustacea]. Moscow, Leningrad, 1948. Issue 3. Vol. 3. 319 p.
16. Sidorov G. P., Reshetnikov Ju. A. *Lososeobraznye ryby vodoemov Evropeyskogo Severo-Vostoka* [Salmonid fishes of reservoirs of the European Northeast]. Moscow, 2014. 346 p.
17. Sterligova O. P., Pavlov V. N., Ilmast N. V. i dr. *Ekosistema Syamozera* [Ecosystem of Lake Syamozero]. Petrozavodsk, 2002. 120 p.
18. Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view // Arch. 17. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1973. № 7. P. 1–18.
19. Radwan S., Bielanska-Grajner I., Ejsmont-Karabin J. Wrotki (Rotifera) / S. Radwan (red.). Lodz: Oficyna Wydawnicza Tercja, 2004. 447 p.

Поступила в редакцию 18.04.2017

ИВАН ВАЛЕРЬЕВИЧ ЕВСТРАТОВ

аспирант кафедры зоотехнии, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ivevstratov@yandex.ru

ЛЮБОВЬ ПАВЛОВНА ЕВСТРАТОВА

доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры зоотехнии, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
levstratova@yandex.ru

ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА НИКОЛАЕВА

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры зоотехнии, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ln21@mail.ru

ПУТИ УЛУЧШЕНИЯ КАРЕЛЬСКОГО СОРТА-ПОПУЛЯЦИИ *PHLEUM PRATENSE* L. ОЛОНЕЦКАЯ МЕСТНАЯ

Представлены результаты индивидуального отбора 1006 растений *P. pratense* из одновидового травостоя карельского сорта Олонецкая местная по показателям числа листьев, длины стебля и соцветия. Полученное половое потомство (1720 шт.) изучали по форме, облиственности растения, ширине листовой пластинки, длине, числу стеблей, фитомассе, длине султана. С привлечением факторного анализа оценена структура взаимосвязей между вышеуказанными переменными. Установлено одностороннее изменение показателей урожая зеленой массы по годам, числа стеблей на одно растение, облиственности, а также образование более узких листьев у растений с раскидистой формой. Применение сочетания кластерного и пошагового дискриминантного анализов выявило наличие шести групп полового потомства, среди которых вторая группа, отличающаяся максимальными показателями длины стебля, урожая зеленой массы по годам и числа стеблей на одно растение, с прямостоячей формой растения и повышенными значениями облиственности, длины султана, перспективна для последующего отбора более продуктивных форм. Выделенное половое потомство (20,4 %) представляет интерес для дальнейшей оценки на семенную продуктивность.

Ключевые слова: тимopheевка луговая, индивидуальный отбор, морфотипы, половое потомство, морфометрические показатели, факторный, кластерный и пошаговый дискриминантный анализы

ВВЕДЕНИЕ

В интенсификации кормопроизводства Карелии приоритетную роль отводят выращиванию многолетних трав, сочетающих урожайность, экологическую устойчивость, скороспелость, продуктивное долголетие, высокую питательную ценность и др. Одним из компонентов поливидовых многолетних кормовых травосмесей является тимopheевка луговая. По мнению авторов [9], этот верховой рыхлокустовой злак, обладающий комплексом хозяйственно ценных показателей, пригоден для сенокосного и пастбищного использования. При выращивании в составе многолетних злаково-бобовых травосмесей в условиях Карелии формирование повышенного урожая зеленой массы *P. pratense* обеспечивается за счет высокой облиственности [14] и особенностей архитектуры растений [12], [13]. Аборигенный вид широко распространен на суходольных

лугах республики [10], особенно в составе многолетних травосмесей на сеяных лугах Олонецкого административного района [7]. В локальных агроэкологических условиях этого района сформировался карельский сорт Олонецкая местная, отличающийся высокой приспособленностью к местным природным факторам и антропогенным нагрузкам [3].

Олонецкий район расположен в южной части Карелии и отличается равнинным рельефом. Почвы глинистые и суглинистые, относительно плодородные, сформированы на осадочных породах. Осенний период часто неустойчивый, с периодическим выпадением и таянием снега, промерзанием и оттаиванием поверхности почвы. Холодный период с температурой воздуха ниже 0 °C составляет в среднем 150 дней. В некоторые годы температура зимних месяцев варьирует от 1...2 до –27...–32 °C. Резкое колебание темпера-

турного режима в течение суток способствует образованию притертой ледяной корки, которая отрицательно сказывается на перезимовке многолетних трав. Весна, как правило, затяжная и холодная, с частыми заморозками в мае и начале июня. Безморозный период продолжается 120...130 дней. На протяжении июня – августа воздух в дневные часы прогревается до 16...21 °С, достигая в отдельные годы 30...35 °С. Основное количество осадков (в среднем 619 мм) приходится на период вегетации растений¹ [1], [11].

Местные кормовые злаки, сформировавшиеся в крайне неоднородных природно-климатических условиях и погодных флуктуациях вегетационного периода растений, отличаются большой пластичностью и приспособляемостью к новым условиям. Они имеют большую экологическую валентность [1]. Генетическую природу адаптивных реакций природных популяций и местных сортов наряду с отдельными генами или их небольшой группой [4] связывают с действием коадаптированных блоков генов, которые контролируют развитие сложных количественных, адаптивных признаков растений (скороспелость, морозостойкость и др.). Тип и величина фенотипического выражения этих генов значительно варьирует в зависимости от условий внешней среды [5: 147].

Создание высокопродуктивных и приспособленных к местным природным факторам сортопопуляций *P. pratense* основывается на проведении искусственного отбора. В качестве критерия для выделения перспективных форм рекомендуют использовать ассоциированные с продуктивностью некоторые морфологические признаки растений: длина, ширина, угол наклона, жесткость листовых пластинок, кустистость и облиственность растения [8].

Вышеизложенное определило актуальность настоящих исследований по улучшению карельского сорта тимopheевки луговой Олонецкая местная путем проведения индивидуального отбора из исходной популяции, оценки полового потомства выделенных по фенотипу растений и получения наиболее продуктивных форм для последующего их размножения и использования в ресурсосберегающих технологиях кормопроизводства республики.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в течение 2010–2016 годов на коллекционном участке кафедры агрономии, землеустройства и кадастров Петрозаводского государственного университета, расположенном в южной агроклиматической зоне Карелии. Почва участка дерново-подзолистая, легко суглинистая, глубина пахотного горизонта 26...34 см, реакция почвенного раствора близка к нейтральной (рН 6,0), высокое содержание гумуса (5,3 %), очень высокое – подвижных форм фосфора (25...27 мг/100 г), обменного калия (24...38 мг/

100 г). В целом почвенные характеристики благоприятны для выращивания тимopheевки луговой.

Показатели линейного роста и продуктивности многолетних злаковых трав зависят от вариативности погодных условий. В полевом опыте относительно благоприятным для роста растений и формирования кормовой массы явился 2012 год: среднемесячные температуры воздуха на уровне среднемноголетних данных сочетались с избыточным количеством осадков. В течение полевых сезонов 2010, 2011, 2013 и 2015 годов неравномерное увлажнение на фоне повышенной теплообеспеченности вызвало снижение темпов линейного роста злаковых трав и продуктивности фитомассы. Комплекс неблагоприятных условий на протяжении периода вегетации 2014 года (дефицит влаги и тепла) обусловил ингибирование ростовых процессов и, как результат, уменьшение урожая зеленой массы трав.

Высокий уровень внутривидовой популяционной полиморфизма *P. pratense* определил целесообразность проведения искусственного отбора лучших по фенотипу растений. Перспективные формы (1006 шт.) выделяли среди сеяного травостоя карельского сорта Олонецкая местная на Крестовом поле Карельской государственной сельскохозяйственной опытной станции. Критерием для индивидуального отбора явились повышенные показатели длины стебля, числа листьев и размера султана. Лучшие отобранные соцветия помещали в отдельный пакет, обмолачивали в лабораторных условиях и на следующий год в конце мая семена с каждого султана высевали на делянке размером 0,3 × 1,0 м. Через два месяца более развитые растения (21...33 шт. в зависимости от наличия семян) отдельного образца высаживали в питомнике отбора с одиночным размещением растений по схеме 0,45 × 0,45 м согласно методике².

Начиная со второго года жизни *P. pratense* учеты и измерения проводили 01.07...15.07 в междоузельный период колошение...цветение растений. Полученное половое потомство (1720 шт.) после браковки изучали в соответствии с методическими указаниями по семи показателям: форма, облиственность растения, ширина листовой пластинки, длина, число стеблей, фитомасса, длина султана³. Линейные параметры соцветия определяли как среднее значение из данных измерений пяти султанов. Ниже приведены разработанные нами шкалы учета по трем первым показателям.

Шкала оценки формы растения:

- 1 балл – прямостоячая;
- 2 балла – полураскидистая;
- 3 балла – раскидистая.

Шкала оценки облиственности растения:

- 1 балл – плохая (менее 34 %);
- 2 балла – удовлетворительная (34...39 %);
- 3 балла – хорошая (40...45 %);
- 4 балла – отличная (более 45 %).

Шкала оценки ширины листовой пластинки:
 1 балл – очень узкая (3...4 мм);
 2 балла – узкая (5...7 мм);
 3 балла – широкая (8...10 мм);
 4 балла – очень широкая (более 10 мм).

Выделение лучших морфотипов проводили по результатам классификации многочисленных образцов по комплексу показателей с привлечением факторного (метод главных компонент), кластерного (метод Варде, Евклидово расстояние) и пошагового дискриминантного (метод включения) анализов [2], [6]. При этом объекты группировки – половое потомство (1720 шт.) отобранных образцов, многомерные переменные – показатели урожая зеленой массы растения за два года исследований, форма, облиственность растения, ширина листовой пластинки, длина, число стеблей, длина султана. Статистическую обработку экспериментальных данных, построение таблиц и графиков проводили на персональном компьютере с использованием программного пакета Excel и компьютерной программы StatGraphics Centurion XV.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С использованием факторного анализа выделены два фактора, характеризующие особенности структуры взаимосвязей между изученными переменными (табл. 1). По фактору F_1 положительные повышенные факторные нагрузки по основным показателям продуктивности растений свидетельствуют об одностороннем изменении переменных – урожая зеленой массы по годам, числа стеблей на одно растение и облиственности. По фактору F_2 установлена следующая

закономерность – у растений с раскидистой формой формируются более узкие листья.

При группировке 1720 отобранных растений с привлечением кластерного анализа получено шесть групп объектов, корректность (91,3 %) выделения которых подтверждена пошаговым дискриминантным анализом. Все изученные переменные явились дискриминаторами, наиболее существенно разделяющими сформированные группы и вносящими свой вклад в дискриминацию между совокупностями (табл. 2).

Наибольшее число растений (по 351 шт., или 20,4 %) приходилось на вторую и шестую группы. На рисунке представлено распределение средних значений переменных (выраженных в %) по каждой группе объектов относительно средних величин (принятых за 100 %) по всей выборке.

Для последующего отбора более продуктивных форм перспективно половое потомство из второй группы с максимальными показателями длины стебля, урожая зеленой массы по годам и числа стеблей на одно растение. Кроме того, для него характерны преимущественно прямостоячая форма растения, а также повышенные значения облиственности и длины султана.

С привлечением дискриминантного анализа получены классификационные функции (G_n , где n – номер группы) для каждой из выделенных групп полового потомства. Эти функции используют для определения принадлежности нового растения к той или иной группе при условии регистрации вышеуказанных переменных (табл. 3). Растение относят к той группе, для которой вычисленное значение функции наибольшее.

$$\begin{aligned} G_1 &= 6,56 \cdot f_r + 0,94 \cdot l_{st} + 0,25 \cdot n_{st} + 32,28 \cdot o + 25,96 \cdot w - 0,05 \cdot Y_{2011} - 0,02 \cdot Y_{2012} + 0,89 \cdot l_s - 166,22 \\ G_2 &= 8,57 \cdot f_r + 0,97 \cdot l_{st} + 0,35 \cdot n_{st} + 37,09 \cdot o + 22,38 \cdot w - 0,03 \cdot Y_{2011} - 0,01 \cdot Y_{2012} + 0,64 \cdot l_s - 191,89 \\ G_3 &= 8,12 \cdot f_r + 0,96 \cdot l_{st} + 0,29 \cdot n_{st} + 41,62 \cdot o + 26,59 \cdot w - 0,05 \cdot Y_{2011} - 0,01 \cdot Y_{2012} + 0,92 \cdot l_s - 210,34 \\ G_4 &= 9,11 \cdot f_r + 0,98 \cdot l_{st} + 0,25 \cdot n_{st} + 28,69 \cdot o + 14,86 \cdot w - 0,04 \cdot Y_{2011} - 0,01 \cdot Y_{2012} + 0,93 \cdot l_s - 141,46 \\ G_5 &= 8,96 \cdot f_r + 0,91 \cdot l_{st} + 0,21 \cdot n_{st} + 19,86 \cdot o + 24,14 \cdot w - 0,05 \cdot Y_{2011} - 0,02 \cdot Y_{2012} + 0,82 \cdot l_s - 128,22 \\ G_6 &= 11,27 \cdot f_r + 0,93 \cdot l_{st} + 0,24 \cdot n_{st} + 32,20 \cdot o + 26,29 \cdot w - 0,05 \cdot Y_{2011} - 0,02 \cdot Y_{2012} + 1,01 \cdot l_s - 175,02 \end{aligned}$$

Таблица 1

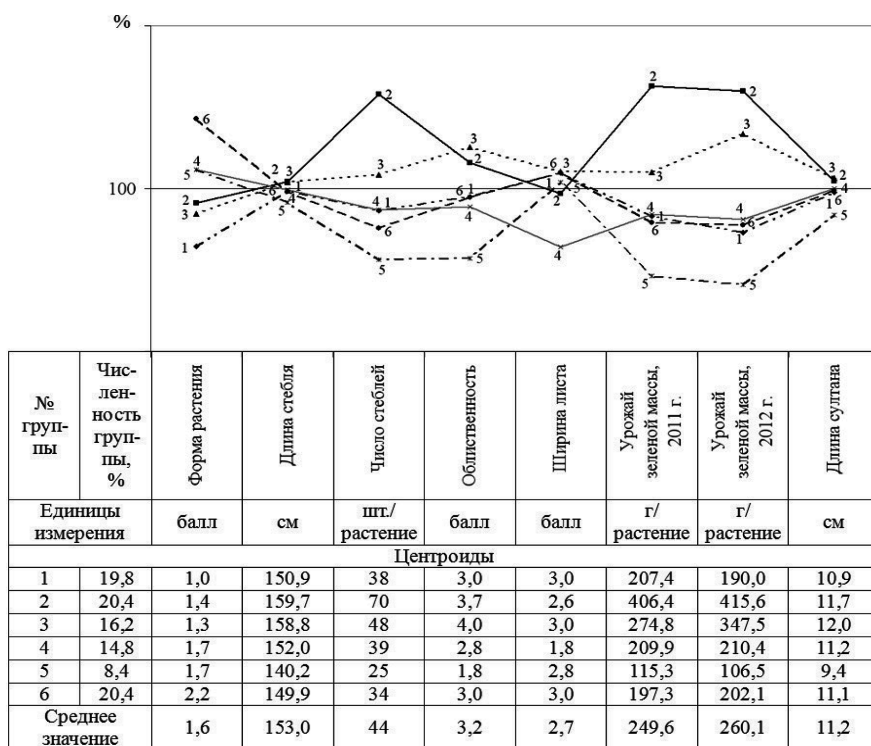
Результаты факторного анализа по отдельным морфометрическим показателям и урожаю зеленой массы полового потомства тимфеявки луговой

Переменные	Факторные нагрузки	
	F_1	F_2
Форма растения	-0,20	-0,56
Длина стебля	0,60	0,12
Число стеблей на одно растение	0,75	-0,01
Облиственность	0,74	0,26
Ширина листовой пластинки	-0,09	0,86
Урожай зеленой массы одного растения		
2011 год	0,85	0,04
2012 год	0,77	0,09
Длина султана	0,52	0,01

Таблица 2

Результаты пошаговой процедуры отбора переменных-дискриминаторов

Переменные	F-включения
Форма растения	203,7
Длина стебля	6,2
Число стеблей на одно растение	46,5
Облиственность	1200,6
Ширина листовой пластинки	538,7
Урожай зеленой массы одного растения	
2011 год	165,2
2012 год	38,6
Длина султана	6,2
	$F_{кр.} = 1,94$



Характеристика выделенных групп отобранного полового потомства тимфефевки луговой по морфометрическим показателям и урожаю зеленой массы:

- ◆— 1-я группа; —×— 4-я группа;
- 2-я группа; —*— 5-я группа;
- ▲— 3-я группа; —●— 6-я группа

Коэффициенты функций классификации для установленных групп полового потомства *P. pratense*

Таблица 3

Переменные	Обозначение	Группы					
		1	2	3	4	5	6
Форма растения	f_r	6,56	8,57	8,12	9,11	8,96	11,27
Длина стебля	l_{st}	0,94	0,97	0,96	0,98	0,91	0,93
Число стеблей на одно растение	n_{st}	0,25	0,35	0,29	0,25	0,21	0,24
Облиственность	o	32,28	37,09	41,62	28,69	19,86	32,20
Ширина листовой пластинки	w	25,96	22,38	26,59	14,86	24,14	26,29
Урожай зеленой массы одного растения							
2011 год	Y_{2011}	-0,05	-0,03	-0,05	-0,04	-0,05	-0,05
2012 год	Y_{2012}	-0,02	-0,01	-0,01	-0,01	-0,02	-0,02
Длина султана	l_s	0,89	0,64	0,92	0,93	0,82	1,01
Constant		-166,22	-191,89	-210,34	-141,46	-128,22	-175,02

Таким образом, с использованием индивидуального отбора из одновидового посева *P. pratense* карельского сорта Олонецкая местная выделены морфотипы с положительными модификациями продуктивных признаков растений. По результатам группировки полового потомства с применением отдельных методов многомерного статического анализа выделено 20,4 %

растений, отличающихся прямостоячей формой растения и наибольшими значениями длины стебля, урожая зеленой массы, числа стеблей на одно растение, а также повышенными значениями облиственности и длины султана. Выделенное половое потомство представляет интерес для дальнейшей оценки на семенную продуктивность.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Агроклиматический справочник по Карельской АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1959. 184 с.

² Методические указания по селекции и первичному семеноводству многолетних трав. М.: Россельхозакадемия, 1993. 112 с.

³ Методические указания по проведению полевых опытов с кормовыми культурами / ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса; Подгот. Ю. К. Новоселов и др. М.: ВИК, 1983. 197 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Винниченко Е. Ф. Биологические особенности кормовых дикорастущих трав в условиях культуры в Карелии // Вопросы луговодства и растениеводства в Карелии: Труды Карельского филиала АН СССР. 1956. Вып. VI. С. 48–108.
2. Дюк В. Обработка данных на ПК в примерах. СПб.: Питер, 1997. 240 с.
3. Евстратов И. В., Евстратова Л. П. Отбор перспективных морфотипов в карельской популяции *Phleum pratense* L. сорта Олонецкая местная // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 36–39.
4. Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1988. 767 с.
5. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1980. 588 с.
6. Ким Дж.-О., Мьюллер Ч. У., Клекка У. Р., Оледендерфер М. С., Блэшфилд Р. К. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
7. Морозова К. В. Злаки Карелии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 247 с.
8. Олимпиев Г. С., Титов А. Ф., Николаевская Т. С. Генетические эффекты отбора у многолетних трав. Л.: Наука, 1982. 112 с.
9. Осипов А. И., Глазко Л. А., Поздняков В. А., Полякова Л. Я. Селекция и семеноводство многолетних трав на Северо-Западе России // Кормопроизводство в условиях Севера: проблемы и пути их решения. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. С. 144–151.
10. Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.
11. Романов А. А. О климате Карелии. Петрозаводск, 1961. 139 с.
12. Юркевич М. Г. Вертикальная структура агроценозов Карелии // Кормопроизводство. 2003. № 5. С. 8–10.
13. Юркевич М. Г. Вертикальная структура поликомпонентных травостоев // Ресурсный потенциал растениеводства – основа обеспечения продовольственной безопасности. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. С. 109–110.
14. Юркевич М. Г., Ларионова Н. П. Тимофеевка луговая: продуктивность на различном фоне минеральных удобрений // Кормопроизводство. 2011. № 3. С. 21–23.

Evstratov I. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Evstratova L. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Nicolaeva E. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

WAYS TO IMPROVE KARELIAN SORT-POPULATION *PHLEUM PRATENSE* L. OLONETSKAYA LOCAL

The article presents the results of the individual selection of 1006 *P. pratense* plants from the homotypical plant stand of Olonetskaya local, Karelian sort according to the number of leaves, the length of the stem and inflorescence. The received reproductive samples (1720 items) were studied with consideration of the form, leafage, width of lamina, length, number of stems, phytomass, and anthurus length. The structure of interrelation among the above-mentioned variables was evaluated with the help of the factor analysis. The unidirectional change of the herbage crop factors (taken by the years), the number of stems per one plant, foliage and formation of more narrow blades for the plants with sprawling forms were established. The use of the combination of the cluster and recursive discriminatory analysis revealed the presence of 6 groups of reproductive samples, including the second group with maximum factors for the stem length, taken by the years herbage crop, and the number of stems per one plant with the upright form of the plant and increased foliage values for the anthurus length. One can make a conclusion that this method is promising for the subsequent selection of more productive forms. The selected reproductive samples (20,4 %) are of interest for further evaluation of seminal productivity.

Key words: common timothy (*Phleum pratense*), individual selection, morphotype, reproductive samples, morphometric factors, factor, cluster and recursive discriminatory analyses

REFERENCES

1. Vinnichenko E. F. Biological peculiarities of feeding wild-growing grass in conditions of Karelian agriculture [Biologicheskie osobennosti kormovykh dikorastushchikh trav v usloviyakh kul'tury v Karelii]. *Voprosy lugovodstva i rastenievodstva v Karelii*. Petrozavodsk, 1956. Issue VI. P. 48–108.
2. Djuk V. *Obrabotka dannykh na PK v primerakh* [Data processing on PC in examples]. St. Petersburg, Piter Publ., 1997. 240 p.
3. Evstratov I. V., Evstratova L. P. Selection of perspective morphotypes from Karelian population of the local Olonets breed of *Phleum pratense* [Otbor perspektivnykh morfotipov v karel'skoy populyatsii *Phleum pratense* L. sorta Olonetskaya mestnaya]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 8 (161). P. 36–39.
4. Zhuchenko A. A. *Adaptivnyy potentsial kul'turnykh rasteniy (ekologo-geneticheskie osnovy)* [Adaptive potential of cultivated plants (ecological and genetic basis)]. Kishinev, Shtiinca Publ., 1988. 767 p.
5. Zhuchenko A. A. *Ekologicheskaya genetika kul'turnykh rasteniy* [Ecological genetics of cultivated plants]. Kishinev, Shtiinca Publ., 1980. 588 p.
6. Kim Dzh.-O., M'juller Ch. U., Klekka U. R., Oledenderfer M. S., Bljeshfeld R. K. *Faktornyy, diskriminanny i klasterный analiz* [Factor, Discriminant, and Cluster Analysis]. Moscow, Finansy i statistika Publ., 1989. 215 p.
7. Morozova K. V. *Zlaki Karelii* [Cereals of Karelia]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2013. 247 p.
8. Olypienko G. S., Titov A. F., Nikolaevskaja T. S. *Geneticheskie efekty otbora u mnogoletnikh trav* [Genetic effects of selection in perennial grasses]. Leningrad, Nauka Publ., 1982. 112 p.
9. Osipov A. I., Glaz'ko L. A., Pozdnjakov V. A., Poljakova L. Ja. Selection and seed production of perennial grasses in the North-West of Russia [Seleksiya i semenovodstvo mnogoletnikh trav na Severo-Zapade Rossii]. *Kormoproduktivnost' v usloviyakh Severa: problemy i puti ikh resheniya*. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2007. P. 144–151.
10. Ramenskaja M. L. *Lugovaya rastitel'nost' Karelii* [Meadow vegetation of Karelia]. Petrozavodsk, 1958. 400 p.
11. Romanov A. A. *O klimate Karelii* [About the climate of Karelia]. Petrozavodsk, 1961. 139 p.
12. Jurkevich M. G. Vertical structure of agrocenoses of Karelia [Vertikal'naya struktura agrotsenozov Karelii]. *Kormoproduktivnost'.* 2003. № 5. P. 8–10.
13. Jurkevich M. G. Vertical structure of polycomponent grass stands [Vertikal'naya struktura polikomponentnykh travostoev]. *Resursnyy potentsial rastenievodstva – osnova obespecheniya prodovol'stvennoy bezopasnosti*. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2012. P. 109–110.
14. Jurkevich M. G., Larionova N. P. Timothy-grass: productivity on a different background of mineral fertilizers [Timofeevka lugovaya: produktivnost' na razlichnom fone mineral'nykh udobreniy]. *Kormoproduktivnost'.* 2011. № 3. P. 21–23.

Поступила в редакцию 02.06.2017

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ЛЯБЗИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
slyabzina@petrsu.ru

ОЛЬГА СЕРГЕЕВНА ЛАВРУКОВА

кандидат медицинских наук, доцент кафедры анатомии, топографической анатомии и оперативной хирургии, патологической анатомии, судебной медицины Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
olgalavrukova@yandex.ru

АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ ПРИХОДЬКО

начальник, ГБУЗ Республики Карелия «Бюро судебно-медицинской экспертизы» (Петрозаводск, Российская Федерация)
andrey_prihodko@list.ru

ВЯЧЕСЛАВ ЛЕОНИДОВИЧ ПОПОВ

доктор медицинских наук, профессор кафедры судебной медицины и правоведения, Первый Санкт-Петербургский государственный медицинский университет имени акад. И. П. Павлова (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
expertfm@mail.ru

РЕКОМЕНДАЦИИ ПО СБОРУ ОСНОВНОЙ ФАУНЫ ТРУПА НА МЕСТЕ ЕГО ОБНАРУЖЕНИЯ*

Во всем мире со второй половины XX века используются судебно-энтомологические методы определения давности наступления смерти. В настоящее время на территории нашей страны проводятся подобные исследования. Важной составляющей успешного использования данных методов является правильный сбор энтомологических образцов на месте осмотра трупа. Предложена укладка для сбора и транспортировки энтомологических образцов с места обнаружения трупа, методические рекомендации по ее использованию и сбору материала. Данная укладка позволит правильно и в достаточном объеме собрать материал для дальнейших исследований, а также стандартизировать действия экспертов при осмотре трупов, заселенных некрофильными насекомыми.

Ключевые слова: судебная энтомология, осмотр трупа, некрофильные насекомые, сбор энтомологических образцов, энтомологическая укладка, методические рекомендации

За период 2010–2014 годов в отдел судебно-медицинской экспертизы трупов Бюро судебно-медицинской экспертизы Республики Карелия (БСМЭ РК), в котором исследуются трупы лиц, умерших в городе Петрозаводске, Прионежском и Пряжинском районах Республики Карелия, поступили 529 трупов лиц, смерть которых наступила в условиях неочевидности (9,1 % в общей структуре танатологического материала). Из них 33 трупа были заселены некрофильными насекомыми. Большая часть из них была обнаружена вне помещений (водоемы, естественный биоценоз) [2]. Точность установления давности наступления смерти в таких случаях варьировала от нескольких недель до нескольких месяцев, что значительно затрудняло работу правоохранительных органов по установлению обстоятельств произошедшего.

Сопоставление результатов традиционных методов исследования трупа и методов исследования его микрофлоры и энтомофауны повысит точность решения этих вопросов. Перспектив-

ным представляется проведение в таких случаях комплексных экспертиз, выводы которых будут основаны как на последовательном применении традиционных методов судебной медицины, так и на анализе биотопа места обнаружения трупа, проводимом биологом.

Европейской ассоциацией судебных энтомологов (European Association for Forensic Entomology) в 2007 году предложен стандарт и методические рекомендации по сбору энтомологического материала на месте происшествия и в секционном зале, который включает в себя много различных составных частей (например, логгеры, холодильную сумку для сохранения проб, фото- и видеокамеры и др.) [5]. На территории нашей страны подобные исследования не проводятся с конца прошлого века, хотя именно тогда М. И. Марченко в соавторстве с Й.-В. Й. Найнис и В. И. Кононенко [3], [4] были предложены укладка для выезда на место обнаружения трупа, которая предполагала наличие предметов для сбора живых организмов, их транспортировки

и простейшие измерительные приборы, а также тактика эксперта при осмотре трупа, заселенного некрофильными насекомыми.

Д. В. Богомоловым с соавторами предложены методические рекомендации по применению микологических и энтомологических методов исследования при проведении судебно-медицинской экспертизы трупа для установления давности наступления смерти и возможности поспертного перемещения тела [1]. Однако авторы предлагают разрозненные инструменты и приспособления для сбора энтомологического материала, не объединяя их в стандартизированную укладку.

Цель нашей работы – разработка укладки для сбора и транспортировки энтомологических образцов и методических рекомендаций судебно-медицинскому эксперту по сбору энтомологического материала на месте обнаружения трупа.

УКЛАДКА ДЛЯ СБОРА И ТРАНСПОРТИРОВКИ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКИХ ОБРАЗЦОВ С МЕСТА ОБНАРУЖЕНИЯ ТРУПА

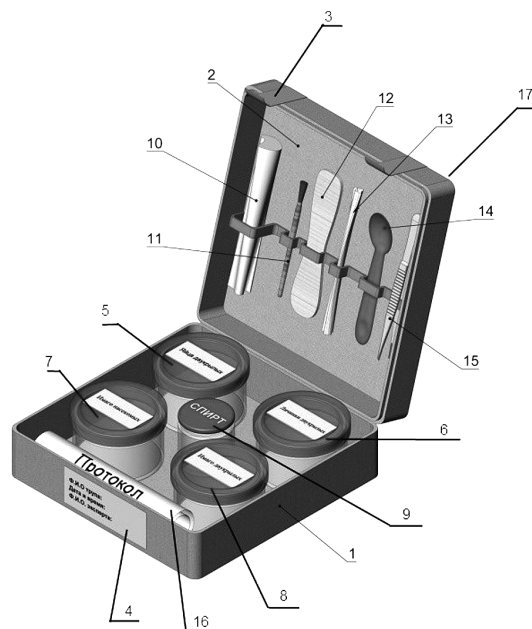
Данная укладка предполагает наличие:

1. Коробка (размеры около 15 × 15 × 10 см).
2. Крышка.
3. Клеевая лента для обеспечения сохранности собранного материала с очевидностью вскрытия.
4. Этикетка коробки укладки.
5. Контейнер (объемом до 100 мл) с завинчивающейся крышкой для сбора и хранения яиц двукрылых с фильтровальной бумагой (или лигнином) на дне.
6. Контейнер (объемом до 100 мл) с завинчивающейся крышкой для сбора и хранения личинок двукрылых с фильтровальной бумагой (или лигнином) на дне.
7. Контейнер (объемом до 100 мл) с завинчивающейся крышкой для сбора и хранения имаго двукрылых с фильтровальной бумагой (или лигнином) на дне.
8. Контейнер (объемом до 100 мл) с завинчивающейся крышкой для сбора и хранения имаго насекомых (жуков, тараканов, муравьев и пр.) с фильтровальной бумагой (или лигнином) на дне.
9. Спирт этиловый (70–95°) для сохранения мертвых образцов и инактивации имаго насекомых (около 50 мл).
10. Пакеты (из полиэтилена или бумаги) для сбора почвенной пробы (не менее двух штук).
11. Кисточка для сбора яиц насекомых.
12. Шпатель для поиска внедрившихся в почву насекомых.
13. Перчатки медицинские одноразовые.
14. Ложка для сбора личинок.
15. Пинцет (можно использовать глазной) для сбора личинок и взрослых насекомых.

16. Протокол.

17. Инструкция по применению (отпечатанная на внешней стороне коробки укладки).

Укладка и ее содержимое представлены на рисунке.



Укладка для сбора и транспортировки энтомологических образцов с места обнаружения трупа: 1 – коробка, 2 – крышка, 3 – клеевая лента, 4 – этикетка коробки укладки, 5 – контейнер для яиц двукрылых, 6 – контейнер для личинок двукрылых, 7 – контейнер для имаго двукрылых, 8 – контейнер для имаго жуков и других насекомых, 9 – спирт этиловый, 10 – пакеты, 11 – кисточка, 12 – шпатель, 13 – перчатки медицинские, 14 – ложка, 15 – пинцет, 16 – протокол, 17 – инструкция (на внешней стороне коробки укладки)

Для сбора энтомологического материала на месте обнаружения трупа для экспертов предлагается следующая инструкция. Текст инструкции напечатан на внешней стороне коробки укладки.

ИНСТРУКЦИЯ ПО РАБОТЕ С УКЛАДКОЙ ПРИ ОСМОТРЕ ТРУПА НА МЕСТЕ ЕГО ОБНАРУЖЕНИЯ

При осмотре трупа с наличием на нем насекомых разных стадий развития необходимо распечатать укладку.

Следует определить и занести в протокол:

- ФИО трупа;
- дату, время и место осмотра;
- состояние трупа;
- температуру трупа, почвы, окружающей среды, личиночной массы (при ее наличии);
- присутствие насекомых на трупе: мух (яиц, личинок, куколок (= пупариев), имаго), жуков, тараканов, муравьев. Указывается месторасположение насекомых на трупе (голова, туловище, конечности), или рядом, или под ним;

- места их скопления (глаза, рот, нос, заднепроходное отверстие, края ран и др.);
- наличие на трупе прижизненных или посмертных повреждений – разрушение кожных покровов, анатомических структур лица и прочее от других животных (грызунов, кошек, собак, птиц и др.);
- ФИО эксперта.

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО СБОРУ МАТЕРИАЛА

Живых насекомых эксперт собирает осторожно с максимальным сохранением их целостности. Все образцы отбираются в специальные маркированные контейнеры, на дно которых помещена фильтровальная бумага для предотвращения слипания насекомых. Контейнер должен быть закрыт от расползания собранного материала.

Сбор образцов производится различными способами в зависимости от стадии развития насекомых. Для сбора мелких яиц двукрылых используют кисточку, с помощью которой яйца переносят в специальный контейнер. При транспортировке большая часть яиц может погибнуть, поэтому необходимо собрать достаточное их количество.

Личинок двукрылых в зависимости от возраста собирают либо кисточкой (личинок первого и второго возраста, которые отличаются по размерам), либо ложкой в достаточном количестве (50–70 особей).

Личинок помещают в отдельный контейнер, заполняя его не более чем на 1/3. Куколки забираются ложкой и переносятся в отдельный контейнер. Взрослых насекомых (имаго мух, жуков, муравьев и др.) отлавливают пинцетом или руками и помещают в контейнер, далее инактивируют (умерщвляют) с помощью спирта.

В случае сбора мертвых насекомых, независимо от стадии развития, их сохраняют в спирте (70–95°).

На этикетке коробки укладки указывают: ФИО трупа, дату, время, место сбора материала, ФИО эксперта. Далее коробка опечатывается клеевой лентой с очевидностью вскрытия, помещается удостоверяющей записью и передается следователю для последующего назначения экспертизы. В процессе сбора ведется фотодокументация.

Собранный живой материал может находиться в коробке при комнатной температуре не более суток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование укладки для сбора и транспортировки энтомологических образцов с места обнаружения трупа позволяет эксперту правильно и в достаточном объеме собрать материал для дальнейших исследований, а также стандартизировать действия экспертов в случаях осмотра трупов, заселенных некрофильными насекомыми.

* Статья подготовлена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках госзадания № 656-17.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богомолов Д. В., Таргашин А. В., Павлова А. З., Денисова О. П., Аманмурадов А. Х., Пирязева Е. А., Бобров А. П. Применение микологических и энтомологических исследований при проведении судебно-медицинской экспертизы трупа для установления давности наступления смерти и возможности посмертного перемещения тела. М., 2014. 29 с.
2. Лаврукова О. С., Приходько А. Н. Анализ количества случаев смерти лиц в условиях неочевидности по данным отдела судебно-медицинской экспертизы трупов ГБУЗ «Бюро СМЭ» МЗиСР РК за 2010–2014 гг. // Альманах судебной медицины. 2015. № 28. С. 15.
3. Марченко М. И., Кононенко В. И. Практическое руководство по судебной энтомологии. Харьков, 1991. 69 с.
4. Найнис Й. - В. Й., Марченко М. И. Методика исследования фауны при судебно-медицинской экспертизе трупа // Судебно-медицинская экспертиза. 1989. Т. 32. № 4. С. 3–5.
5. Amendt J., Campobasso C., Gaudry E., Reiter C., LeBlanc H., Hall M. J. R. Best practice in forensic entomology-standards and guidelines // International Journal of Legal Medicine. 2006. Vol. 121. Issue 2. P. 90–104.

Lyabzina S. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Lavrukova O. S., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Prikhod'ko A. N., Forensic Medical Expertise Bureau of the Republic of Karelia
(Petrozavodsk, Russian Federation)
Popov V. L., Pavlov First Saint Petersburg State Medical University
(St. Petersburg, Russian Federation)

GUIDANCE ON THE CORPSE'S FAUNA COLLECTION ON THE SCENE OF CRIME

In forensic medicine, beginning from the 20th century, the use of entomological methods for determining the time of death is widely employed throughout the world. An important component of the successful use of these methods is a collection of in-

sects from corpses on site. A particular packing for the entomological collection and further transportation to a laboratory place is described. The packing consists of some containers and tools used for collection of larvae, pupas and etc. The instruction enclosed in packing allows its proper usage. The process of corpse examination carried out by forensic medical experts is also standardized.

Key words: forensic entomology, sampling at the crime scene, insects on corpse, methodical guidance

REFERENCES

1. Bogomolov D. V., Targashin A. V., Pavlova A. Z., Denisova O. P., Amanmuradov A. Kh., Piryazeva E. A., Bobrov A. P. *Primenenie mikologicheskikh i entomologicheskikh issledovaniy pri provedenii sudebno-medit-sinskoj ekspertizy trupa dlya ustanovleniya davnosti nastupleniya smerti i vozmozhnosti posmertnogo peremeshcheniya tela* [The use of mycological and entomological studies during the forensic examination of the corpse to establish the timing of death and the possibility of posthumous movement of the body]. Moscow, 2014. 29 p.
2. Lavrukova O. S., Prikhod'ko A. N. The analysis of cases of death of the person "in conditions of no evidence" in Karelia in 2010–2014 [Analiz kolichestva sluchaev smerti lits v usloviyakh neochevidnosti po dannym otdela sudebno-medit-sinskoj ekspertizy trupov GBUZ "Byuro SME" MZiSR RK za 2010–2014 gg.]. *Al'manakh sudebnoy meditsiny*. 2015. № 28. P. 15.
3. Marchenko M. I., Kononenko V. I. *Prakticheskoe rukovodstvo po sudebnoy entomologii* [Practical guidance on forensic entomology]. Kharkov, 1991. 69 p.
4. Nainis I. - V. I., Marchenko M. I. Method of fauna investigation in medicolegal examination of a cadaver [Metodika issledovaniya fauny pri sudebno-medit-sinskoj ekspertize trupa]. *Sudebno-medit-sinskaya ekspertiza*. 1989. Vol. 32. № 4. P. 3–5.
5. Amendt J., Campobasso C., Gaudry E., Reiter C., LeBlanc H., Hall M. J. R. Best practice in forensic entomology—standards and guidelines // *International Journal of Legal Medicine*. 2006. Vol. 121. Issue 2. P. 90–104.

Поступила в редакцию 12.04.2017

ДМИТРИЙ СЕРГЕЕВИЧ МОСЕЕВ

научный сотрудник, Северо-Западное отделение Института океанологии имени П. П. Ширшова РАН (Архангельск, Российская Федерация)
viking029@yandex.ru

ЛЮДМИЛА АЛЕКСАНДРОВНА СЕРГИЕНКО

доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
saltmarsh@mail.ru

К ФЛОРЕ ОСТРОВОВ АРХИПЕЛАГА ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА И СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ (аннотированный список видов)*

Приведены результаты обработки флористических сборов на островах архипелага Земля Франца-Иосифа (ЗФИ) и севера архипелага Новая Земля (НЗ), расположенных в европейском секторе Российской Арктики. Исследования проведены на 12 островах ЗФИ: Алджера, Белл, Гукера, Джексона, Ева-Лив, Земля Георга, Кейна, Ли-Смита, Мейбел, Сальма, Хейса, Этериджа и 2 островах НЗ: районе залива Русская Гавань на о. Северный и о. Восточный в группе Оранских островов. На трех островах – Сальма, Ли-Смита, Этериджа – исследование растительного покрова проводилось впервые. На основе собранной гербарной коллекции составлен аннотированный список видов, насчитывающий 43 вида цветковых растений, относящихся к 26 родам и 10 семействам. После названия вида приводятся номенклатурные цитаты, указана его экологическая приуроченность, встречаемость и обилие, отмечена фенофаза, в которой вид находился на момент исследований, охарактеризовано распространение вида в пределах исследуемых районов и его общий ареал. Впервые для флоры ЗФИ на о-ве Сальма собран *Saxifraga svalbardensis* Øvstedal., эндемичный для флоры соседнего с ЗФИ архипелага Шпицберген. Вид не приводится в фундаментальной многотомной сводке «Арктическая флора СССР» и ранее не был указан для российского сектора Арктики.

Ключевые слова: флора, цветковые растения, Арктика, архипелаг Земля Франца-Иосифа, архипелаг Новая Земля

ВВЕДЕНИЕ

В 2016 году, с 30 июля по 2 сентября, были проведены полевые исследования в составе комплексной экспедиции по Проекту Программы развития ООН в России, Глобального экологического фонда и Минприроды России (ПРООН/ГЭФ-МПР) «Задачи сохранения биоразнообразия в политике и программах развития энергетического сектора России», в рамках поддержки комплекса мер, направленных на сохранение биологического разнообразия, в том числе на предотвращение гибели объектов животного мира в случае разливов нефти и нефтепродуктов в Арктической зоне Российской Федерации.

Известная уязвимость и низкая способность растительности Арктики к самовосстановлению делают необходимым целенаправленное изучение ее флоры и растительности, в том числе для ведения экологического мониторинга на природоохранных арктических территориях. В связи с промышленным освоением шельфа Баренцева и Карского морей на первое место выходят проблемы охраны природы арктических островов. Загрязнение берегов островов при разливах нефти может привести к деградации приморских (и не только) растительных сообществ, что

в дальнейшем повлечет изменения для всей островной экосистемы.

Земля Франца-Иосифа – самая северная островная суша Евразии, лежащая на северной окраине материкового шельфа Баренцева моря. Архипелаг включает 192 острова общей площадью 16 тыс. км², которые размещаются в высокоширотной Арктике от 79° до 82° параллели. Острова преимущественно небольшие по своим размерам, представляют собой останцы почти горизонтального базальтового плато, в значительной степени погребенного под ледниковым покровом и расчлененного тектоническими разломами [6], [7].

Архипелаг расположен в арктической климатической зоне. Средняя температура в июле (самом теплом месяце) +0,7 °С. Безморозный период отсутствует [8], [9]. Непрерывный вегетационный период, составляющий около двух месяцев (июль – август), обусловлен крайне коротким периодом положительных температур воздуха. Ледники развиты на 56 островах, общее оледенение занимает 85 % территории архипелага [7].

В настоящее время на о. Хейса действует метеостанция имени Э. Т. Кренкеля (ОГМС им. Э. Т. Кренкеля). Ранее действующие метеостанции на островах Рудольфа (бухта Теплиц)

и Гукера (бухта Тихая) закрыты соответственно в 1995 и 1957 годах. Метеостанция на о. Земля Александры была закрыта в 1991 году, однако в п. Нагурское в 2013 году установлен действующий метеорологический комплекс.

Высокоширотное положение архипелага, бедные по содержанию элементов минерального питания почвы, суровый арктический климат обуславливают бедность видового состава цветковых растений, общее число видов которых для ЗФИ не превышает 53 [17], [23].

Растительный покров на большинстве островов ЗФИ главным образом приурочен к небольшим мысам, освобожденным от ледникового покрова, и представлен в основном интразональными сообществами травяно-мохово-лишайниковых высокоарктических тундр, приуроченных к морским абразионным террасам островов, а также сильно разреженными растительными группировками полярных пустынь, приуроченных к щебнистым холмам и побережьям островов с ледниковой аккумуляцией. По геоботаническому районированию В. Д. Александровой, изученная территория относится к северному варианту зоны полярных пустынь [3].

История изучения флоры сосудистых растений ЗФИ началась вместе с историей открытия и освоения архипелага во второй половине XIX века в ходе экспедиций под руководством Ю. Пайера, Б. Ли-Смита, Ф. Г. Джексона [17], [27]. В 1901 году в первой русской экспедиции на ледоколе «Ермак» И. В. Палибиным были собраны образцы цветковых растений на мысе Флора (о. Нортбрук) и о. Хохштеттера, список которых приведен в его работе [15]. К 1932 году для архипелага было известно уже 36 видов цветковых растений [27]. В 70-х – начале 80-х годов прошлого века после долгого перерыва геоботанические и флористические исследования на архипелаге были возобновлены. Их результаты отражены в работах В. Д. Александровой для северной части о. Земля Александры [1], [2], [3], И. Н. Сафроновой для островов Мейбел и Гукера [17], [18]. В 2015 году вышла монография «Растения и грибы полярных пустынь северного полушария» под ред. Н. В. Матвеевой. В монографии впервые приведены и проанализированы как все опубликованные данные, так и оригинальные материалы авторов по зоне полярных пустынь [13].

Северный остров архипелага Новая Земля расположен между Баренцевым и Карским морями в европейском секторе Российской Арктики. Его северная точка – мыс Желания ($76^{\circ}54'25''$ с. ш., $68^{\circ}31'58''$ в. д.), расположена на 3 градуса южнее ЗФИ, вегетационный период здесь длится почти три месяца – с середины июня до начала сентября [3], [20]. Климатические условия северной оконечности Северного острова Новой Земли несколько мягче по сравнению с Землей Франца-Иосифа. Климат морской арктический.

Средние температуры июля по метеостанции Русская Гавань $+4,2^{\circ}\text{C}$, мыс Желания $+1,8^{\circ}\text{C}$ [16]. Вегетационный период длится с середины июня до начала сентября.

Особенности флоры и растительности Северного острова НЗ отражены в работе В. Д. Александровой [3]. Большой вклад в изучение растительного покрова западного побережья Новой Земли внесли экспедиции Морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ) 1991–1998 годов под руководством П. В. Боярского. Благодаря исследованиям для побережья губы Крестовая на Северном острове НЗ выявлено 117 видов сосудистых растений [10]. В научно-техническом отчете «Парк Виллема Баренца на Новой Земле» для проектируемой территории парка (с 2011 года территория ФГБУ «Национальный парк “Русская Арктика”») отмечено 64 вида цветковых растений [16]. В пределах архипелага НЗ, на территории, подконтрольной парку, нами исследован лишь небольшой остров Восточный из группы Больших Оранских островов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Флористические исследования на островах проводились на маршрутах и геоботанических площадках в августе 2016 года в ходе комплексной экспедиции «Открытый океан: Архипелаги Арктики – 2016» («О2А2–2016»).

Работы были проведены на 2 архипелагах (рис. 1): на 12 островах Земли Франца-Иосифа и 2 островах Новой Земли, где были выбраны приоритетные точки по ведению мониторинга растительных арктических сообществ.

На островах Земля Георга гербарные экземпляры собраны М. В. Гаврило, на о. Белл – А. Б. Крашенинниковым и Е. М. Кузьминым.

На обследованных территориях арктических архипелагов, основываясь на географическом положении островов и степени экспонирования их берегов к морской акватории, выделено несколько районов:

1. Острова южной и западной части ЗФИ (далее в тексте статьи указываемые как южная часть) омываются основной акваторией Баренцева моря.

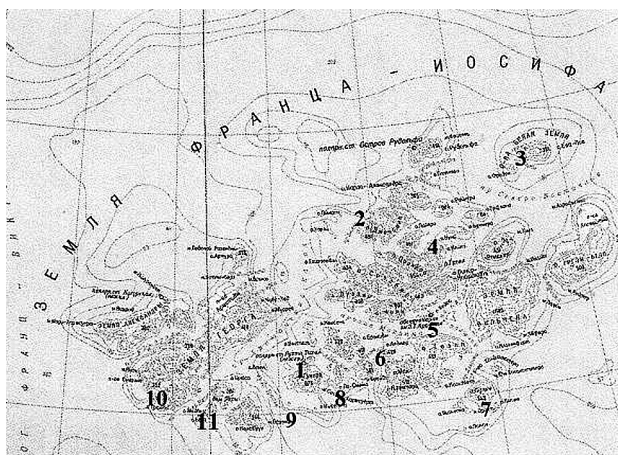
2. Острова северной и центральной части ЗФИ (далее в тексте статьи указываемые как северная часть) расположены севернее основной акватории Баренцева моря. В этом районе острова Алджера, Хейса, Кейна находятся во внутренней части архипелага и омываются проливами и небольшими заливами Баренцева моря. Северные побережья островов Джексона и Ева-Лив обращены к акватории Арктического бассейна Северного Ледовитого океана.

3. Район северной оконечности архипелага Новая Земля с небольшими фиордовыми заливами, расположенный южнее архипелага ЗФИ и омываемый водами Баренцева моря.

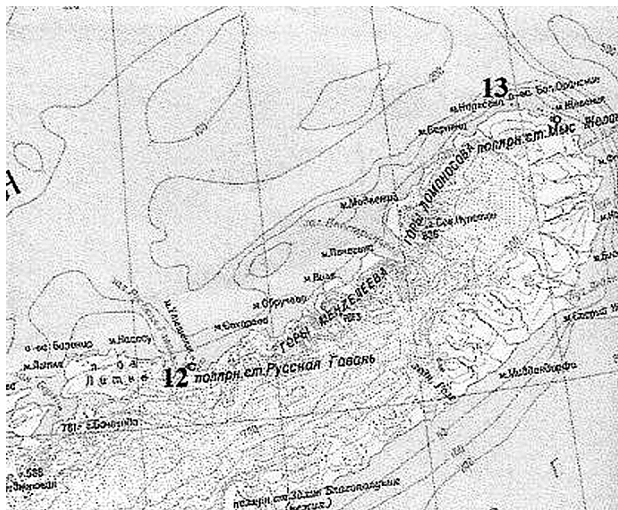
Побережья южных островов ЗФИ включают следующие обследованные точки: 1 – о. Гукера (бухта Тихая), 7 – о. Сальма, 8 – о. Ли-Смита (мыс Виттенберга), 9 – о. Большой Этериджа, 10 – о. Земля Георга (залив Грея), 11 – о. Мейбел (мыс Конрада) и о. Белл (см. рис. 1).

Побережья северных островов ЗФИ включают следующие обследованные точки: 2 – о. Джексона (мыс Норвегия), 3 – о. Ева-Лив (мыс Ключ), 4 – о. Кейна, 5 – о. Хейса (район полярной станции им. Э. Кренкеля и мыс Останцовый), 6 – о. Алджера (мыс Подгорный).

На побережье Новой Земли обследованы две точки: 12 – залив Русская Гавань Северного острова и 13 – Оранские острова (о. Восточный) (см. рис. 1).



а)



б)

Рис. 1. Картосхемы района флористических исследований: а) Земля Франца-Иосифа: 1 – о. Гукера (бухта Тихая), 2 – о. Джексона (мыс Норвегия), 3 – о. Ева-Лив (мыс Ключ), 4 – о. Кейна, 5 – о. Хейса (полярная станция им. Э. Кренкеля и мыс Останцовый), 6 – о. Алджера (мыс Подгорный), 7 – о. Сальма, 8 – о. Ли-Смита (мыс Виттенберга), 9 – о. Большой Этериджа, 10 – о. Земля Георга (залив Грея), 11 – о-ва Мейбел и Белл;

б) Северный остров Новой Земли; 12 – залив Русская Гавань, 13 – Большие Оранские острова

По характеру рельефа и механическому составу почвогрунтов на побережьях островов выделяются следующие экотопы, отличающиеся по составу растительного покрова (таблица).

Для сосудистых растений оценка встречаемости видов проведена по модифицированной шкале Н. В. Матвеевой, Л. Л. Заноха [12] для архипелага Северная Земля: часто – вид встречается на острове в 60–100 % описаний, нередко – в 40–60 % описаний, спорадически (изредка) – в 20–40 % описаний, редко – в 1–20 % описаний. Для оценки обилия видов использовались две градации: обилен – проективное покрытие в большинстве сообществ (площадок) более 20 %; не обилен – < 20 %. Для всех растений указывается фенофаза, в которой растение находилось на момент исследований: вег. – вегетативная, бут. – бутонизация, цвет. – цветение, конец цветения, плод. – плодоношение.

Объем и названия таксонов даются, в основном, в соответствии с международной специализированной базой данных «The plant list» [30] с учетом изменений, зафиксированных в международном указателе научных названий растений (IPNI) и в электронной версии Панарктической Флоры (PAF) [25]. Последовательность семейств дается по системе А. Энглера. В пределах семейств виды расположены в алфавитном порядке. Географические группы даны по сводке Н. А. Секретаревой [19]. В списке названия географических групп приводятся под следующими аббревиатурами: долготные: Ц – циркумполярный, Амф – амфиатлантический, ЕА-ЗАм – евразийско-западноамериканский, С-Ам – сибирско-американский, Чук-Ам-Ев – чукотско-американо-европейский, Шпиц – шпицбергенский; широтные: А – арктический, АА – арктоальпийский, АБ – арктобореальный.

Определение видов цветковых растений проводилось сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова: к. б. н. В. В. Петровским, к. б. н. Т. М. Королевой и авторами статьи.

В статье приняты следующие сокращения названий: БИН РАН – Ботанический институт РАН им. В. Л. Комарова, ЗФИ – Земля Франца-Иосифа, НЗ – Новая Земля, МАКЭ – Морская арктическая комплексная экспедиция под руководством П. В. Боярского.

РЕЗУЛЬТАТЫ

СПИСОК ВИДОВ, СОБРАННЫХ НА ОСТРОВАХ ЗФИ И НЗ

1. Семейство *Poaceae* – Мятликовые (Злаки)

1. *Alopecurus magellanicus* Lam., 1791, Tabl. Encycl. 1: 168. – **Лисохвост магелланский**

Экология. Очень эвритопный вид, на ЗФИ обитает в разнообразных экотопах, но наиболее характерен для переувлажненных приморских террас, берегов ледниковых ручьев и озер, где

Состав растительного покрова разных экотопов зоны полярных пустынь архипелагов западного сектора Российской Арктики

Тип экотопа	Острова (точки) с наличием экотопа	Тип грунта	Тип растительности
Абразионные морские террасы	Гукера, Джексона, Хейса (район ст. им. Э. Т. Кренкеля), Алджера, Кейна, Северный (Русская Гавань)	Суглинистый и щебнисто-суглинистый на увлажненных участках	Сомкнутые сообщества травяно-мохово-лишайниковых высокоарктических тундр. Общее проективное покрытие до 60–100 %
		Щебнисто-супесчаный на сухих участках	Лишайниково-травяно-моховые сообщества с общим проективным покрытием (ОПП) до 50 %
Приморские аккумулятивные террасы	Кейна	Суглинистый и супесчаный в ложбинах	Мохово-травяные и моховые сообщества в ложбинах с выраженным талым стоком (ОПП до 60 %)
	Кейна, Мейбел	Торфянисто-супесчаный на буграх пучения	Травяно-мохово-лишайниковые семиагрегации (ОПП до 30 %), реже более сомкнутые сообщества тундрового типа (ОПП до 50–60 %)
Склоны осыпных берегов	Склоны обращены на юг; Гукера, Земля Георга, Джексона	Супесчаный, торфянисто-суглинистый, щебнисто-супесчаный	Сомкнутые травяно-моховые луговины под птичьими базарами (ОПП до 60–100 %), на склонах без птичьих базаров формируются мохово-травяные семиагрегации (ОПП 10–30 %)
	Наветренные склоны; Восточный группы Оранских островов		Редкие моховые и мохово-травяные семиагрегации при наличии обширного птичьего базара (ОПП < 10 %), местами обширные склоны лишены растительного покрова
Минеральные болота высоких морских террас	Гукера, Джексона	Торфянистый	Сомкнутые моховые и мохово-злаковые сообщества (ОПП до 100 %)
Вершины и склоны моренных холмов	Кейна	Щебнистый, щебнисто-суглинистый	Сильно разреженные полярнопустынные группировки лишайников, в приямках агрегации мхов, иногда сосудистых растений, ОПП последних < 1 %
Приподнятые над уровнем моря равнины коренных берегов	Восточный группы Оранских островов	Известково-супесчаный с примесью щебня	Сильно разреженные полярнопустынные группировки накипных лишайников, в приямках мхов и сосудистых растений, ОПП последних < 1 %
Обширные песчаные и песчано-галечные пляжи	Хейса (мыс Останцовый), Мейбел, Восточный, Белл	Пески разных фракций, галька, гравий	Редкие пятна растительности в виде агрегаций из мхов и сосудистых растений в микроложбинках и приямках (ОПП 1–5 %)
Внутренняя сторона берегов лагунных озер	Мейбел	Пески, гравий, супеси	Семиагрегации из сосудистых растений, мхов и лишайников (ОПП 1–10 %)
Берега ледниковых озер и ручьев на моренах	Сальма, Ли-Смита	Моренные каменистые грунты из валунов и гальки с примесью мелкозема в расщелинах камней	Моховые и травяно-моховые семиагрегации (ОПП 5–20 %) либо прибрежные сообщества, расположенные вдоль берегов ручьев с примесью сосудистых растений и лишайников (ОПП 10–30 %)
	Северный (Русская Гавань)	Щебнистый	Травяно-лишайниковые семиагрегации
Низкие бугры на берегах ледниковых озер, лежащих на морских террасах высоких уровней	Хейса	Суглинисто-щебнистый, супесчано-щебнистый	Травяно-мохово-лишайниковые сообщества (ОПП 20–40 %)
Русла ручьев и акватории ледниковых озер	Северный (Русская Гавань), Гукера, Сальма, Ли-Смита, Мейбел	Щебнистый, щебнисто-илистый, илистый	Моховые агрегации, реже полуводные сообщества сосудистых растений из <i>Pleuropogon sabinii</i>
Ложбины за скалами старых приморских береговых валов	Большой Этериджа, Ева-Лив	Гравийно-песчаный	Мохово-лишайниковые агрегации (о. Ева-Лив), мохово-травяные семиагрегации (о. Большой Этериджа)
Береговые валы в зоне импульверизации морских брызг	Все острова	Галечно-гравийный, валунно-галечный	Агрегации сосудистых растений (Русская Гавань, Мейбел) и сообщества накипных лишайников по всем островам
Полигональные моренные равнины с эрозийным расчленением	Ева-Лив, Большой Этериджа	Галечно-щебнистый, галечный, в мерзлотных трещинах мелкозем	Мохово-лишайниковые агрегации в мерзлотных трещинах (Ева-Лив), травяно-мохово-лишайниковые агрегации (Большой Этериджа), ОПП – 1–5 %
Прибрежные обширные моренные гряды («языки морен»)	Земля Георга	Валунно-галечный с примесью мелкозема в расщелинах и приямках	Агрегации сосудистых растений, мхов и кустистых лишайников в приямках (ОПП 1–5 %)

растет на суглинисто-торфянистых субстратах мохово-злаковых сообществ. Образует заросли на склонах южной экспозиции под птичьими базарами. В заливе Русская Гавань НЗ является субдоминантом травяно-моховых сообществ, где растет в местообитаниях с выраженным талым стоком на суглинистых грунтах, вдоль берегов ручья, вытекающего из ледникового озера Мелкое.

Фенофаза – плод.

Распространение. Ц, АА, ЗФИ: северная часть: 2, 6 – часто, 5 – спорадически, 4 – редко; южная часть: 1, 11 – часто, 7, 8 – нередко. НЗ: 12 – часто. Есть в гербарных сборах с островов Белл и Земля Георга. Везде обилен.

Примечание. Современные номенклатурные системы объединяют в один агрегированный таксон *Alopecurus magellanicus* agg. все виды этого комплекса лисохвостов, произрастающие в приполярных и альпийских регионах обоих полушарий.

2. *Deschampsia brevifolia* R. Br., 1823, Chlor. Melvill.: 33 (-34). – Луговик коротколистный

Экология. На архипелагах занимает переувлажненные местообитания с выраженным стоком талых вод, по берегам ручьев ледникового происхождения, в злаково-моховых сообществах. Растет на суглинисто-торфянистых субстратах.

Фенофаза – плод.

Распространение. С-Ам, А, ЗФИ: 11 – редко. Не обилен. НЗ: 12 – часто. Обилен.

Примечание. В работах И. Н. Сафроновой [17], [18] для острова Мейбел в тех же местообитаниях отмечается близкородственный *D. alpina* (L.) Roem. et Schult, который имеет амфиатлантический, преимущественно арктический ареал [4], [19]. В то же время в «Арктической флоре СССР» [4] *D. brevifolia* R. Br. не приводится для ЗФИ. В монографии «Растения и грибы полярных пустынь северного полушария» [13] для всех исследованных точек ЗФИ приводится родственный вид *D. borealis*, который также отмечен для соседнего архипелага Шпицберген [28]. Тем не менее в трактовке «The Plant List» [30] все северные расы луговика включены в синонимы вида с очень широким ареалом – *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv, обладающего значительной экологической пластичностью. В «Обзоре флоры архипелага Новая Земля» [5] для залива Русская Гавань вид не отмечен, но приводятся близкородственные виды *D. alpina*, *D. borealis*, также отмеченные для флоры всего Северного острова. В работе А. Н. Кулиева [10] для залива Русская Гавань указан родственный *D. alpina*, который растет на приморской террасе в черте полярной станции. Отметим, что *D. brevifolia* отмечен в основном для Южного острова НЗ [4]. В. В. Петровским (БИН РАН) для всех точек архипелагов раса определена как *Deschampsia brevifolia* R. Br.

Для Земли Франца-Иосифа в такой трактовке вид определяется впервые.

3. *Dupontia fisheri* R. Br., 1823, Chlor. Melvill.: 33. – Дюпонция Фишера

Экология. Занимает сильно увлажненные местообитания по берегам озер и ручьев в дюпонтиево-моховых и травяно-моховых сообществах, на суглинистых и суглинисто-щебнистых субстратах с выраженным талым стоком от снежников.

Фенофаза – цвет., плод.

Распространение. Ц, А, ЗФИ, северная и южная части: 6, 1, 7, 11 – спорадически. Обилен. Для флоры островов Алджер и Сальма вид приводится впервые. На Северном острове архипелага НЗ в указанных районах не отмечен, но приводится в научном отчете [16] и монографии [13].

4. *Pleuropogon sabinii* R. Br., 1823, Chlor. Melvill.: 33 (-32). – Плевропогон Сабина (рис. 2)

Экология. На ЗФИ произрастает в ледниковых ручьях и по их берегам. На НЗ отмечен в небольшом количестве в поясе прибрежно-водной растительности ледникового озера Мелкое, в моховом сообществе, на илисто-песчаном субстрате.

Фенофаза – Русская Гавань – цвет. (сбор 5.08.16), о. Мейбел – плод. (сбор 25.08.16).

Распространение. Ц, А, заходящий в субарктические высокогорья. ЗФИ: 11 – нередко. Обилен. НЗ: 12 – редко. Не обилен.



Рис. 2. *Pleuropogon sabinii* R. Br. – Плевропогон Сабина в озере побережья залива Русская Гавань (фото Д. Мосеева)

5. *Phippsia algida* (Sol.) R. Br., 1823, Chlor. Melvill.: 27. – Фиппсия холодолюбивая

Экология. Занимает разнообразные экотопы на островах Гукера и Хейса ЗФИ, заливе Русская Гавань НЗ, встречается также в антропогенно нарушенных местообитаниях. Наиболее характерен для суглинистых субстратов увлажненных экотопов, в травяно-моховых и злаковых сообществах на бровках абразионных морских террас разного уровня.

Фенофаза – вег., плод.

Распространение. Ц, А, заходящий в субарктические высокогорья. ЗФИ, северная часть: 4, 5, 6 – часто, 2 – спорадически; южная часть:

1, 7, 8, 10, 11 – часто, 9 – нередко. Везде обилён. НЗ: 12 – спорадически, 13 – редко. Не обилён.

6. *Poa abbreviata* R. Br., 1823, Chlor. Melvill.: 29. – Мятлик укороченный

Экология. Приурочен к хорошо дренируемым типам местообитаний: каменисто-щебнистым склонам морских террас, щебнистым шлейфам, террасам с дресвяно-песчаным субстратом. Наиболее характерен для травяно-мохово-лишайниковых сообществ с суглинистыми, реже щебнисто-суглинистыми слабо увлажненными субстратами. На островах Гукера и Хейса ЗФИ, в заливе Русская Гавань встречается в антропогенно нарушенных местообитаниях, на бровках абразионных морских террас разного уровня и на низких аккумулятивных террасах.

Фенофаза – плод.

Распространение. Ц, АА. ЗФИ: северная часть: 4, 6 – нередко, 2, 5 – спорадически; южная часть: 1 – нередко, 8, 10, 11 – спорадически. Обилён. На Северном острове НЗ в заливе Русская Гавань и Оранских островах в ходе экспедиционных работ вид не обнаружен, однако имеются литературные сведения о произрастании вида в северной оконечности НЗ (Русская Гавань) [5] и других точках о. Северный [10], [13], [16], [24].

7. *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. s. l., 1918, Svensk Fanerogamfl.: 91. – Мятлик высокогорный

Экология. На ЗФИ наиболее характерен для травяно-моховых сообществ суглинистых и глинистых субстратов приморских террас с выраженным ледниковым стоком. В заливе Русская Гавань встречается редко в мохово-злаковых сообществах вдоль берега ручья, вытекающего из ледникового озера Мелкое.

Фенофаза – цвет., плод.

Распространение. Ц, АА. ЗФИ: северная и южная части: 2, 5, 1, 11 – спорадически. Есть в гербарных сборах с острова Земля Георга. Везде обилён. НЗ: 12 – редко. Не обилён.

7a. *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand, 1934, Skr. Svalbard Nordishavet 62: 89 (1934). – Мятлик высокогорный живородящий

Экология. Приурочен к щебнисто-каменистым склонам приморских террас с выраженным ледниковым стоком, где растёт в травяно-моховых сообществах, образует заросли на склонах южной экспозиции под птичьими базарами.

Фенофаза – цвет., плод.

Распространение. Ц, АА. ЗФИ: северная часть: 2 – нередко, 4 – редко; южная часть: 1 – нередко, 11 – редко. В точках 2, 1 – обилён, в точках 4, 11 – не обилён. Отмечен в гербарных сборах с о. Земля Георга.

8. *Poa alpina* L. subsp. *vivipara* (L.) Arcang., 1882, Comp. Fl. Ital.: 785. – Мятлик альпийский живородящий

Экология. Занимает переувлажненные суглинистые субстраты травяно-моховых сооб-

ществ, в долине ручья, вытекающего из ледникового озера Мелкое. Согласно «Арктической флоре СССР» [4], северная граница ареала *P. alpina* L. проходит немногим южнее залива Русская Гавань (76° с. ш.).

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, АА. НЗ: 12 – встречается нередко. Обилён. Сведения о произрастании вида на архипелаге ЗФИ отсутствуют.

9. *Poa arctica* R. Br., 1823, Chlor. Melvill.: 30. – Мятлик арктический

Экология. Приурочен к травяно-моховым сообществам, на суглинистых субстратах склонов приморских террас. В заливе Русская Гавань обитает на щебнисто-суглинистых грунтах по берегам оз. Мелкое и вытекающего из него ручья. Чаше занимает местообитания с выраженным ледниковым стоком.

Фенофаза – цвет., плод.

Распространение. Ц, А, заходящий в субарктические высокогорья. ЗФИ: северная часть: 2, 5, 6 – нередко; южная часть: 7, 8 – нередко. Везде обилён. Есть в гербарных сборах с островов Белл и Земля Георга. НЗ: 12 – редко и не обилён.

9a. *Poa arctica* var. *vivipara* Hook., 1826, In Parry J. Third Voy.: 129. – Мятлик арктический живородящий

Экология. Приурочен к склонам приморских террас, где растёт в травяно-ивково-лишайниковых сообществах на щебнисто-суглинистых субстратах. Обилён. ЗФИ: южная часть: 1 – спорадически.

Фенофаза – плод.

Распространение. ЗФИ: нередко, обилён.

Примечание. В работах МАКЭ [5], [10], [24] вивипарная разновидность для Северного острова НЗ не приводится. Однако в фундаментальной систематической сводке «Арктическая флора СССР» имеются указания о произрастании разновидности на архипелаге [4].

10. *Puccinellia vahliana* (Liebm.) Scribn. et Merr., 1910, Contr. U. S. Natl. Herb. 13: 78, (in obs.) – Бескильница Валя

Экология. Отмечен в местообитании на глинистом слабо увлажнённом склоне приморской террасы, рядом с полярной станцией Русская Гавань и на галечном береговом валу в устье ручья, вытекающего из озера Мелкое.

Фенофаза – плод.

Распространение. Амф, А, заходящий в субарктические высокогорья. НЗ: 12 – редко. Не обилён. Имеются сведения о произрастании на архипелаге ЗФИ: острова Гукера, Скотт-Келти [17], [23], в наших сборах вид отсутствует. Отметим, что в монографии «Растения и грибы полярных пустынь северного полушария» [13] вид не приводится для ЗФИ.

2. Семейство *Juncaceae* – Ситниковые

11. *Juncus biglumis* L., 1753, Sp. Pl. 1: 328. – Ситник двухчешуйный

Экология. Тяготеет к травяно-моховым сообществам на приморских террасах с суглинистыми и щебнисто-суглинистыми субстратами, с выраженным ледниковым стоком.

Фенофаза – плод.

Распространение. Ц, АА. ЗФИ: 1 – встречается спорадически, не обилен, 6 – спорадически, обилен. НЗ: 12 – редко, не обилен. На острове Алджера собран впервые экспедицией «Открытый океан: Архипелаги Арктики – 2016».

12. *Luzula confusa* Lindeb., 1855, Bot. Not.: 9. – Ожика спутанная

Экология. Занимает сухие дренированные местообитания приморских террас, тяготея к щебнисто-суглинистым и супесчаным субстратам с мохово-злаковыми сообществами, часто по берегам небольших водотоков.

Фенофаза – плод.

Распространение. Ц, АА. ЗФИ, северная часть: 2 – спорадически, не обилен; южная часть: 1, 11 – нередко, 7 – спорадически. Обилен. В заливе Русская Гавань (НЗ) нами не обнаружен, но отмечен другими исследователями [5]. Для Северного острова НЗ также приводится в работах [10], [13], [16].

13. *Luzula nivalis* (Laest.) Spreng., 1825, Syst. Veg., ed. 16 [Sprengel] 2: 111. – Ожика снежная

Экология. Занимает разнообразные местообитания (включая антропогенно нарушенные), но больше тяготеет к каменисто-суглинистым склонам приморских террас, где растет в травяно-мохово-лишайниковых сообществах, по берегам небольших водотоков.

Фенофаза – плод.

Распространение. Ц, А, заходящий в субарктические высокогорья. ЗФИ, северная часть: 5, 6 – нередко, 2 – редко; южная часть: 1, 11 – нередко. Везде обилен. Есть гербарные сборы с островов Земля Георга и Белл. НЗ: 12 – спорадически, не обилен. На о. Белл собран впервые.

3. Семейство *Salicaceae* – Ивовые

14. *Salix polaris* Wahlenb., 1812, Fl. Lapp.: 61. – Ива полярная (рис. 3)

Экология. На ЗФИ тяготеет к склонам приморских террас, на сухих и влажных щебнисто-каменистых субстратах в травяно-ивково-моховых сообществах, в Русской Гавани приурочен к суглинисто-щебнистым субстратам берегов долины ручья, вытекающего из оз. Мелкое.

Фенофаза – вег., плод.

Распространение. ЕА-зАм, А. ЗФИ: 1, 5, 6 – нередко; НЗ: 12 – нередко. Везде обилен.

4. Семейство *Polygonaceae* – Гречишные

15. *Oxyria digyna* (L.) Hill., 1768. Hort. Kew.: 158. – Кисличник двустолбчатый

Экология. В заливе Русская Гавань произрастает на глинистом склоне приморской тер-



Рис. 3. *Salix polaris* – Ива полярная на побережье залива Русская Гавань (фото Е. Кузьмина)

расы, в разнотравном сообществе с *Saxifraga cespitosa*, *S. oppositifolia*.

Фенофаза – плод.

Распространение. Ц, АА. НЗ: 12 – редко, не обилен. На островах ЗФИ нами не отмечен. Однако в работах И. Н. Сафроновой [17], [18], А. М. Одаз [14], Е. Ю. Чураковой и др. [23] приводится для о. Гукера. Сведения о произрастании вида на ЗФИ приведены в монографии [13] для островов: Алджера, Мейбел, Хейса. Имеются указания о произрастании на других островах ЗФИ (устные сообщения М. В. Гаврило, С. С. Холод, Mike Fay).

16. *Persicaria vivipara* (L.) Ronse Decr., 1988, Bot. J. Linn. Soc. 98(4): 368. – Горец живородящий

Экология. Отмечен в травяно-ивково-моховых сообществах, в местообитаниях с глинисто-щебнистыми субстратами по берегам ледниковых озер и ручьев.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, АА. НЗ: 12 – спорадически. Обилен. На ЗФИ нами не отмечен. Достоверно известны находки с о. Гукера, где вид отмечен для каменисто-щебнистой тундры на склоне морской террасы [17], [22], [23], приводится в монографии [13].

5. Семейство *Caryophyllaceae* – Гвоздичные

17. *Cerastium arcticum* Lange s. l. 1880, Fl. Dan. 17, 50: 7, t. 2963. – Ясколка арктическая (incl. *C. hyperboreum* Tolm., *C. alpinum* auct.)

Экология. Занимает разнообразные местообитания, но больше тяготеет к приморским террасам с суглинистыми и щебнисто-суглинистыми субстратами, растет в травяно-мохово-лишайниковых и травяно-моховых сообществах.

На Северном острове НЗ в заливе Русская Гавань вид нами не отмечен, но для близкорасположенных районов приводится в отчете [16], для о. Северный указан А. Н. Кулиевым [10], приводится в монографии [13].

Фенофаза – цвет.

Распространение. Амф., А. ЗФИ: северная часть: 6 – часто, 4, 5 – нередко, 2 – изредка; южная часть: 1 – часто, 7, 8, 11 – нередко, 9 – редко. Обилен везде, кроме 9.

На Северном острове НЗ в заливе Русская Гавань вид нами не отмечен, но для близкорасположенных районов приводится в списке видов сосудистых растений в отчете [16], для о. Северный указан А. Н. Кулиевым [10].

Примечание. В. В. Петровским (БИН РАН) гербарный образец с ЗФИ определен как близкородственный к *C. alpinum*. Однако, как показывают наши наблюдения и литературные данные [17], [18], на ЗФИ у многих растений *C. arcticum* наблюдаются следы гибридизации с *C. alpinum* и в большинстве флористических обзоров вид приводится как *C. arcticum*.

18. *Cerastium regelii* subsp. *caespitosum* (Malmgren) Tolm., 1971, Аркт. Флора СССР, 6: 41 – Ясколка Регеля дернистая

Экология. Занимает разнообразные местообитания в мохово-лишайниковых и травяно-мохово-лишайниковых сообществах, на суглинисто-щебнистых субстратах, часто произрастает по берегам водотоков и водоемов. В заливе Русская Гавань также отмечается на галечных береговых валах.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, А. ЗФИ: северная часть: 2, 4 – нередко; южная часть: 1, 5, 6, 7, 11 – часто, 8 – нередко. НЗ: 12 – нередко. Везде обилён.

Примечание. Согласно сводке «РАФ», номинативный подвид *Cerastium regelii* Ostenf. subsp. *regelia* в Российской Арктике имеет более восточное распространение – от Северной Земли до Чукотки. Для ЗФИ есть указания на произрастание на о. Мейбел [17], где собран в травяно-моховой тундре на берегу ручья. В систематической сводке «The plant list» вид трактуется как *Cerastium. regelii* Ostenf. s. l. – Ясколка Регеля.

19. *Minuartia rubella* (Wahlenb.) Hiern., 1899, J. Bot. 37: 321. – Минуартия красноватая (*M. verna* auct., *Arenaria sulcata* auct.)

Экология. Характерен для слабо увлажненных мохово-разнотравных сообществ, отмечен на невысоком бугре приморской аккумулятивной террасы на о. Кейна, в сообществе с доминированием *Cerastium arcticum*, на суглинисто-щебнистом субстрате.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, А. ЗФИ: северная часть: 4 – единично. Не обильно. В заливе Русская Гавань (НЗ) вид нами не обнаружен, но в работах МАКЭ приводится для Северного острова А. Н. Кулиевым [10] на побережье губы Крестовая, Д. А. Шахиным [24] – там же (сборы И. Покровской), для залива Русская Гавань в «Обзоре флоры архипелага Новая Земля» [5]. Приводится также в монографии [13].

20. *Silene acaulis* (L.) Jacq., 1762, Enum. Stirp. Vindob. 78, 242. – Смолевка бесстебельная

Экология. Встречается изредка небольшими куртинами в разнотравных сообществах на

щебнисто-глинистых субстратах, вдоль берегов ручьев и ледниковых озер в заливе Русская Гавань Северного острова архипелага НЗ.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Чук-Ам-Ев, АА. НЗ: 12 – изредка. Не обилён.

Примечание. Отмечается в некоторых флористических сводках для ЗФИ, где указывается для о. Винер-Нёйштадт [26], [27]. В монографии [13] также указывается на произрастание вида на островах Рудольфа и Хейса. Отсутствие гербарных образцов, фотографий и полевых материалов, полученных в ходе комплексных экспедиций последних десятилетий прошлого и текущего века, в настоящее время не дает основания полагать о произрастании этого вида на архипелаге. Необходимы дополнительные исследования, подтверждающие произрастание вида на ЗФИ.

21. *Silene uralensis* (Rupr.) Bocqued, 1967, Candollea 22: 25. – Смолевка уральская

Экология. Произрастает на щебнисто-суглинистых субстратах в травяно-моховых сообществах в долине ручья, вытекающего из озера Мелкое, и на глинистых склонах приморских террас.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, АА. НЗ: 12 – изредка. Не обилён. Сведения о произрастании на ЗФИ отсутствуют.

22. *Stellaria longipes* Goldi, 1822, Edinburgh Philos. J. 6: 327. – Звездчатка длиннолистная

Экология. Растет в разнообразных типах местообитаний, тяготеет к суглинисто-щебнистым и суглинистым слабо увлажненным субстратам, в травяно-мохово-лишайниковых сообществах.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, А. заходящий в субарктические высокогорья. ЗФИ, северная часть: 4, 5, 6 – нередко, 2 – изредка; южная часть: 1, 11 – нередко, 7 – изредка. Везде обилён. Есть гербарные сборы с острова Земля Георга. НЗ: 12 – редко, не обилён. Авторами работ [5], [10] для залива Русская Гавань Северного острова вид не приводится, но как *S. edwardsii* R. Br. указан для соседних районов (залив Иностранцева) Северного острова НЗ. В той же трактовке для Северного острова приводится в монографии [13].

Примечание. В сводке «РАФ» трактуется как «исключительно полиморфный, сложный, полиплоидный и циркумполярный комплекс». Авторами сводки представлен как один вид с двумя таксонами, релевантными для ЗФИ: *S. longipes* taxon *crassipes* и *S. longipes* taxon *edwardsii*. В сводке Н. А. Секретаревой [19] для ЗФИ приводится один вид – *S. edwardsii*.

23. *Stellaria crassipes* Hultén, 1943, Bot. Not. 1943: 261. – Звездчатка толстоватая

Экология. Распространен в разнообразных местообитаниях (включая антропогенно нару-

шенные): на склонах террас с каменисто-щебнистым и суглинисто-щебнистым субстратами, по берегам ручьев, на влажных шлейфах. Тяготеет к травяно-мохово-лишайниковым сообществам.

Фенoфаза – цвет.

Распространение. Ц, А, заходящий в субарктические высокогорья. ЗФИ, северная и южная части: 2, 4 и 7, 8 – спорадически. Не обилен. В отчете [16] для Северного острова НЗ объем таксона приводится в ранге вида *Stellaria crassipes* Hultén.

Примечание. В сводке «РАФ» для ЗФИ приводится как подвид *S. longipes* – *Stellaria longipes* taxon *crassipes*.

6. Семейство *Ranunculaceae* – Лютиковые

24. *Caltha arctica* R. Br., 1823, Chlor. Melvill.:

7. – Калужница арктическая

Экология. Произрастает на суглинисто-щебнистых субстратах по берегу ручья, вытекающего из озера Мелкое, в травяно-моховых сообществах местообитаний с выраженным стоком талых вод, а также галечных береговых валах в разреженных разнотравных группировках.

Фенoфаза – вег.

Распространение. Ц, А. НЗ: 12 – редко, не обилен. Сведения о произрастании вида на ЗФИ отсутствуют. Для северной части Северного острова Новой Земли вид не приводится в монографии «Растения и грибы полярных пустынь северного полушария» [13], но указан во флористической сводке отчета «Парк Виллема Баренца на Новой Земле» [16]. Сведения о произрастании вида на Земле Франца-Иосифа отсутствуют.

Примечание. Согласно фундаментальной систематической сводке «Арктическая флора СССР» [4], северная граница ареала распространения вида на НЗ достигает 76° с. ш., в районе залива Русская Гавань.

25. *Ranunculus sulphureus* Soland. 1774, in Phipps, Voy. North Pole: 202. – Лютик сернисто-желтый

Экология. Приурочен к суглинистым субстратам в травяно-мохово-лишайниковых, травяно-моховых сообществах с выраженным ледниковым подтоком. Обилен.

Фенoфаза – цвет.

Распространение. Ц, А. ЗФИ, северная часть: 2, 5, 6 – нередко, 4 – редко; южная часть: 1, 7, 8, 11 – нередко. Обилен. В заливе Русская Гавань НЗ нами не отмечен, но имеются достоверные сведения о произрастании на о. Северном архипелага НЗ [5], [10], [13], [25].

7. Семейство *Papaveraceae* – Маковые

26. *Papaver polare* (Tolm.) Perfil., 1949, in Stankov & Taliev, Syst. Classif. Vasc. Pl. Eur. Russ.: 133. – Мак полярный

Один из наиболее обычных видов сосудистых растений на архипелагах.

Экология. Занимает разнообразные местообитания (в том числе и антропогенно на-

рушенные), часто растет в травяно-моховых и травяно-мохово-лишайниковых сообществах на щебнисто-суглинистых субстратах относительно сухих местообитаний. Также тяготеет к полярно-пустынным ландшафтам невысоких щебнисто-суглинистых бугров и холмов, на участках без выраженного ледникового стока.

Фенoфаза – цвет.

Распространение. Ц, А. ЗФИ: северная и южная части: 2, 4, 5, 6 и 1, 7, 8, 9, 11 – часто. Отмечено произрастание на о. Земля Георга (10). Есть гербарные сборы с о. Белл. В обследованных точках ЗФИ вид не приводится лишь для о. Ева-Лив, где, по нашим сведениям, не обнаружено сосудистых растений. НЗ: 12 – нередко, обилен, 13 – единично, не обилен.

Номенклатура. Отечественная школа ботаников выделяет высокоарктические растения вида, распространенные от ЗФИ до Северной Земли и Таймыра, архипелага Медвежьих островов, в самостоятельный вид *Papaver polare* (Tolm.) Perfil., либо предлагает рассматривать их как подвид *P. dahlianum* Nordh. subsp. *polare* (Tolm.) Elven et Ö. Nilsson.

8. Семейство *Brassicaceae* – Капустные (Крестоцветные)

27. *Eutrema edwardsii* R. Br., 1823, Chlor. Melvill.: 9 (-10). – Эутрема Эдвардса

Экология. Произрастает на суглинистых переувлажненных субстратах травяно-моховых сообществ, по берегу ручья, вытекающего из ледникового озера Мелкое.

Фенoфаза – цвет.

Распространение. Ц, А. НЗ: 12 – редко, не обилен. Согласно «Арктической флоре СССР» [4], северная граница ареала вида на Северном острове НЗ проходит южнее Русской Гавани, в районе полуострова Адмиралтейства. Для северной части Северного острова Новой Земли вид не приводится в монографии [13]. Однако, по сводкам МАКЭ, вид для залива Русская Гавань упоминается в работах Д. А. Шахина [24], А. Н. Кулиева [10], Н. В. Вехова, А. Н. Кулиева [5], что дает основание считать северной границей ареала вида на Новой Земле район залива Русская Гавань. Не обилен. Во флоре ЗФИ вид не приводится.

28. *Braya purpurascens* (R. Br.) Bunge, 1841, Fl. Ross. (Ledeb.) 1(1): 195. – Брайя пурпуровая

Экология. Тяготеет к слабо увлажненным местообитаниям с суглинисто-щебнистыми субстратами в травяно-моховых сообществах. Не обилен.

Фенoфаза – цвет.

Распространение. Ц, А. НЗ: 12 – редко, не обилен. Ареал распространения аналогичен предыдущему виду. На ЗФИ нами и по данным многочисленных флористических исследований вид не обнаружен.

29. *Cardamine bellidifolia* L., 1753, Sp. Pl. 2: 654. – Сердечник маргаритколистный

Экология. Растет в разнообразных, преимущественно сухих, местообитаниях, тяготея к склонам приморских террас с суглинистыми субстратами и торфяным буграм в травяно-моховых сообществах, на о. Гукера и Хейса – также на антропогенно нарушенных.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, АА. ЗФИ: северная часть: 2, 4, 5, 6 – спорадически; южная часть: 1 – нередко, 11 – редко. Имеются сведения о произрастании на островах Белл и Земля Георга (точка 10). На ЗФИ везде не обилен. НЗ: 12 – редко и не обилен.

30. *Cochlearia groenlandica* L., 1753, Sp. Pl. 2: 647. – Ложечная трава гренландская

Экология. Распространен в разнообразных местообитаниях: в травяно-мохово-лишайниковых сообществах на слабо увлажненных морских террасах с каменистым субстратом, на песчаногалечных пляжах лагунных и приливных берегов, слабо увлажненных участках приморских аккумулятивных террас с суглинистыми субстратами, на побережьях в разнотравно-злаковых сообществах на крутых склонах. Очень тяготеет к нивальным луговинам. Один из наиболее активных видов в местообитаниях с повышенной нитрификацией: под птичьими базарами, на торфяно-суглинистых почвах с высоким содержанием органики. Часто отмечается в полосе влияния морских брызг зоны супралиторали.

Фенофаза – цвет., плод.

Распространение. Ц, А. ЗФИ: северная часть: 5 – часто, 4, 6 – нередко; южная часть: 1, 8, 11 – часто, 7 – спорадически. Есть в гербарных сборах с островов Белл и Земля Георга. НЗ: 12, 13 – нередко. Обилен везде, кроме точки 7.

31. *Draba micropetala* Hook., 1825, Trans. Linn. Soc. London 14: 385. – Крупка мелкопестная (= *D. oblongata* auct., *D. adamsii* auct.)

Экология. Занимает разнообразные местообитания: приморские террасы с полигональным или мелкобугорковатым микрорельефом в составе сухих мохово-лишайниковых и влажных травяно-моховых сообществ; мерзлотные трещины каменистых моренных равнин (о. Этериджа) и моренных гряд с разреженным растительным покровом с наличием мелкозема (о. Ли-Смита); микродепрессии между старыми каменистыми приморскими валами с наличием мелкозема; расщелины языков каменистых морен.

Фенофаза – вег., цвет.

Распространение. Ц, А. ЗФИ: северная часть: 2 – спорадически, 4 – редко, не обилен; южная часть: 8, 9 – нередко, обилен, 1, 7 – спорадически, не обилен. На о. Земля Георга М. В. Гаврило (НП «Русская Арктика») собраны гербарные образцы. Для Северного острова НЗ также приводятся таксоны *D. pauciflora*, *D. oblongata* [16].

Примечание. Представители рода *Draba* довольно полиморфны, что представляет сложности для определения видовой принадлежности.

Для островов ЗФИ таксон ранее упоминался как *D. pauciflora* R. Br. [4]. Данный таксон определен В. В. Петровским из сборов Д. С. Мосеева как *Draba micropetala* Hook. (= *D. oblongata* auct.).

32. *Draba subcapitata* Simmons, 1906, Vasc. Pl. Ellesmereland: 87. – Крупка головчатовидная

Экология. Вид характерен для каменистых моренных гряд, спускающихся к береговой линии моря, для участков с наличием мелкозема. В сообществах не обилен.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, А. Нами собран только на о. Земля Георга, хотя вид довольно широко распространен на ЗФИ. Для исследованных нами пунктов есть сведения о произрастании этого вида на островах Джексона, Гукера, Мейбел, Хейса [11], [13], [17], [18], [23]. На Северном острове НЗ нами вид не обнаружен, но имеются указания на его местонахождение в этом районе [5], [10], [13], [16].

9. Семейство *Saxifragaceae* – Камнеломковые

33. *Saxifraga cernua* L., 1753, Sp. Pl.: 403. – Камнеломка поникающая

Экология. Растет в разнообразных местообитаниях, но особенно характерен для увлажненных пологих склонов в моховых и травяно-моховых сообществах. Является пионером зарастания нарушенных местообитаний и низких моренных равнин с галечными субстратами, сравнительно недавно освобожденных от ледникового покрова, на что указывает произрастание вида в мерзлотных трещинах галечно-каменистых морен на о. Большой Этериджа, где *S. cernua* нередко является единственным видом сосудистых растений в местообитаниях.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, АА. ЗФИ: северная и южная части: 2, 4, 6 и 1, 7, 8, 9, 11 – часто. Есть в гербарных сборах с островов Белл и Земля Георга. Везде обилен. НЗ: 12 – нередко, обилен, 13 – нередко, не обилен.

34. *Saxifraga svalbardensis* Øvstedal, 1975, Astarte 8: 23. – Камнеломка шпицбергенская (определение нуждается в подтверждении на более обширном гербарном материале)

Экология. Встречается на переувлажненных местообитаниях, по берегам водоемов и водотоков ледникового происхождения в расщелинах валунов с илистым субстратом. Впервые обнаружен нами на о. Сальма (южное побережье архипелага ЗФИ), где ранее не проводились ботанические исследования. ЗФИ: 7 – редок и не обилен.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Шпиц, А. Эндемичный вид архипелага Шпицберген, где, согласно

О. И. Рённингу [28], распространен довольно широко.

Примечание. Вид является гибридом *Saxifraga cernua* L. и *Saxifraga hyperborea* R. Br. s. str. Определен В. В. Петровским (БИН РАН) как *Saxifraga cernua*, уклоняющийся к *Saxifraga svalbardensis* (*Saxifraga cernua* L. (> *Saxifraga svalbardensis*). Ранее не указывался для ЗФИ [4].

35. *Saxifraga cespitosa* L., 1753, Sp. Pl. 1: 404 (-405). – Камнеломка дернистая

Экология. Занимает разнообразные местообитания (на островах Гукера и Хейса, в заливе Русская Гавань и антропогенно нарушенные). Тяготеет к морским террасам разного уровня и их склонам, где произрастает на суглинистых грунтах слабо увлажненных местообитаний, реже с выраженным ледниковым стоком, также обилён на щебнисто-каменистых структурных грунтах разного генезиса, в травяно-моховых и травяно-мохово-лишайниковых сообществах. Иногда встречается на обратных скатах береговых валов галечных пляжей.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, АА, ЗФИ: северная часть: 2, 5, 6 – часто, 4 – нередко; южная часть: 1, 8, 11 – часто, 7 – спорадически. Есть в гербарных сборах с островов Белл и Земля Георга. НЗ: 12 – нередко. Обилён во всех точках.

Примечание. На некоторых островах архипелага ЗФИ встречается подвид *S. cespitosa* L. subsp. *exaratooides*, отличающийся низкорослостью, формой и желто-зеленым оттенком лепестков.

35a. *Saxifraga cespitosa* L. ssp. *exaratooides* (Simm.) Engl. et Irmsch. 1916, Pflanzenr. (Engler) IV. 117-1 (Heft 67): 375. – Камнеломка дернистая рыхловидная

Экология. Произрастает на суглинисто-торфянистых субстратах невысоких бугров, в полигональных травяно-моховых сообществах.

Фенофаза – цвет.

Распространение. ЗФИ: 11 – нередко, обилён. Для ЗФИ приводится в работах А. И. Толмачева, Г. Г. Шухтиной для о. Хейса [21]; И. Н. Сафроновой [17] для о. Мейбел. Отмечен М. В. Гаврило на о. Гукера (устное сообщение), на островах Кейна и Галля (устное сообщение, фото Mike Fay). Во флористических сводках для архипелага НЗ подвид не приводится.

36. *Saxifraga platysepalis* (Trautv.) Tolm., 1959, Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 19: 172. – Камнеломка ширококашелистиковая

Экология. Вид встречается на слабо увлажненных щебнисто-супесчаных субстратах приморских террас, в травяно-мохово-лишайниковых сообществах. Довольно обилён на склоне приморской террасы с суглинистым субстратом.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, АА, ЗФИ: северная и южная части: 2 и 1 – редко. На островах Гукера и Джексона (мыс Норвегия) не обилён. Имеются литературные данные о произрастании вида на островах Хейса [21] и Кейна (Mike Fay, устное сообщение, фото), в наших сборах вид для этого района не отмечен. В заливе Русская Гавань не отмечен, но для Северного острова НЗ есть сведения о его произрастании у А. Н. Кулиева [10] на побережье губы Крестовая. Приводится в «Отчете...» [16], монографии [13].

37. *Saxifraga rivularis* L., 1753, Sp. Pl. 1: 404. – Камнеломка ручейная

Экология. Произрастает на щебнисто-каменистых моренных склонах, на полигональных приморских террасах с суглинистым и суглинисто-щебнистым субстратами, по берегам ручьев и ледниковых озер, характерен для мохово-травяных сообществ в местообитаниях с интенсивным ледниковым стоком.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Амф., АА, ЗФИ: северная и южная части: 4, 5, 6 и 1, 7, 8, 11 – нередко. Есть в гербарных сборах с о. Земля Георга. Обилён во всех точках ЗФИ. НЗ: 12 – спорадически, не обилён.

38. *Saxifraga hirculus* L., 1753, Sp. Pl. 1: 402. – Камнеломка болотная

Экология. Произрастает в травяно-моховых сообществах на переувлажненных суглинисто-щебнистых субстратах, у истока ручья, вытекающего из озера Мелкое, в местообитании с выраженным ледниковым стоком. Не обилён.

Распространение. Ц, АБ, НЗ: 12 – редко, не обилён. Во флоре архипелага ЗФИ не отмечен. В Русской Гавани проходит северная граница ареала вида (приблизительно по 76° с. ш.) [4].

39. *Saxifraga hyperborea* R. Br. s. str., 1823, Chlor. Melvill.: 16. – Камнеломка северная (Камнеломка гиперборейская)

Экология. Произрастает в разнообразных местообитаниях. Тяготеет к нивальным луговинам приморских террас разных уровней с наличием супесчаных субстратов, встречается также на щебнисто-галечных субстратах морен с наличием мелкозема, по берегам ледниковых водотоков и водоемов в травяно-моховых сообществах.

Фенофаза – цвет.

Распространение. Ц, АА, ЗФИ: северная часть: 4 – нередко, 5 – спорадически, 6 – редко; южная часть: 7, 8 – нередко, 1 – спорадически, 9 – редко. НЗ: 12 – спорадически. Обилён во всех точках. Есть в гербарных сборах с островов Белл (коллекторы А. Б. Крашенинников, Е. М. Кузьмин) и Земля Георга (коллектор М. В. Гаврило).

40. *Saxifraga nivalis* L., 1753, Sp. Pl.: 401. – Камнеломка снежная (рис. 4)

Экология. Произрастает в разнообразных местообитаниях: на морских террасах с полигональными грунтами и на их склонах, на каме-

нистых и щебнисто-суглинистых субстратах с наличием мелкозема, по берегам ледниковых водоемов и водотоков, в травяно-мохово-лишайниковых сообществах, иногда в переувлажненных травяно-моховых тундрах.

Фенoфaзa – цвет., плод.

Распространение. Ц, АА. ЗФИ: северная часть: 4, 5 – спорадически, 2, 6 – редко; южная часть: 1, 8, 11 – нередко. НЗ: 12 – спорадически. Везде не обилен.

Примечание. В сводке «Панарктическая Флора» [25] авторы обработки рода *Saxifraga* принимаемый нами вид *Saxifraga nivalis* L. относят к роду *Micranthes* – *Micranthes nivalis* (L.) Small, 1905, N. Amer. Fl. 22, 2: 136.



Рис. 4. *Saxifraga nivalis* – Камнеломка снежная на о. Ли-Смита (фото Е. Кузьмина)

41. *Saxifraga oppositifolia* L. s. l. Sp. Pl. 1: 402. – Камнеломка супротивнолистная

Экология. Произрастает в разнообразных дренированных местообитаниях: на склонах коренных берегов с наличием каменной морены, на приморских террасах с суглинистым и супесчаным субстратом, на сухих щебнисто-каменистых участках, по берегам ледниковых озер и ручьев. Заходит в береговую полосу, где встречается на скатах галечных валов. Часто доминирует в травяно-лишайниковых и травяно-мохово-лишайниковых сообществах.

Фенoфaзa – цвет., плод.

Распространение. Ц, АА. Вид очень широко распространен на ЗФИ и НЗ. ЗФИ: северная часть: 5, 6 – часто, 2, 4 – спорадически; южная часть: 1, 7, 8, 11 – часто, 9 – спорадически. НЗ: 12 – часто. Обилен во всех точках обследования, кроме 4 и 9.

10. Семейство *Rosaceae* – Розоцветные

42. *Potentilla hyparctica* Malte, 1934, Rhodora 36: 177. – Лапчатка гипоарктическая

Экология. Произрастает преимущественно в слабо увлажненных дренированных местообитаниях приморских террас разного уровня, на острове Гукера – на заболоченном берегу небольшого мелководного озера, в черте полярной станции Тихая Гавань. Содоминант травяно-мохово-лишайниковых сообществ.

Фенoфaзa – цвет., плод.

Распространение. Ц, А, заходящий в субарктические высокогорья. ЗФИ: северная часть: 2 – нередко, обилен, 4, 5 – спорадически, не обилен; южная часть: 1, 11 – нередко, обилен. Есть сведения о произрастании на о. Земля Георга (устное сообщение С. С. Холод, 2012), нами в 2016 году не найден. В заливе Русская Гавань не отмечен, однако есть сведения о произрастании на Северном острове НЗ [5], [10], [13], [16].

43. *Dryas octopetala* L., 1753, Sp. Pl. 1: 501. – Дриада восьмилепестная

Экология. Приурочен к группировкам полигональных высокоарктических тундр долины ручья, вытекающего из оз. Мелкое, где растет на щебнисто-суглинистых субстратах.

Фенoфaзa – вег., цвет.

Распространение. Ц, АА. НЗ: 12 – спорадически, не обилен.

Примечание. В систематической сводке [4] для Северного острова НЗ приводится подвид – *Dryas octopetala* subsp. *subincisa* Jurtz. Северная граница распространения вида проходит на 76° с. ш., в районе залива Русская Гавань [4].

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На островах арктического архипелага ЗФИ в 2016 году в ходе экспедиции «Открытый Океан: Архипелаги Арктики» впервые были проведены ботанические исследования на 3 островах: Сальма, Ли-Смита, Большой Этериджа. Из 12 исследованных точек хорошо изучены во флористическом отношении следующие: побережье залива Русская Гавань архипелага НЗ [5], [16], острова Гукера, Мейбел и Хейса [13], [14], [15], [17], [18], [22], [23] ЗФИ. На островах Алджера, Кейна, Джексона, Ева-Лив до 2016 года проводились лишь маршрутные флористические сборы и фотофиксация растений.

Видовой состав сосудистых растений обследованной территории архипелагов довольно разнообразен, но небогат, принимая во внимание общую бедность флоры высокоарктических территорий. Всего на архипелагах нами выявлено 43 вида цветковых растений с 4 подвидами, представленными 26 родами и 10 семействами. Из них на ЗФИ обнаружено 32 вида из 52 известных, а на НЗ (Русская Гавань, Большие Оранские острова) – 31 вид из 64, приведенных в научно-техническом отчете [15]. Анализ сводной флоры исследованных районов показал, что подавляющее большинство видов, собранных нами на архипелагах, относится к семействам: *Poaceae* (10 видов), *Saxifragaceae* (9), *Caryophyllaceae* (7) и *Brassicaceae* (6). Значительно меньше представителей семейств *Juncaceae* (3), *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* (по 2 вида). Одним видом представлены *Salicaceae* и *Papaveraceae*. Такой семейственный спектр характерен для флоры высокой Арктики. По числу видов самым богатым является род *Saxifraga* – 9, меньше видов прихо-

дится на род *Poa* – 4, четыре рода – *Lusula*, *Stellaria*, *Cerastium*, *Silene* имеют в своем составе по 2 вида.

На всех островах с начала до конца августа массовое цветение наблюдалось у большинства видов родов *Saxifraga*, *Ranunculus*, *Papaver*. Плодоношение и цветение были характерны для представителей родов *Juncus*, *Lusula*, *Cochlearia*, для всех видов семейства *Poaceae*. В основном на стадии плодоношения находились виды *Saxifraga oppositifolia* и *Salix polaris*.

Анализ приуроченности видов к распространенным типам экотопов показал, что наиболее часто встречаются в районах исследований виды, занимающие следующие экотопы: 1 – приморские террасы с увлажненным глинистым и суглинистым субстратами (*Alopecurus magellanicus*, *Phippsia algida*, *Luzula nivalis*, *Cerastium arcticum*, *Cerastium regelii*, *Stellaria longipes*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cernua*, *Saxifraga rivularis*, *Saxifraga hyperborea*, *Saxifraga nivalis*) и 2 – сухие местообитания на абразионных и аккумулятивных приморских террасах с суглинистыми и щебнистыми моренными субстратами (*Poa alpigena*, *Poa arctica*, *Poa abbreviata*, *Cardamine bellidifolia*, *Cochlearia groenlandica*, *Papaver polare*, *Saxifraga cespitosa*, *Saxifraga oppositifolia*). Все вышеперечисленные виды обнаружены в 6 и более точках исследования.

К редким относятся виды, встреченные в 1–4 точках, по их приуроченности к архипелагам выделяется несколько групп: 1) на ЗФИ встречаются редко и лишь на отдельных островах, но обычны для Северного острова НЗ: *Deschampsia brevifolia*, *Dupontia fisheri*; 2) редкие как для ЗФИ, так и Северного острова НЗ: *Puccinellia vahliana*, *Pleuropogon sabinei*, *Juncus biglumis*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga platysepalae*; 3) отсутствуют на ЗФИ, на Северном острове НЗ, в районе залива Русская Гавань, проходит северная граница ареала видов: *Poa alpina*, *Caltha arctica*, *Eutrema edwardsii*, *Braya purpurascens*, *Saxifraga hirculus*; 4) единичные находки видов на ЗФИ, по литературным данным отсутствующие на архипелаге НЗ: *Saxifraga svalbardensis*; 5) редкие для Северного острова архипелага НЗ и отсутствующие на ЗФИ: *Silene uralensis*.

Кроме массовых и редких, выделены спорадически встречающиеся на архипелагах виды: *Luzula confusa*, *Salix polaris*, *Oxyria digyna*, *Minuartia rubella*, *Stellaria crassipes*, *Draba micropetala*, *Draba subcapitata*, *Potentilla hyperarctica*. Согласно флористическим исследованиям последних десятилетий, отсутствует на ЗФИ, но обычен для архипелага НЗ *Silene acaulis*. Следует заметить, что часто встречающийся в районах наших исследований на ЗФИ *Draba micropetala*, отсутствующий в сборах на НЗ, ранее мог быть определен для НЗ как *Draba oblongata* или *Draba pauciflora* [25].

На основании исследований выявлены виды, зафиксированные только для Северного острова НЗ: *Poa alpina*, *Puccinellia vahliana*, *Eutrema edwardsii*, *Silene acaulis*, *Silene uralensis*, *Caltha arctica*, *Braya purpurascens*, *Oxyria digyna*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga hirculus*. В то же время для ЗФИ отмечены виды, не обнаруженные в ходе проведенных исследований в Русской Гавани и на Оранских островах: *Dupontia fisheri*, *Poa abbreviata*, *Poa arctica*, *Lusula confusa*, *Minuartia rubella*, *Stellaria crassipes*, *Ranunculus sulphureus*, *Draba subcapitata*, *Saxifraga svalbardensis*, *Saxifraga platysepalae* [16], [22]. Однако почти все из них, за исключением *S. svalbardensis*, встречаются на Северном острове НЗ.

В результате наших сборов дополнены флористические списки Н. В. Матвеевой и Л. Л. Заноха [13]: о. Мейбел – 2 вида: *Deschampsia brevifolia*, *Cerastium alpinum*, о. Алджера – 5 видов: *Dupontia fisheri*, *Phippsia algida*, *Poa arctica*, *Juncus biglumis*, *Luzula nivalis*, о. Белл – 2 вида: *Phippsia algida*, *Luzula nivalis*, о. 3. Георга – 2 вида: *Cerastium alpinum*, *Stellaria crassipes*, Северный о-в НЗ – 2 вида: *Caltha arctica*, *Eutrema edwardsii*.

В составе широтных элементов флоры ЗФИ выделяются 2 группы: арктические и арктоальпийские. Для исследованных островов ЗФИ в составе широтных географических групп флоры наблюдается доминирование в растительном покрове арктических видов – 18 (56 %) над арктоальпийскими – 14 (44 %). На территориях северной оконечности НЗ, напротив, отмечается незначительное превалирование арктоальпийских видов – 16 (52 %) над арктическими – 14 (45 %). Лишь 1 вид – *Saxifraga hirculus* является арктобореальным.

В долготных группах как на ЗФИ, так и НЗ резко выражено преобладание циркумполярных видов 27 (84 %) для флоры ЗФИ и 26 (87 %) для флоры НЗ. На остальные группы приходится всего 1–2 вида от этих флор (рис. 5, 6).

Растительный покров островов южной части ЗФИ часто представлен сомкнутыми травяно-мохово-лишайниковыми сообществами морских террас и осыпных берегов под птичьими базами, с проективным покрытием до 80–100 %, что несвойственно полярным пустыням. Растительный покров островов северной части ЗФИ, за исключением острова Алджера, представлен в основном полярнопустынными семиагрегациями на приморских аккумулятивных террасах, склонах осыпных берегов.

В южной части ЗФИ находятся острова, видовой состав сосудистых растений которых является самым богатым на архипелаге. Это острова Гукера и Мейбел, где нами отмечено соответственно по 25 и 24 вида, но, по неопубликованным данным парка «Русская Арктика», их количество составляет 36 и 44 вида соответственно.

Сомкнутые сообщества интразональных высокоарктических тундр отмечаются для морских террас острова Алджера. На острове Алджера нами обнаружено 23 вида, на острове Джексона – 19. По неопубликованным данным парка «Русская Арктика», 29 и 24 соответственно.

Наибольшее число видов – 31 – обнаружено в северной оконечности архипелага НЗ, в заливе Русская Гавань, минимальное число видов – 4 – отмечено для Оранских островов НЗ (рис. 7).

На трех впервые изученных островах ЗФИ – Ли-Смита, Сальма, Большой Этериджа – обнаружено соответственно 17, 19 и 7 видов цветковых растений.

Не найдены цветковые растения на о. Ева-Лив у мыса Клюв. Вероятно, мыс Клюв недавно был освобожден от покрова ледника и поэтому пока не заселен сосудистыми растениями, а присутствие обнаруженных здесь пионерных видов мхов и лишайников указывает на первичную стадию развития сингенеза на низкой моренной равнине.

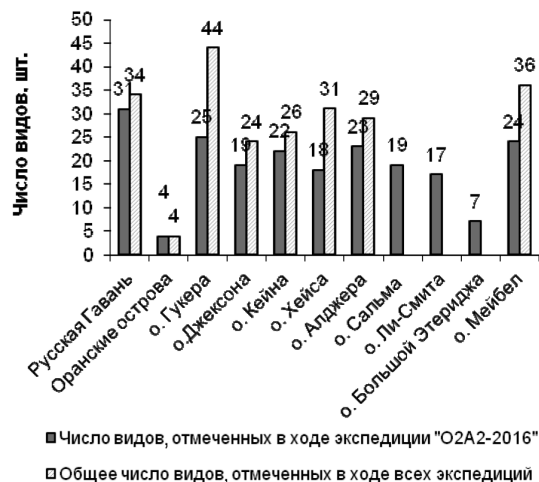
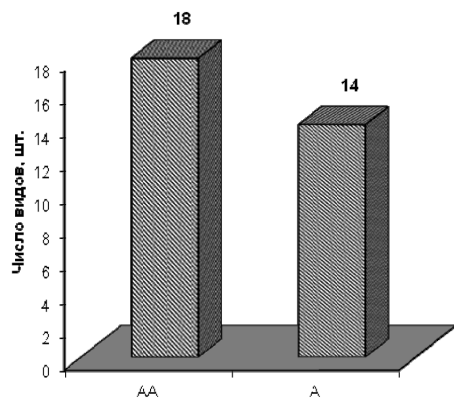
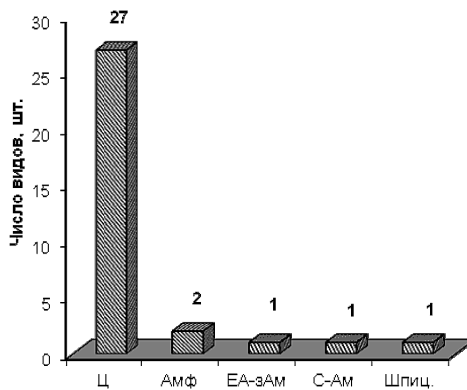


Рис. 7. Число видов в районах проведения исследований

Возможно, цветковые растения будут выявлены в результате последующих ботанических исследований на острове.

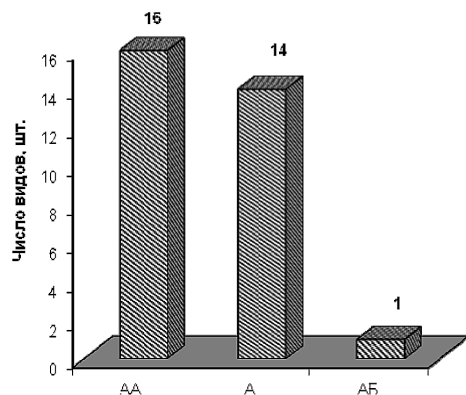


а)

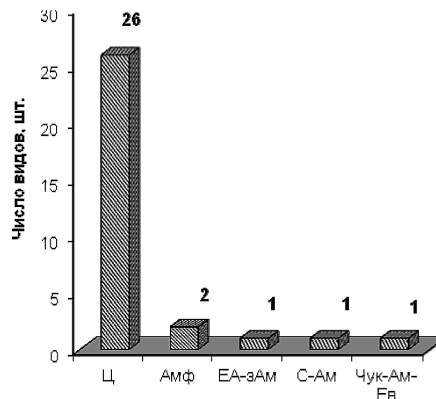


б)

Рис. 5. Соотношение видов географических групп во флоре исследованных территорий ЗФИ: а) виды широтных групп: АА – арктоальпийские, А – арктические, б) виды долготных групп: Ц – циркумполярные, АМФ – амфиатлантические, ЕА-ЗАМ – евразийско-западноамериканские, С-АМ – сибирско-американские, Шпиц. – шпицбергенские



а)



б)

Рис. 6. Соотношение видов географических групп во флоре исследованных территорий Новой Земли: а) виды широтных групп: АБ – арктобореальные (аббревиатуры для остальных групп расшифрованы на рис. 6); б) виды долготных групп: Чук-Ам-Ев – чукотско-американо-европейские (аббревиатуры для остальных групп расшифрованы на рис. 6)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время на ЗФИ ботанические исследования охватывают 44 острова из 192, для которых известно 52 вида, относящихся к 26 родам и 10 семействам. На 12 посещенных в 2016 году островах ЗФИ нами выявлены 43 вида с под-видами, относящихся к 19 родам и 9 семействам. Наиболее многочисленны представители родов *Poa* и *Saxifraga* (сем. *Poaceae*, *Saxifragaceae*), что характерно для таксономических спектров флор высокоширотной Арктики. Экспедиционные исследования на яхте «Альтер Эго» позволили впервые обследовать еще 3 острова на архипелаге ЗФИ, обнаружить на о. Сальма, возможно, новый для флоры ЗФИ вид – *Saxifraga svalbardensis* Øvstedal, являющийся эндемичным для соседнего архипелага Шпицберген.

На архипелаге НЗ растительный покров лучше изучен на побережье НЗ, экспонированной к акватории Баренцева моря, где нами обнаружен 31 вид цветковых растений, относящихся к 21 роду и 10 семействам. В то время как побережье НЗ, экспонированной к акватории Карского моря, остается белым пятном в отношении изученности флоры.

Проведенные исследования имеют большое значение для фиксации современного состояния и дальнейшего изучения флоры Национального парка «Русская Арктика» как природоохранной территории. Надеемся, что полученные данные

будут способствовать проведению мониторинга растительного покрова на территории парка, который необходим для сохранения естественного состояния уязвимых к негативным антропогенным воздействиям растительных сообществ архипелагов высокой Арктики и редких видов растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за содействие в работе всем членам экспедиции «Открытый Океан: Архипелаги Арктики – 2016 (О2А2 – 2016)», особенно зам. директора по науке ФГБУ «Национальный Парк Русская Арктика» к. б. н. Марии Владиславовне Гаврило за помощь в сборах гербарного материала и содействие в проведении полевых исследований; к. б. н. Владиславу Владимировичу Петровскому; к. б. н. Татьяне Михайловне Королевой за определение видов цветковых растений; доценту кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии Пермского государственного национального исследовательского университета к. б. н. Андрею Борисовичу Крашенинникову; старшему государственному инспектору ФГБУ «Государственный природный заповедник «Присурский»» Евгению Михайловичу Кузьмину за помощь в сборе гербарного материала и содействие в проведении полевых исследований.

*Экспедиция «Открытый Океан: Архипелаги Арктики – 2016» (О2А2-2016) выполнена по гранту Проекта Программы развития ООН в России, Глобального экологического фонда и Минприроды России (ПРООН/ГЭФ-МПР) «Задачи сохранения биоразнообразия в политике и программах развития энергетического сектора России» в рамках поддержки Комплекса мер, направленного на сохранение биологического разнообразия, в том числе на предотвращение гибели объектов животного мира в случае разливов нефти и нефтепродуктов в Арктической зоне Российской Федерации. Анализ и обработка материала выполнены в рамках гранта Программы стратегического развития Петрозаводского государственного университета

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова В. Д. Структура растительных группировок полярной пустыни о. Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 26–36.
2. Александрова В. Д. Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация // Ботанический журнал. Л., 1981. № 66 (5). С. 26–36.
3. Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1981. 148 с.
4. Арктическая флора СССР. Вып. I–IX. М.; Л., 1961–1984.
5. Вехов Н. В., Кулиев А. Н. Обзор флоры архипелага Новая Земля. М., 1996. 25 с.
6. Говоруха Л. С. Земля Франца-Иосифа // Советская Арктика. (Моря и острова Северного Ледовитого океана). М., 1970. С. 328–359.
7. Гросвальд М. Г., Кренке А. Н., Виноградов О. Н., Маркин В. А., Псарева Т. В., Разумейко Н. Г., Суходоровский В. Л. Оледенение земли Франца-Иосифа. М., 1973. 352 с.
8. Дженюк С. Л. Климатообразующие факторы и климатические особенности Земли Франца-Иосифа // Труды Кольского научного центра РАН. 2014. № 4 (23). Океанология № 2. С. 61–69.
9. Кузнецов В. С. Трогательная история о создании национального парка «Русская Арктика» от первого лица // Труды Архангельского центра Русского географического общества: Сб. науч. статей. 4. Архангельск, 2016. С. 278–285.
10. Кулиев А. Н. Растительность побережья губы Крестовой (Северный остров) // Новая Земля. Природа. История. Археология. Культура: Труды Морской арктической комплексной экспедиции. Вып. X. Кн. 1. М., 1998. С. 268–276.
11. Кулиев А. Н. Растительность // Земля Франца-Иосифа. М., 2013. С. 513–531.
12. Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Анализ флоры сосудистых растений о. Большевик (Архипелаг Северная Земля) // Ботанический журнал. № 93 (3). Л., 1981. С. 369–391.
13. Матвеева Н. В., Заноха Л. Л., Афонина О. М., Потемкин А. Д., Патова Е. Н., Давыдов Д. А., Андреева В. М., Журбенко М. П., Конорева Л. А., Змитрович И. В., Ежов О. Н., Ширяев А. Г., Кирцидели И. Ю. Растения и грибы полярных пустынь северного полушария. СПб.: МАРАФОН, 2015. 320 с.
14. Одаз А. М. Растительный покров // Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шлейф). Апатиты, 1993. С. 43–63.
15. Палибин И. В. Ботанические результаты плавания ледокола «Ермак» в Северном Ледовитом океане летом 1901 г. // Известия Санкт-Петербургского ботанического сада. 1906. № 3 (5). 128 с.

16. Парк Виллема Баренца на Новой Земле: Научно-технический отчет по проекту WWF RU0073.01 «Arctic Reserves». М., 1999. 206 с.
17. Сафронова И. Н. Материалы к флоре о. Мейбел и о. Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Ботанический журнал. № 68 (4). Л., 1983. С. 513–519.
18. Сафронова И. Н. О растительности островов Мейбел и Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Природные комплексы Арктики и вопросы их охраны. Л., 1986. С. 51–62.
19. Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.
20. Толмачев А. И. Материалы для флоры европейских арктических островов // Журнал Русского ботанического общества. № 16 (5–6). Л., 1931. С. 459–472.
21. Толмачев А. И., Шухтина Г. Г. Новые данные о флоре Земли Франца-Иосифа // Ботанический журнал. № 59 (2). Л., 1974. С. 275–279.
22. Чуракова Е. Ю. Биологические научные исследования // Комплексная научно-образовательная экспедиция «Арктический плавающий университет-2013». Ч. II. Архангельск, 2013. С. 277–280.
23. Чуракова Е. Ю., Сидорова О. В., Менников Д. С., Ершов Р. В. Конспект флоры сосудистых растений архипелага Земля Франца-Иосифа // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Сер.: Естественные науки, № 2. Архангельск, 2014. С. 94–101.
24. Шахин Д. А. Обзор растительного покрова западного побережья Новой Земли // Новая Земля. Природа. История. Археология. Культура: Труды Морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ). Вып. III. (2). М., 1992. С. 98–124.
25. Annotated Checklist of the Panarctic Flora (PAF). Vascular plants. Available at: <http://nhm2.uio.no/paf/> (accessed 10.04.2017).
26. Fischer H. Some remarks on the flora of Franz Josef Archipelago // Geogr. J. V. 1896. Vol. VIII. P. 560–563.
27. Hanssen O., Lid J. Flowering plants of Franz Josef Land // Skrifter om Svalbard og Ishavet. 1932. № 39. 42 p.
28. Rønning O. I. The flora of Svalbard. Oslo, 1996. 128 p.
29. Safronova I. N., Glazovsky A. Flora and vegetation // Barr S. (ed.). Franz Josef Land: Polarhåndbok. № 8. Oslo, 1995. P. 2–37.
30. The Plant List. Available at: <http://www.theplantlist.org/> (accessed 23.12.2016).

Moseev D. S., North-West Department of Institute of Oceanology named after P. P. Shirshov
of the Russian Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russian Federation)
Sergienko L. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

FLORA OF THE ISLANDS OF FRANZ-JOSEPH ARCHIPELAGO AND OF THE NORTHERN PART OF NOVAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO (ANNOTATED SPECIES LIST)

Given the results of the inventory of the flora of the Arctic Archipelago of Franz-Joseph and of the north of Novaya Zemlya Archipelago in the western sector of the Russian Arctic an annotated list was compiled. The list includes 43 species of flowering plants, belonging to 26 genera and 10 families. The work was carried out under the project (UNDP/GEF – MNR), “Problems of biodiversity conservation in politics and development programs of the Russian energy sector”. The studies were conducted on 12 Islands of Franz-Joseph Archipelago: Hooker, Jackson, Eva-Liv, Kane, Hayes, Alger, Salma, Lee-Smith, Etheridge Big, the Land of Georg, Mabel, Bell and 2 points of Novaya Zemlya Archipelago; in the area of the Gulf of Russian Gavan, and on the island Northern and island Eastern making up a group of Big Oranskii Islands. On the three following islands – Salma, Lee-Smith, Etheridge the study of vegetation was conducted for the first time. The list contains quotations of nomenclature, ecology, and distribution. On the archipelago of Franz-Joseph Land, *Saxifraga svalbardensis* Øvstedal (collected on the island of Salma) was noted for the first time. The species is endemic to the flora of Archipelago Svalbard neighboring with the Franz-Josef Land. The species has not been previously cited in the review of the vascular plants “Arctic flora of the USSR” and has not been specified for the Russian Arctic sector.

Key words: flora, flowering plants, Arctic, Franz-Josef Land Archipelago, Novaya Zemlya Archipelago

REFERENCES

1. Aleksandrova V. D. The structure of plant aggregations of the polar desert of Zemlya Aleksandry Island (Frantz Josef Land) [Struktura rastitel'nykh gruppировок polyarnoy pustyni ostrova Zemlya Aleksandry (Zemlya Frantsa-Iosifa)]. *Problemy ekologii, geobotaniki, botanicheskoy geografii i floristiki*. 1977. P. 26–36.
2. Aleksandrova V. D. Open plant aggregations of a polar desert of Zemlya Aleksandry Island (Frantz Josef Land) and their classification [Otkrytye rastitel'nye gruppировки polyarnoy pustyni ostrova Zemlya Aleksandry (Zemlya Frantsa-Iosifa) i ikh klassifikatsiya]. *Botanicheskii zhurnal*. 1981. № 66 (5). P. 26–33.
3. Aleksandrova V. D. *Rastitel'nost' polyarnykh pustyn' SSSR* [The vegetation of the USSR polar deserts]. Leningrad, 1983. 148 p.
4. *Arkticheskaya flora SSSR* [The Arctic flora of the USSR]. Issue I–IX. Moscow, Leningrad, 1964–1984.
5. Vekhov N. V., Kuliev A. N. *Obzor flory arhipelaga Novaya Zemlya* [An overview of the flora of the Novaya Zemlya archipelago]. Moscow, 1996. 25 p.
6. Govorukha L. S. *Zemlya Frantsa-Iosifa* [Franz-Josef Land]. Moscow, 1996. P. 328–359.
7. Grosvald M. G., Krenke A. N., Vinogradov O. N., Markin V. A., Psareva T. V., Razumeiko N. G., Sukhodorovskii V. L. *Obledenenie Zemli Frantsa-Iosifa* [The glaciation of the Franz Joseph Land]. Moscow, 1973. 352 p.
8. Djenuk S. L. Climate forcing factors and the climatic features of Franz-Joseph Land. [Klimatoobrazuyushchie faktory i klimaticheskie osobennosti Zemli Frantsa-Iosifa]. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*. 2014. Okeanologiya № 2. P. 61–69.
9. Kuznetsov V. S. A touching story on the creation of the national Park of “Russian Arctic” in the first person singular [Trogatel'naya istoriya o sozdani natsional'nogo parka “Russkaya Arktika” ot pervogo litsa]. *Trudy Arkhangel'skogo tsentra Russkogo geograficheskogo obshchestva: Sb. nauch. statey*. Arkhangelsk, 2016. P. 278–285.
10. Kuliev A. N. The vegetation of Krestovaya bay coast (Severnnyy island). A New Zemlya. Nature. History. Archaeology. Culture [Rastitel'nost' poberezh'ya guby Krestovoy (Severnnyy ostrov)]. *Novaya Zemlya. Priroda. Istoriya. Arkheologiya. Kul'tura: Trudy Morskoy Arkticheskoy kompleksnoy ekspeditsii*. Issue X. Moscow, 1998. P. 268–276.

11. Kuliev A. N. The vegetation [Rastitel'nost']. *Zemlya Frantsa-Iosifa*. Moscow, 2013. P. 513–531.
12. Matveeva N. V., Zanocha L. L. Analysis of vascular plants' flora of Bolshevik island (Severnaya Zemlya) [Analiz flory sosudistyykh rasteniy ostrova Bol'shevik (Arhipelag Severnaya Zemlya)]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1981. № 93 (3). P. 369–391.
13. Matveeva N. V., Zanocha L. L., Afonina O. M., Poteomkin A. D., Patova E. N., Davydov D. A., Andreeva V. M., Zhurbenko M. P., Konoreva L. A., Zmitrovich I. V., Ezhov O. N., Shyryaev O. N., Kiricdeli I. Yu. *Rasteniya i griby polyarnyykh pustyn' severnogo polushariya* [Plants and fungi of the polar deserts in the northern hemisphere]. St. Petersburg, 2015. 320 p.
14. Odaz A. M. Vegetable cover [Rastitel'nyy pokrov]. *Sreda obitaniya i ekosistemy Zemli Frantsa-Iosifa (arhipelag i shel'fy)*. Apatity, 1994. P. 43–63.
15. Palibin I. V. Botanical results of the voyage of the icebreaker “Yermak” in the Arctic ocean in the summer of 1901 [Botanicheskie resulyaty plavaniya ledokola “Yermak” v Severnom Ledovitom okeane letom 1901 g.]. *Izvestiya Sankt-Peterburgskogo botanicheskogo sada*. 1906. № 3 (5). P. 128.
16. *Park Villema Barentsa na Novoy Zemle: Nauchno-tehnicheskii otchet po projektu WWF RU0073.01 “Arctic Reserves”* [Park of Willem Barents on Novaya Zemlya]. Moscow, 1999. 206 p.
17. Safronova I. N. Materials on the flora of the Mabel island and Hooker island (archipelago of Franz Joseph Land) [Materialy k flore o. Meybel i o. Gukera (arhipelag Zemlya Frantsa-Iosifa)]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1983. № 68 (4). P. 513–519.
18. Safronova I. N. On the vegetation of Meibel and Guker Islands [O rastitel'nosti ostrovov Meybel i Gukera]. *Prirodnye kompleksy Arktiki i voprosy ikh okhrany*. 1986. P. 51–63.
19. Sekretareva A. I. *Sosudistye rasteniya Russkoy Arktiki i sopredel'nykh territoriy* [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories]. Moscow, 2004. 131 p.
20. Tolmachev A. I. Materials for the flora of the European Arctic Islands [Materialy dlya flory evropeyskikh arkticheskikh ostrovov]. *Zhurnal Russkogo botanicheskogo obshchestva*. 1931. № 16 (5–6). P. 459–472.
21. Tolmachev A. I., Shukhtina G. G. New data on the flora of Franz-Joseph Land [Novye dannye o flore Zemli Frantsa-Iosifa]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1974. № 59 (2). P. 275–279.
22. Churakova E. Yu. Biological research [Biologicheskie nauchnye issledovaniya]. *Kompleksnaya nauchno-obrazovatel'naya ekspeditsiya “Arkticheskiiy plavuchiy universitet-2013”*. Ch. II. Arkhangelsk, 2013. P. 277–280.
23. Churakova E. Yu., Sidorova O. V., Mennikov D. S., Yershov R. V. Synopsis of the flora of vascular plants of the archipelago of Franz-Joseph Land [Konspekt flory sosudistyykh rasteniy arhipelaga Zemlya Frantsa-Iosifa]. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*. 2014. № 2. P. 94–101.
24. Shakhin D. A. Overview of the vegetation of the Western coast of Novaya Zemlya A New Zemlya. Nature. History. Archaeology. Culture [Obzor rastitel'nogo pokrova zapadnogo poberezh'ya Novoy Zemli]. *Novaya Zemlya. Priroda. Istoriya. Arkheologiya. Kul'tura: Trudy Morskoy Arkticheskoy kompleksnoy ekspeditsii*. Issue III. Moscow, 1992. P. 98–124.
25. Annotated Checklist of the Panarctic Flora (PAF). Vascular plants. Available at: <http://nhm2.uio.no/paf/> (accessed 10.04.2017).
26. Fischer H. Some remarks on the flora of Franz Josef Archipelago // Geogr. J. V. 1896. Vol. VIII. P. 560–563.
27. Hanssen O., Lid J. Flowering plants of Franz Josef Land // Skrifter om Svalbard og Ishavet. 1932. № 39. 42 p.
28. Rønning O. I. The flora of Svalbard. Oslo, 1996. 128 p.
29. Safronova I. N., Glazovskiy A. Flora and vegetation // Barr S. (ed.). *Franz Josef Land: Polarhåndbok*. № 8. Oslo, 1995. P. 2–37.
30. The Plant List. Available at: <http://www.theplantlist.org/> (accessed 23.12.2016).

Поступила в редакцию 22.05.2017

ВАСИЛИНА СЕРГЕЕВНА СИМАКОВА

аспирант кафедры биологии растений, селекции и семеноводства, микробиологии агрономического факультета, Вятская государственная сельскохозяйственная академия (Киров, Российская Федерация)
vasilina.simakova.1989@mail.ru

ЛЮДМИЛА ИВАНОВНА ДОМРАЧЕВА

доктор биологических наук, профессор кафедры биологии растений, селекции и семеноводства, микробиологии агрономического факультета, Вятская государственная сельскохозяйственная академия (Киров, Российская Федерация)
dli-alga@mail.ru

АННА ИВАНОВНА ФОКИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры химии Института естественных наук, Вятский государственный гуманитарный университет (Киров, Российская Федерация)
annushka-fokina@mail.ru

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ СИНТЕТИЧЕСКИХ ПОВЕРХНОСТНО-АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ПОЧВЕННОЙ ЦИАНОБАКТЕРИИ *NOSTOC PALUDOSUM*

Цианобактерии являются активными индикаторами и тест-организмами на наличие в окружающей среде поллютантов различной химической природы. Впервые исследовано влияние трех различных автошампуней марок Концентрат, Felix и Uni, относящихся к синтетическим поверхностно-активным веществам, на развитие и физиологическое состояние почвенной цианобактерии (ЦБ) *Nostoc paludosum*. Показано, что наиболее токсичным для ЦБ является Uni, под действием которого гибель клеток *Nostoc paludosum* в чистой культуре достигала 95,8 %. Под влиянием данного автошампуня в концентрациях, применяемых для мойки машин, происходит изменение такого показателя состояния цианобактериальных популяций, как их численность. Сила репрессивного воздействия автошампуня Uni на ЦБ увеличивается пропорционально его концентрации и достигает максимума при 4 расчетных дозах.

Ключевые слова: синтетические поверхностно-активные вещества, автошампуни, цианобактерии, токсичность, численность клеток

ВВЕДЕНИЕ

Разные виды антропогенного воздействия на почву вызывают различные изменения ее микробиологических параметров. Поллютанты, приносимые в почву при техногенном загрязнении, могут оказывать как острое (при первичном поступлении), так и хроническое (при длительном присутствии в почве) действие на развитие микробоценозов.

Разнообразие почвенной микрофлоры и разнообразие загрязняющих веществ не позволяют создать стройную концепцию эволюции микробных сообществ в стрессовых условиях, так как техногенный фактор может и стимулировать, и ингибировать микробиологические процессы. Неоднократно отмечалось, что под воздействием таких поллютантов, как тяжелые металлы [3], [4], [11], пестициды [1], [5], нефть и нефтепродукты [7], фосфорорганические соединения [10], меняется состав и численность различных групп микроорганизмов, их ферментативная активность, другие физиологические и биохимические функции [2], [16].

Подобные изменения зафиксированы и у почвенных цианобактерий (ЦБ), которые в серии исследований рассматриваются как организмы-индикаторы на техногенное загрязнение почвы (эффект цианофитизации) [13], а также в качестве тест-организмов при испытании степени токсичности различных соединений тетразолюно-топографическим методом [6], [12].

К числу поллютантов, циркулирующих в природных экосистемах, относятся и синтетические поверхностно-активные вещества (СПАВ), которые широко применяются в промышленности и содержатся во многих средствах бытовой химии. Резкое увеличение количества легковых автомобилей привело к распространению автомоек с применением в них СПАВ в виде автошампуней [16].

Особенность СПАВ – высокая стойкость к деградации, что приводит к их длительной сохранности в различных экотопах и включению в биогенные круговороты [8]. При этом показано, что многие СПАВ токсичны для представителей биоты различного систематического положения [14]. В частности, сублетальные концентрации

СПАВ у ряда водорослей нарушают подвижность половых клеток и спорообразование, изменяют содержание фотосинтезирующих пигментов у *Chlorella vulgaris* [9]. Отмечалось усиление вакуолизации клеток у *Chlamydomonas reihardtii* под действием СПАВ, при этом из 21 вида водорослей, используемых в опыте, выживает всего 6, принадлежащих к отделу Bacillariophyta [17].

Наши предыдущие опыты показали, что под действием ПАВ у ЦБ изменяется такой показатель, как дегидрогеназная активность [3]. В определенных концентрациях СПАВ способны оказывать как стимулирующее, так и токсическое воздействие на ЦБ [15].

Цель данной работы – установить характер действия СПАВ на примере трех марок автошампуней на количественные показатели альгологически чистой культуры ЦБ *Nostoc paludosum* и оценить степень влияния возрастающих концентраций автошампуня Uni на ее развитие в стерильных почвах (песчаной и дерново-подзолистой почве).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили, используя альгологически чистую культуру ЦБ *N. paludosum* Kütz № 18 из коллекции фототрофных микроорганизмов кафедры биологии растений, селекции и семеноводства, микробиологии Вятской ГСХА.

Данный вид относится к представителям нитчатых грамотрицательных бактерий, которые часто называют синезелеными водорослями. *N. paludosum* в составе нитей имеет клетки двух типов: окрашенные вегетативные, в которых происходит процесс окислительного фотосинтеза, и бесцветные – гетероцисты, в которых идет процесс азотфиксации. Таким образом, *N. paludosum* относится к представителям наиболее совершенных автотрофов, сочетая автотрофию по углероду (фотосинтез) и по азоту (азотфиксация).

В почвах *N. paludosum* может развиваться как внутри почвенных микробных комплексов, так и в составе наземных биопленок с колебаниями численности клеток от нескольких тысяч до нескольких миллионов в 1 г или на 1 см² почвы.

В наших опытах *N. paludosum* выращивали в течение 12 недель при t° +22–24 °C и 12-часовом освещении, после чего испытывали характер действия на данный вид ЦБ 3 марок автошампуней (Концентрат, Felix и Uni) в разбавлениях, рекомендуемых для практического использования, – расчетных дозах (р. д.): 0,25; 0,5; 1; 2 и 4.

В качестве тестируемых СПАВ были выбраны автошампуни Концентрат производства ООО «ПК «АБХим»» г. Киров, Кировская область; Felix – г. Дзержинск, Нижегородская область; Uni – Германия. Разница в химическом составе автошампуней заключается, в частности, в содержании массовой концентрации органического фосфора, составляя в автошампуне Концентрат 0,10,

Felix = 0,075 и Uni = 1,00 мг/дм³ (ГОСТ 18309-2014 Вода. Методы определения фосфорсодержащих веществ. М.: Стандартинформ, 2015. 40 с.).

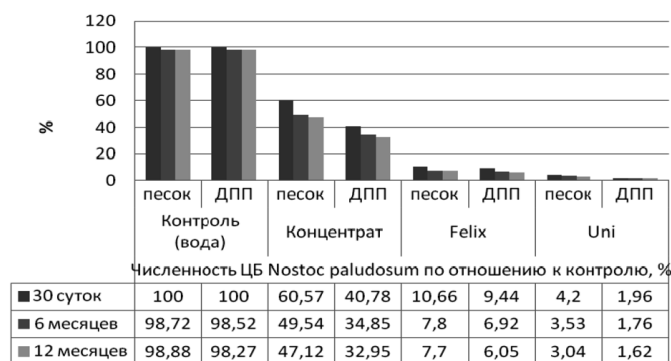
Разбавления автошампуней производились по нормам (1 рекомендуемая доза, или 1 р. д.) для мойки машин: Концентрат – 10 г на 1000 мл, Felix – 35 г на 1000 мл, Uni – 30 г на 1000 мл, однократно (табл. 1). Общий объем жидкости составлял 10 мл (ГОСТ 18309-2014 Вода. Методы определения фосфорсодержащих веществ. М.: Стандартинформ, 2015. 40 с.).

Таблица 1
Количество автошампуней, внесенных
в используемые субстраты
(песок и дерново-подзолистая почва)

Марка автошампуня	Количество внесенного автошампуня в пробу почвы в одну чашку Петри, г
Концентрат	0,83
Felix	2,92
Uni	2,50

В первой серии опыт был заложен в чашках Петри, куда помещали отдельно промытый, прокаленный речной песок и дерново-подзолистую почву (ДПП) массой 50 г, затем вносили культуру ЦБ *N. paludosum* в виде гомогенизированной суспензии в количестве 1 мл с титром 4,7·10⁸ кл/мл, испытуемый поллютант. На увлажненный песок раскладывали покровные стекла. Модельный опыт по влиянию автошампуней на развитие *N. paludosum* продолжался в течение 30 суток при 12-часовом искусственном освещении и t° = 22–24 °C. Учет численности клеток ЦБ проводили прямым микроскопированием непосредственно на стеклах обрастания. В дальнейшем чашки Петри с вариантами опыта помещали в холодильник при t° +2–4 °C на 6 месяцев для прекращения вегетации ЦБ. После этого опыт продолжался еще 30 суток при увлажнении песка и дерново-подзолистой почвы при 12-часовом искусственном освещении и температуре 22–24 °C. Дальнейшую экспозицию культуры ЦБ с автошампунями продолжали в течение 12 месяцев.

Вторая серия опытов была полностью аналогична по времени экспозиции предыдущей серии, но культуру вносили в ДПП в чашки Петри, где в качестве поллютанта использовали один автошампунь – Uni. Контролем служил вариант без внесения автошампуня. Количество ЦБ инокулята – 1 мл с титром 4,7·10⁸ кл/мл. Учет численности ЦБ также производили на стеклах обрастания, которые раскладывали на выравненную поверхность почвы. На поверхность почвы раскладывали покровные стекла. Через 30 суток провели количественный учет ЦБ. Экспозиция проводилась при 12-часовом искусственном освещении и t° +22–24 °C, после чего осуществляли количественный учет ЦБ. Учет численности клеток ЦБ проводили прямым микроскопированием.



Влияние автошампуней разных марок на развитие *N. paludosum*. Условные обозначения: ДПП – дерново-подзолистая почва. В контроле через 6 и 12 месяцев отмечено снижение численности клеток, которое было внесено и указано в первоначальном титре

нием стекол обрастания через 30 суток и через 6 месяцев, выражая полученные данные в клетках *N. paludosum* на 1 см².

Предварительную стерилизацию песка и ДПП проводили для того, чтобы избежать влияния аборигенной микрофлоры на процессы деградации автошампуней и отслеживать динамику развития ЦБ без аутохтонной фототрофной микрофлоры.

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили с помощью программ Excel и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При обсуждении результатов влияния автошампуней на развитие *N. paludosum* указывается не абсолютное значение численности клеток, а сравнивается снижение этого показателя под влиянием автошампуней (рисунок).

Опыты по влиянию трех видов автошампуней на развитие *N. paludosum* показали, что для этого вида наиболее токсичным является автошампунь Uni, который по химическому составу отличается наибольшим содержанием органического фосфора.

Особенно сильное репрессивное действие оказывает шампунь марки Uni в песчаной и дерново-подзолистой почвах. Наименее токсичным в этой серии опытов оказался автошампунь Концентрат. При этом сохраняется тенденция снижения численности клеток ЦБ по мере увеличения срока проведения опыта. Данный факт, вероятно, свидетельствует о том, что процесс деградации автошампуней в почве без аборигенной микрофлоры

не происходит, а интродуцированный вид ЦБ в этих процессах не участвует.

Таким образом, во второй серии опытов по содержанию поллютантов был выбран автошампунь Uni.

Степень токсичности автошампуня оценивали по угнетающей численности клеток *N. paludosum* по возрастанию концентрации автошампуня (табл. 2). Отмечается усиление репрессивного эффекта Uni по мере увеличения его концентрации и увеличения времени экспозиции.

Исходя из результатов количественного учета, можно считать, что при возрастании концентрации Uni происходит практически полная гибель цианобактерий, особенно резко выраженная при 4 р. д. (см. табл. 2).

Вычисленный коэффициент корреляции между дозами автошампуня и численностью *N. paludosum* составляет $r = -0,9995$, что говорит о сильной отрицательной корреляции.

Повторное определение численности *N. paludosum* через 6 месяцев показало, что в контрольном варианте и при дозах шампуня 0,5 и 1 р. д. численность ЦБ незначительно изменилась. Однако при более высоких дозах внесения автошампуня Uni репрессивный эффект усиливается. При этом сохраняется тенденция снижения численности клеток ЦБ по мере увеличения концентрации испытуемого вещества ($r = -1,000$).

ВЫВОДЫ

Результаты проведенных исследований с использованием ЦБ показывают, что применение СПАВ в виде автошампуней для мойки автомо-

Таблица 2
Влияние возрастающих концентраций автошампуня Uni на развитие *N. paludosum* в дерново-подзолистой почве

	Численность ЦБ <i>N. paludosum</i> , тыс. кл./см ²					
	Контроль (вода)	0,25 р. д.	0,5 р. д.	1 р. д.	2 р. д.	4 р. д.
30 суток	126,4 ± 0,5	87,2 ± 0,3	75,3 ± 0,7	69,3 ± 0,7	43,8 ± 0,7	34,4 ± 0,7
6 месяцев	95,1 ± 0,3	75,7 ± 0,6	64,9 ± 0,6	54,9 ± 0,2	29,0 ± 0,4	11,7 ± 0,5

Примечание. р. д. – рекомендуемая доза для мойки машин.

билей может представлять потенциальную опасность для биоты.

Использование *N. paludosum* в качестве тест-организмов показало, что все три испытуемые марки автошампуней вызывают резкое снижение

численности клеток ЦБ, при этом наибольшей токсичностью обладает автошампунь Uni.

Сила репрессивного воздействия автошампуней на ЦБ увеличивается пропорционально возрастанию их концентрации ($r = -0,95$).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Березин Г. И., Кондакова Л. В., Домрачева Л. И., Дабах Е. В. Особенности микробных группировок почв в районе Кильмезского полигона захоронения ядохимикатов (Кировская область) // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 2. С. 4–17.
2. Горностаева Е. А. Влияние ионов меди и никеля на почвенные цианобактерии и цианобактериальные сообщества: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2015. 26 с.
3. Горностаева Е. А., Злобин С. С., Сунцова Е. С., Елькина Т. С., Домрачева Л. И., Ашихмина Т. Я. Микробиологический статус почв в зоне действия Кирово-Чепецкого химического комбината // Теоретическая и прикладная экология. 2012. № 3. С. 44–49.
4. Гузев В. С., Левин С. В. Техногенные изменения сообщества почвенных микроорганизмов // Перспективы развития почвенной микробиологии. М., 2001. С. 178–219.
5. Домрачева Л. И., Ашихмина Т. Я., Кондакова Л. В., Березин Г. И. Реакция почвенной микробиоты на действие пестицидов // Теоретическая и прикладная экология. 2012. № 3. С. 4–18.
6. Домрачева Л. И., Кондакова Л. В., Ашихмина Т. Я., Огородникова С. Ю., Олькова А. С., Фокина А. И. Применение тетразольно-топографического метода определения дегидрогеназной активности цианобактерий в загрязненных средах // Теоретическая и прикладная экология. 2008. № 2. С. 23–28.
7. Дорохова М. Ф., Кречетов П. П. Реакция цианопрокариот на загрязнение почв авиационным керосином в полевом эксперименте // Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение: Междунар. науч. школа-конференция. Апатиты 5–9 сентября 2016 г.: Тез. докладов. Апатиты, 2016. С. 58–61.
8. Калениченко К. П. Определение катионных ПАВ в природных водах // Гидробиологический журнал. 1996. Т. 32. № 6. С. 70–76.
9. Колотская Н. Н., Пискунов Н. Ф., Остроумов С. А. Воздействие катионогенных ПАВ на пресноводные цианобактерии и зеленые водоросли // Современные проблемы лимнологии, альгологии и фитоценологии. М., 1998. С. 337–338.
10. Кондакова Л. В., Домрачева Л. И., Огородникова С. Ю., Олькова А. С., Кудряшов Н. А., Ашихмина Т. Я. Биоиндикационные и биотестовые реакции организмов на действие метилфосфонатов и пирофосфата натрия // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 4. С. 63–69.
11. Мосина Л. В., Давлетьярова Э. А. Тяжелые металлы в почве как источник опасности микотоксинов // Доклады ТСХА. 2012. № 284. Ч. 1. С. 207–209.
12. Огородникова С. Ю., Зыкова Ю. Н., Березин Г. И., Домрачева Л. И., Калинин А. А. Комплексная оценка состояния цианобактерий *Nostoc paludosum* Kutz при воздействии различных поллютантов // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 3. С. 47–52.
13. Особенности урбоэкосистем подзоны южной тайги Европейского Северо-Востока / Под ред. Т. Я. Ашихминой, Л. И. Домрачевой. Киров: Изд-во ВятГУ, 2012. 282 с.
14. Остроумов С. А. Влияние синтетических поверхностно-активных веществ на гидробиологические механизмы самоочищения водной среды // Водные ресурсы. 2004. Т. 31. № 5. С. 546–555.
15. Симакова В. С. Определение показателей окислительно-восстановительного потенциала и водородного показателя в автошампунях Felix, Концентрат и Uni // Научные исследования и разработки в эпоху глобализации: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Уфа, 2016. С. 23–26.
16. Фокина А. И., Горностаева Е. А., Огородникова С. Ю., Зыкова Ю. Н., Домрачева Л. И., Кондакова Л. В. Адаптационные резервы почвенных природных биопленок с доминированием цианобактерий р. *Phormidium* // Сибирский экологический журнал. 2015. № 6. С. 842–851.
17. Паршикова Т. В. Структурно-функціональні маркери адаптації мікрободоростей при дії поверхнево активних речовин: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Киев, 2003. 16 с.

Simakova V. S., Vyatka State Agricultural Academy (Kirov, Russian Federation)
Domracheva L. I., Vyatka State Agricultural Academy (Kirov, Russian Federation)
Fokina A. I., Vyatka State University of Humanities (Kirov, Russian Federation)

A STUDY OF THE SYNTHETIC SURFACE ACTIVE SUBSTANCES' EFFECT ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF THE SOIL CYANOBACTERIUM *NOSTOC PALUDOSUM*

Cyanobacteria are active indicators and test-organisms for the presence in the environment pollutants of different chemical nature. For the first time the impact of three different auto shampoo brands Concentrate, Felix and Uni, related to synthetic surface-active substances (surfactants), on the development and physiological state of the soil cyanobacteria of *Nostoc Paludosum* is investigated. It is shown that a shampoo Uni is the most toxic substance. Its impact on the cells of *Nostoc Paludosum* is very deadly; in pure culture the cells' death rate reached 95.8%. Under the influence of this shampoo in the concentration used for car washing a change in such an indicator of cyanobacterial population as its numerical strength was revealed. The power of the shampoo's repressive effect increases with its concentration and reaches its maximum at 4 calculated doses.

Key words: synthetic surfactants, shampoos, cyanobacteria, toxicity, a number of cells

REFERENCES

1. Berezin G. I., Kondakova L. V., Domracheva L. I., Dabakh E. V. Features of microbial groups of the soil in the area of Kilmetskii pesticides' landfill (Kirov region) [Osobennosti mikrobykh gruppirovok pochv v rayone Kil'mezskogo poligona zakhoroneniya yadokhimikatov (Kirovskaya oblast')]. *Printsipy ekologii* [Principles of Ecology]. 2016. Vol. 5. № 2. P. 4–17.
2. Gornostaeva E. A. *Vliyaniye ionov medi i kaliya na pochvennyye tsianobakterii i tsianobakterial'nye soobshchestva: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [The effect of copper ions and Nickel on soil cyanobacteria and cyanobacterial community]. Moscow, 2015. 26 p.
3. Gornostaeva E. A., Zlobin S. S., Suntsova E. S., El'kina T. S., Domracheva L. I., Ashikhmina T. Ya. Microbiological status of soils in the area of Kirovo-Chepetsk chemical works [Mikrobiologicheskiy status pochv v zone deystviya Kirovo-Chepetskogo khimicheskogo kombinata]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2012. № 3. P. 44–49.
4. Guzev V. S., Levin S. V. Man-made changes in communities of soil microorganisms [Tekhnogennyye izmeneniya soobshchestva pochvennykh mikroorganizmov]. *Perspektivy razvitiya pochvennoy biologii* [Prospects of development of soil biology]. Moscow, 2001. P. 178–219.
5. Domracheva L. I., Ashikhmina T. Ya., Kondakova L. V., Berezin G. I. The reaction of the soil microflora to pesticides [Reaktsiya pochvennoy mikrobioty na deystvie pestitsidov]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2012. № 3. P. 4–18.
6. Domracheva L. I., Kondakova L. V., Ashikhmina T. Ya., Ogorodnikova S. Yu., Ol'kova A. S., Fokina A. I., Application of tetrazole-topographical method of determining dehydrogenase activity of cyanobacteria in polluted environments [Primeneniye tetrazol'no-topograficheskogo metoda opredeleniya degidrogenaznoy aktivnosti tsianobakteriy v zagryaznennykh sredakh]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2008. № 2. P. 23–28.
7. Dorokhova M. F., Krechetov P. P. A reaction of cyanoprokaryota to soil pollution by aviation kerosene in the field experiment [Reaktsiya tsianoprokariot na zagryazneniye pochv aviatsionnym kerosinom v polevom eksperimente]. *Tsianoprokarioty (tsianobakterii): sistematika, ekologiya, rasprostraneniye*. Apatity, 2016. P. 58–61.
8. Kalenichenko K. P. Determination of cationic surfactants in natural waters [Opredeleniye kationnykh PAV v prirodnykh vodakh]. *Gidrobiologicheskiy zhurnal*. 1996. Vol. 32. № 6. P. 70–76.
9. Kolotskaya N. N., Piskunov N. F., Ostroumov S. A. Cationogenic effects of surfactants on freshwater cyanobacteria and green algae [Vozdeystviye kationogennykh PAV na presnovodnyye tsianobakterii i zelenyye vodorosli]. *Sovremennyye problemy limnologii, al'gologii i fitotsenologii*. Moscow, 1998. P. 337–338.
10. Kondakova L. V., Domracheva L. I., Ogorodnikova S. Yu., Ol'kova A. S., Kudryashov N. A., Ashikhmina T. Ya. Bioindicative and Biotest reaction of organisms to the action of methylphosphonates and sodium pyrophosphate [Bioindikatsionnyye i biotestovyye reaktsii organizmov na deystvie metilfosfonatov i pirofosfata natriya]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2014. № 4. P. 63–69.
11. Mosina L. V., Davlet'yarova E. A. Heavy metals in the soil as a source of danger of mycotoxins: report [Tyazhelye metally v pochve kak istochnik opasnosti mikotoksinov]. *Doklady TSKhA*. 2012. № 284. Part 1. P. 207–209.
12. Ogorodnikova S. Yu., Zyкова Yu. N., Berezin G. I., Domracheva L. I., Kalinin A. A. Comprehensive assessment of the status of the cyanobacteria *Nostoc paludosum* Kutz when exposed to different pollutants [Kompleksnaya otsenka sostoyaniya tsianobakteriy *Nostoc paludosum* Kutz pri vozdeystvii razlichnykh pollutantov]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2010. № 3. P. 47–52.
13. *Osobennosti urboekosistem podzony yuzhnoy taygi Evropeyskogo Severo-Vostoka* [Features of urban ecosystems of the southern taiga subzone of the European North-East]. Pod red. T. Ya. Ashikhminoy, L. I. Domrachevoy. Kirov, Izd-vo VyatGU, 2012. 282 p.
14. Ostroumov S. A. The effect of synthetic surfactants on the hydrobiological mechanisms of self-purification of water environment [Vliyaniye sinteticheskikh poverkhnostno-aktivnykh veshchestv na gidrobiologicheskie mekhanizmy samoochishcheniya vodnoy sredy]. *Vodnye resursy*. 2004. Vol. 31. № 5. P. 546–555.
15. Simakova V. S. The determination of indicators of redox potential and pH in shampoos Felix, Concentrate and Uni [Opredeleniye pokazateley oksislitel'no-vosstanovitel'nogo potentsiala i vodorodnogo pokazatelya v avtoshampunyakh Felix, Kontsentrat i Uni]. Nauchnye issledovaniya i razrabotki v epokhy globalizatsii: *Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Ufa, 2016. P. 23–26.
16. Fokina A. I., Gornostaeva E. A., Ogorodnikova S. Yu., Zyкова Yu. N., Domracheva L. I., Kondakova L. V. Adaptation of soil reserves of natural biofilm with dominance of cyanobacteria of the genus *Phormidium* [Adaptatsionnyye rezervy pochvennykh prirodnykh bioplenok s dominirovaniem tsianobakteriy r. *Phormidium*]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2015. № 6. P. 842–851.
17. Паршикова Т. В. Структурно-функціональні маркери адаптації мікробіодоростей при дії поверхнево активних речовин: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Киев, 2003. 16 с.

Поступила в редакцию 05.04.2017

МАРИНА ВЯЧЕСЛАВОВНА СЛУКОВСКАЯ

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории минерального сырья и силикатного синтеза, Институт химии и технологии редких элементов и минерального сырья имени И. В. Тананаева Кольского научного центра РАН (Апатиты, Российская Федерация)
krem.mv@gmail.com

ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА НОВИЧОНОК

кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
enovichonok@inbox.ru

ИРИНА ПЕТРОВНА КРЕМЕНЕЦКАЯ

кандидат технических наук, старший научный сотрудник лаборатории минерального сырья и силикатного синтеза, Институт химии и технологии редких элементов и минерального сырья имени И. В. Тананаева Кольского научного центра РАН (Апатиты, Российская Федерация)
kremen@chemy.kolasc.net.ru

ИРИНА АЛЕКСАНДРОВНА МОСЕНДЗ

аспирант лаборатории минерального сырья и силикатного синтеза, Институт химии и технологии редких элементов и минерального сырья имени И. В. Тананаева Кольского научного центра РАН (Апатиты, Российская Федерация)
mosendz@chemy.kolasc.net.ru

СВЕТЛАНА ВИТАЛЬЕВНА ДРОГОБУЖСКАЯ

кандидат химических наук, старший научный сотрудник лаборатории химических и оптических методов анализа, Институт химии и технологии редких элементов и минерального сырья имени И. В. Тананаева Кольского научного центра РАН (Апатиты, Российская Федерация)
drogo_sv@chemy.kolasc.net.ru

ЕВГЕНИЯ ФЕДОРОВНА МАРКОВСКАЯ

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
volev10@mail.ru

ПРИМЕНЕНИЕ *FESTUCA RUBRA* L. В ФИТОРЕМЕДИАЦИИ: КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ТЕХНОГЕННОГО ГРУНТА НА РАСТЕНИЕ*

Проблема фиторемедиации территорий, подвергшихся влиянию предприятий цветной металлургии, в настоящее время является крайне актуальной. В статье приводятся результаты эксперимента по изучению влияния грунта техногенной пустоши на овсяницу красную (*Festuca rubra* L.), являющуюся металл-толерантным видом злаковых растений. Техногенный грунт был отобран возле медно-никелевого комбината (г. Мончегорск, Мурманская обл., Россия). Эксперимент включал 4 варианта грунта ($n = 6$): техногенный торф, смесь техногенного торфа с контрольным в пропорции 1:1 и 1:3, контрольный торф. Изучали такие параметры, как химический состав растений и грунта (доступные растениям формы), высота и биомасса надземных органов растений, показатели флуоресценции хлорофилла *a*, содержание фотосинтетических пигментов. Валовое содержание меди в техногенном грунте составляло 6,4 г/кг, никеля – 1,6 г/кг. Содержание доступных растениям форм элементов в вариантах грунта зависело от доли техногенного компонента и величины pH – прямо пропорционально для Cu и Ni и обратно пропорционально – для K, P, Mg, Ca. В варианте опыта с техногенным грунтом семена не проросли и всходы не появились. В остальных вариантах проективное покрытие составляло 100 %. Добавление техногенного грунта в пропорции 1:3 усиливало ростовые процессы, что приводило к повышенному накоплению биомассы и высокой активности фотосинтетического аппарата. Листья овсяницы в варианте с 50 % добавлением техногенного грунта содержали экстремально высокие концентрации никеля – 300 мг/кг и меди – 190 мг/кг. Грунт в этом варианте оказывал угнетающий эффект на активность фотосинтетического аппарата, что может быть связано с ингибированием световой фазы фотосинтеза. Полученные результаты показали, что овсяница красная

устойчива к высоким концентрациям меди и никеля в грунте, способна активно аккумулировать ТМ из грунта с мультиэлементным загрязнением и, следовательно, может успешно использоваться в технологии фиторемедиации.

Ключевые слова: фиторемедиация, овсяница красная, *Festuca rubra* L., медь, никель, флуоресценция хлорофилла *a*, фотосинтетические пигменты, макроэлементы

ВВЕДЕНИЕ

Процессы рассеяния соединений тяжелых металлов (ТМ) в природной среде привели к образованию в зонах воздействия промышленных предприятий техногенных ландшафтов, водные и почвенные объекты которых являются источниками вторичного неконтролируемого загрязнения гидросферы. В Мурманской области (Кольский полуостров, Арктическая зона РФ) одними из основных источников загрязнения экосистем являются медно-никелевые предприятия акционерного общества «Кольская горно-металлургическая компания», производственные площадки которого расположены возле городов Мончегорск и Заполярный [29]. В результате 80-летнего воздействия аэротехногенных выбросов в импактных зонах этих предприятий образовались депрессивные территории, характеризующиеся высокой кислотностью и экстремальным содержанием *Cu* и *Ni* в почве и водоемах, эродированным почвенным покровом и частичной или полной утратой растительного покрова на всех ярусах [9], [29]. Присутствие ТМ в почве в подвижной форме и/или возможный переход их в биодоступную форму несут потенциальный риск для окружающей среды на годы вперед, причем естественное восстановление представляется практически невозможным [7], [9].

Лимитирующими факторами восстановления растительного покрова на техногенных пустошах в условиях Арктики и Субарктики являются такие параметры, как высокая кислотность грунта, дефицит элементов питания (*K*, *Ca*, *Mg*, *P*, *Mn*), экстремальные концентрации *Cu* и *Ni*, ограниченный банк семян в почве и отсутствие подземных органов возобновления, короткий период биологической активности (май – сентябрь) и невысокие температуры лета [2], [15], [40]. В таких условиях необходимо проведение работ по ремедиации, то есть очистке территории от загрязняющих веществ и/или создание условий, препятствующих их распространению [10].

В технологиях фиторемедиации вносят мелиорант и создают на нем растительный покров (обычно состоящий из злаковых растений), способный выполнять функцию стабилизации поллютантов и являться первичным сообществом на начальном этапе восстановления экосистемы [10]. Для каждой территории сочетание этих компонентов очень индивидуально, поскольку технология фиторемедиации включает как геохимическую и фитоценотическую, так и климатическую и экономическую составляющие. С учетом описанных выше условий коллективом авторов из

Кольского научного центра РАН была разработана технология фиторемедиации техногенного грунта в Арктической зоне. Начиная с 2010 года на территории возле городов Мончегорск и Заполярный для создания мелиоративного слоя успешно апробированы различные виды отходов предприятий горнопромышленного комплекса [8], [12], [18]. При создании растительного покрова как компонента технологии фиторемедиации в составе травосмеси использовалась овсяница красная (*Festuca rubra* L.).

Известно, что овсяница красная является злаковым растением, обладающим высоким коэффициентом биологического поглощения, в частности способностью к аккумуляции меди [4], [23], [36]. Овсяница красная – металл-толерантный вид, который широко применяется для восстановления растительного покрова на загрязненных почвах [41]. Данный вид является аборигенным для территории Кольского полуострова [16] и показал высокую жизнеспособность в натурных испытаниях технологии ремедиации возле городов Мончегорск и Заполярный [5], [12]. Поэтому этот вид был выбран для проведения лабораторного эксперимента.

Наличие избыточных количеств ТМ в почве обычно приводит к изменению нормального хода физиологических процессов в растениях (в том числе фотосинтеза, водного, углеродного и минерального обмена) [25], [34], [37]. Для оценки состояния растений, растущих в условиях загрязнения почвы ТМ, является актуальным использование метода изучения флуоресценции хлорофилла *a*, который позволяет оценить воздействие на растения различных абиотических стрессовых факторов [21], [24]. Кроме этого, параметры флуоресценции хлорофилла *a* хорошо коррелируют с общим состоянием растения и могут считаться надежными индикаторами негативного воздействия стресса [20].

Поскольку основная цель работ по ремедиации – это улучшение существующих эдафических условий, то главным становится вопрос оценки совокупности факторов, являющихся лимитирующими при произрастании того или иного вида растений на данном типе техногенного грунта, как по химическим, так и по физиолого-биометрическим параметрам.

В этой связи в задачи исследования входило: 1) оценить влияние характеристик техногенного грунта на биометрические показатели овсяницы и состояние фотосинтетического аппарата (ФА) (показатели флуоресценции хлорофилла *a*); 2) выявить возможность применения овсяницы

красной в технологии фиторемедиации территорий техногенной пустоши медно-никелевого комбината.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Схема эксперимента

Оценка влияния техногенного торфа на физиологические и биометрические характеристики овсяницы красной проводилась в камеральных условиях. Эксперимент включал 4 варианта грунта: *A* – контрольный торф; *B* – смесь техногенного торфа с контрольным в пропорции 1:3, *C* – смесь в пропорции 1:1; *D* – техногенный торф.

Техногенный торф был отобран на территории Мончегорской техногенной пустоши (Россия, Мурманская область, г. Мончегорск) на расстоянии 0,7 км от источника аэротехногенного загрязнения. Торф перед посевом растений был высушен до воздушно-сухого состояния и просеян через сито 1 мм. В качестве контрольной почвы был использован грунт из смеси верховых торфов с добавлением органических субстратов и других добавок (TERRAVITA универсальный), используемый в цветоводстве. Химический состав грунта в разных вариантах эксперимента приведен в главе «Результаты».

Семена овсяницы красной одинаковой навески были высеяны на слой грунта толщиной 12 см в пластиковые контейнеры. Каждый вариант выполнен в шести повторностях. Растения выращивали в условиях регулируемого освещения, фотопериод составлял 12 ч, температура – 20–22 °С. Полив проводился 1–2 раза в неделю по мере необходимости. Измерения биометрических и физиологических показателей проведены через 40 дней после посева семян. Эксперимент проведен дважды с разницей в 2 года. Поскольку в варианте *D* семена не взошли либо проростки погибли, в результатах будут рассматриваться преимущественно варианты *A*, *B* и *C*.

Содержание химических элементов в грунте и растениях

Массовые концентрации металлов в почве определяли атомно-эмиссионным и атомно-абсорбционным методами с помощью атомно-абсорбционного спектрофотометра AA-7000 (Shimadzu, Япония). Пробоподготовка состояла в разложении в микроволновой системе SW4 (Berghof, Германия) в концентрированных кислотах HCl:HNO₃ (3:1). Данные были получены с использованием оборудования ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН.

Химический анализ грунта и растений был выполнен в специализированной аккредитованной лаборатории Института химии и технологии редких элементов и минерального сырья Кольского научного центра РАН (г. Апатиты, Мурманская обл.). Валовое содержание элементов в растениях и почвах определяли после автоклавного микроволнового разложения в системе SW4

в автоклавах DAK 100 (Berghof, Германия). Для разложения образцов почвы использовали смесь HF_{конц.} и HNO₃ конц., для растений – HNO₃ конц. с добавлением небольшого количества H₂O₂. Массовые концентрации биодоступных форм элементов в почве определяли по стандартной процедуре с использованием аммонийно-ацетатного буферного раствора (pH 4,65) [39]. Полученные растворы анализировали с помощью масс-спектрометра с индуктивно связанной плазмой ELAN 9000 DRC-e (Perkin Elmer, США). Показатель pH определяли по стандартной процедуре на иономере И-160 М (НПО «Измерительная техника ИТ», Россия).

Биометрические показатели растений

Биометрический метод включал измерение высоты надземных органов растений и измерение биомассы надземных органов в воздушно-сухом состоянии ($n = 210$).

Флуоресценция хлорофилла *a*

Для измерений флуоресценции хлорофилла использовали флуориметр с импульсно-модулированным освещением JUNIOR-PAM (Walz, Германия). Параметры флуоресценции хлорофилла регистрировали после 30-минутной темновой адаптации. Определяли следующие параметры: начальную (F_0), максимальную (F_m), переменную флуоресценцию (F_v) и максимальный фотохимический квантовый выход ФС 2 (F_v/F_m). Быстрые световые кривые (RLCs) были получены с использованием программного обеспечения WinControl. Относительную скорость транспорта электронов (ETR), эффективный фотохимический квантовый выход ФС 2 ($Y(II)$), коэффициент фотохимического (qP) и нефотохимического (NPQ) тушения фиксировали при ФАР, равной 66, 90, 125, 190, 285, 420, 625 и 820 мкмоль·м⁻²·с⁻¹.

Содержание фотосинтетических пигментов

Содержание фотосинтетических пигментов в надземных органах овсяницы определяли спектрофотометрически (в аналитической лаборатории Института леса КарНЦ РАН). Пигменты были экстрагированы 80 % ацетоном. Оптическую плотность измеряли на спектрофотометре СФ-2000 (ОКБ Спектр, Россия) при длине волны 663, 646 и 470 нм. Содержание Хл *a* и Хл *b* (на единицу сырой массы листьев) в экстракте было рассчитано с помощью уравнения, которое представлено в [33]. Общее содержание хлорофилла (Хл ($a+b$))) было рассчитано как сумма Хл *a* и Хл *b*.

Расчет интегральных показателей почвы и растений

В условиях загрязнения медью и никелем предложен «физико-химический» критерий [4], которой был модифицирован и назван модулем токсичности [18]. Он определяется как отношение суммарного содержания меди и никеля к каль-

цию и магний в доступных для растений формах, выраженное в мольных единицах.

Индекс биоаккумуляции рассчитан как отношение содержания элемента в надземных органах растения к его содержанию в почве [10]. В данной статье использовано содержание доступных растением элементов в почве.

Статистический анализ

Статистическая обработка и корреляционный анализ проводили стандартными методами с использованием программного обеспечения Microsoft Excel 2016. Достоверность отличия средних величин оценивали с помощью критерия Стьюдента. Для анализа данных также использовали программу STATISTICA 10 (StatSoft Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Химические свойства грунта

Техногенный и контрольный торф различались по большинству показателей и содержали 38 и 28 % углерода, зольность – 24 и 45 %, $pH_{водн.}$ – 4,31 и 6,05, pH_{KCl} – 3,86 и 4,25 соответственно. Валовое содержание элементов (г/кг) для техногенного и контрольного торфа составляло: Ca – 1,9 и 14,2, Mg – 1,1 и 2,3, K – 0,2 и 3,4, Cu – 6,4 и 0,1, Ni – 1,6 и 0,06 соответственно. Таким образом, техногенный торф характеризовался экстремально высоким содержанием таких тяжелых металлов, как медь и никель, и низкими – макроэлементами. При этом содержание азота в техногенном торфе было выше – 2,2 против 0,7 % в контроле.

Увеличение доли техногенного торфа при смешивании грунтов привело к росту актуальной кислотности: в варианте A – $6,5 \pm 0,0$, в варианте B – $5,6 \pm 0,3$, в варианте C – $5,2 \pm 0,2$, в варианте D – $3,9 \pm 0,2$. При этом содержание основных поллютантов в доступной растением форме закономерно увеличилось (рис. 1).

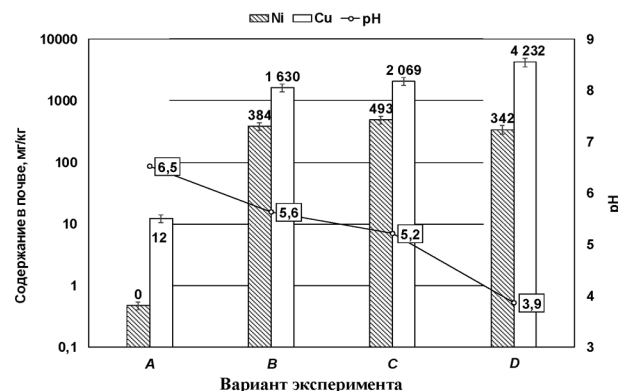


Рис. 1. Содержание меди и никеля в грунте в доступной растением форме и актуальная кислотность грунта в различных вариантах эксперимента

Очевидно, что в данном случае действовал ряд факторов, влияющих на физико-химические свойства грунта и распределение элементов по формам миграции. В первую очередь к таким

факторам относится увеличение кислотности грунта [6]. Для проб техногенного торфяного грунта было исследовано влияние состава буферных ацетатно-аммонийных растворов в интервале pH от 3,7 до 7,8. При одинаковой валовой концентрации массовая доля доступных форм компонентов изменялась. Оказалось, что максимальные значения доступных элементов отмечались при pH 4,9 (Cu) и 4,5 (Ni), при более низких и более высоких значениях pH концентрации ТМ снижались. Таким образом, на содержание доступных форм Cu и Ni в смесях загрязненного и контрольного торфа оказывали влияние два фактора: уровень загрязнения и кислотность грунта.

Добавление техногенного торфа оказывало существенное влияние на содержание макроэлементов (рис. 2). Их содержание закономерно уменьшалось по мере увеличения в смеси доли техногенного торфа.

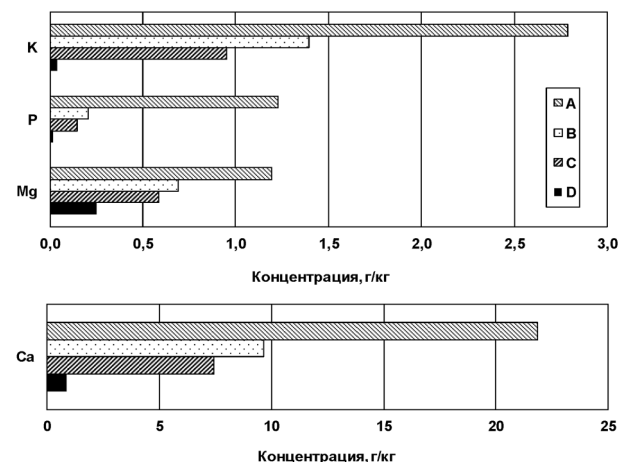


Рис. 2. Содержание макроэлементов в грунте (доступные растением формы)

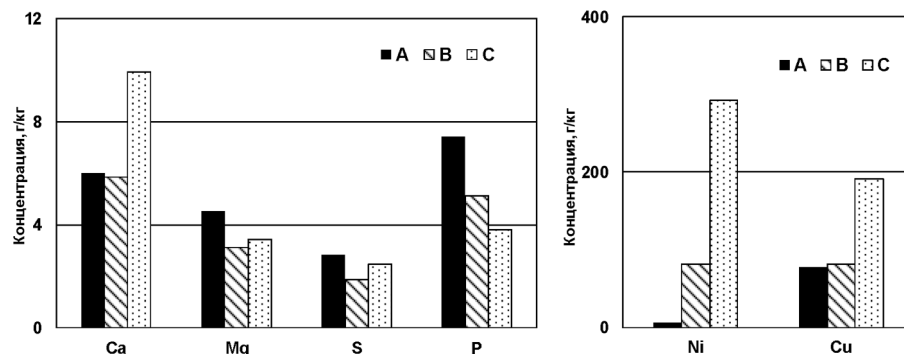
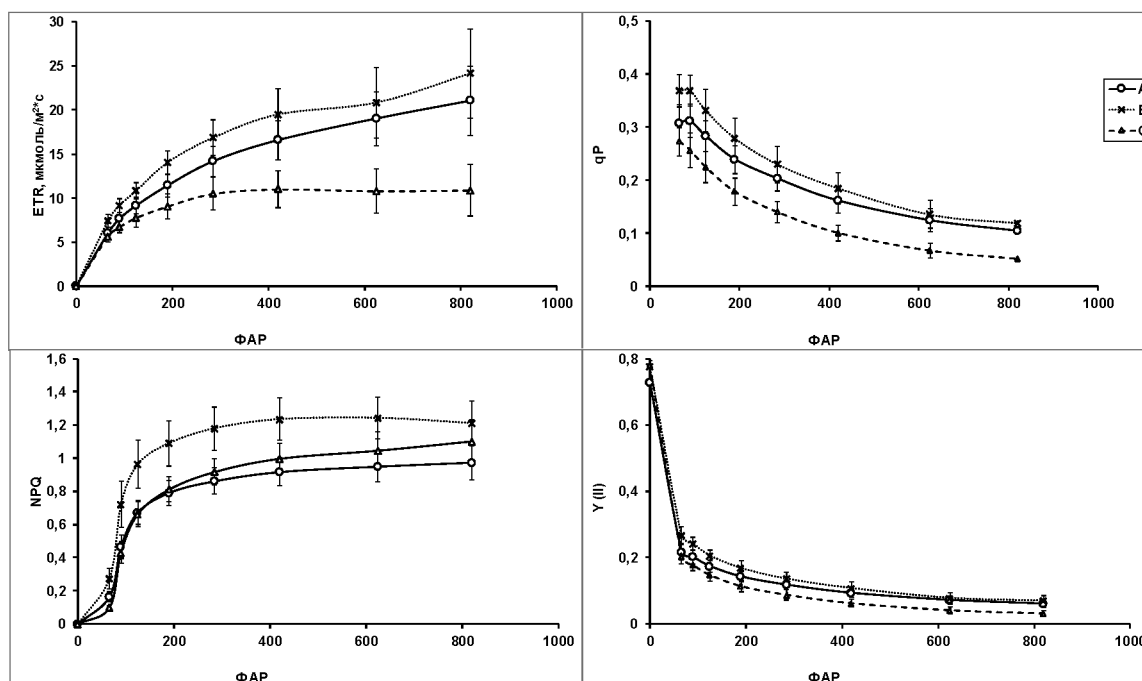
Биометрические показатели растений

Высота растений через 6 недель эксперимента в варианте B составляла $14,3 \pm 1,8$ см, что было на 31 % больше, чем в варианте A, и на 43 % больше, чем в варианте C. Биомасса надземных органов в варианте B была больше, чем в вариантах A и C, в среднем в 2,5 раза. Через 1,5 месяца после начала эксперимента у растений в вариантах A и C отмечены хлорозы в верхней части листьев.

Проективное покрытие в вариантах A, B и C составляло 100 %. В варианте D проективное покрытие через 2 недели после посева составляло 5 %, высота растений не превышала 2 см, к концу эксперимента все растения в данном варианте погибли.

Содержание химических элементов в надземных органах растений

Содержание калия в надземных органах овсяницы составляло 60, 55 и 45 г/кг в вариантах A, B и C соответственно. Содержание некоторых других химических элементов представлено на рис. 3.

Рис. 3. Содержание химических элементов в надземных органах *F. rubra*Рис. 4. Быстрые световые кривые (RLCs) у растений в различных вариантах эксперимента. Каждая RLC обобщает 7–10 измерений RLC, значения ФАР указаны в $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$

В растениях отмечается снижение содержания калия, магния и фосфора по мере увеличения доли техногенного грунта. Однако в растениях варианта *C* отмечается более высокое, по сравнению с вариантом *B*, содержание серы и магния и самое высокое из всех вариантов содержание кальция. Концентрации меди и никеля увеличиваются в ряду *A–B–C*.

Флуоресценция хлорофилла *a*

Значения F_v/F_m были сходными в вариантах эксперимента и составили $0,73 \pm 0,02$, $0,78 \pm 0,01$ и $0,78 \pm 0,01$ в вариантах *A*, *B* и *C* соответственно.

Самые высокие значения ETR отмечались для растений в варианте *B* (рис. 4). В среднем они были на 37,3 % выше, чем в варианте *C*. Снижение ETR в варианте *C* по сравнению с вариантом *A* составляло 25,8 %.

Добавление техногенного грунта привело к увеличению NPQ в среднем на 28,6 % в варианте *B* по сравнению с контролем (вариант *A*). Различия в значениях NPQ между вариантами *B* и *C* были недостоверны.

Значения qP и $Y(II)$ в варианте *B* были выше, чем в варианте *A*, относительно контроля на 13,3 и 14,0 % соответственно (см. рис. 4). Те же показатели в варианте *C* были ниже, чем в контроле, на 30,0 и 25,7 % соответственно. Таким образом, максимальные значения всех исследованных физиологических параметров отмечены в варианте *B*.

Содержание фотосинтетических пигментов

Добавление техногенного грунта привело к увеличению содержания фотосинтетических пигментов (рис. 5). В варианте *B* содержание Хл *a*, Хл *b*, Хл *a+b* и *car* относительно контро-

ля (вариант *A*) увеличилось на 42,7, 33,6, 40,0 и 42,8 % соответственно. Различия между вариантами *A* и *C* были отмечены только для Хл *b*. Его содержание увеличилось на 23,4 % относительно контроля.

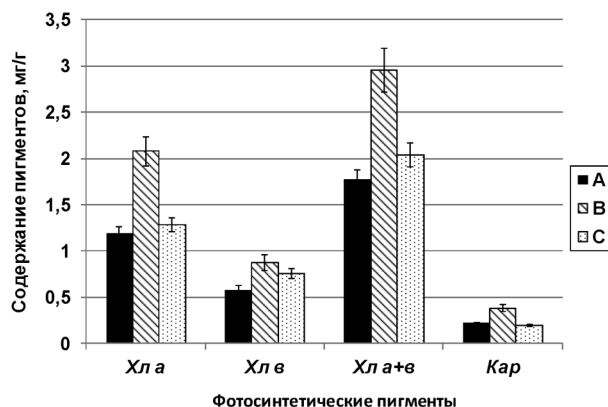


Рис. 5. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений в различных вариантах эксперимента

Таким образом, содержание пигментов и показатели флуоресценции были максимальными в варианте *B*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Азотно-углеродный баланс (C/N) в контрольном торфе составлял 48, что является нормой для торфа, например, Польши и Западной Сибири [1], но соответствует бедным с точки зрения обеспеченности растений макроэлементами верховым торфам [19]. Средний уровень обогащенности гумуса азотом соответствует соотношению C/N 8-11, а азотно-углеродный баланс выше 14 свидетельствует об очень низком уровне обеспеченности гумуса азотом [11]. Таким образом, техногенный торф участка Мончегорской техногенной пустоши, использованный в настоящем эксперименте, отношение C/N в котором составляло 20, имел более благоприятную характеристику с точки зрения содержания азота и углерода, чем контрольный торф. Недостаток азота в контрольном торфе, по-видимому, оказывал существенное влияние на накопление биомассы и активность фотосинтетического аппарата овсяницы красной в варианте *A*.

Фоновые значения pH в злаково-кустарничковом сообществе в данном регионе находились в пределах 3,81–4,71 при среднем значении 4,22 [13]. Данный вид в условиях мультиэлементного загрязнения способен произрастать в достаточно широком диапазоне pH – от 3,9 до 7,1 [42]. Таким образом, актуальная кислотность почвы, по-видимому, напрямую не оказывала негативного влияния на овсяницу в вариантах *B* и *C*.

Тем не менее опосредованное влияние повышенной кислотности грунта очевидно, поскольку она приводила к увеличению концентрации доступных для растений форм ТМ. Фитоток-

сичный уровень Ni в почвах составляет 100 мг/кг, Cu – 60–125 мг/кг [28]. Грунт варианта *A* не являлся фитотоксичным, тогда как в вариантах *B* и *C* порог фитотоксичности был превышен соответственно по Ni в 4 и 5 раз, по Cu – в 13 и 17 раз относительно верхней границы уровня. В варианте *D* порог фитотоксичности превышен в 4 раза по никелю и в 34 раза по меди.

Содержание основных макроэлементов в доступной форме в торфе контроля (вариант *A*) было выше по сравнению с опытными вариантами. Так, по сравнению с вариантом *D*, Ca было больше в 25 раз, Mg – в 5 раз, P и K – в 75 раз. Отсутствие прямой зависимости свидетельствовало о вкладе физико-химических параметров грунта в распределение элементов по формам миграции.

Среднее содержание меди в овсянице составляет 35 мг/кг [42]. В экспериментальных условиях в варианте *A* концентрация меди составляла 75 мг/кг, при увеличении содержания меди в почве содержание в растениях оставалось примерно на том же уровне (80 мг/кг) в варианте *B* и резко увеличивалось до 190 мг/кг в варианте *C*. Поскольку многие представители семейства Злаки относятся к растениям-исключателям, то, возможно, в варианте *B* у овсяницы срабатывает этот механизм защиты относительно высоких концентраций меди. В то же время в варианте *B* происходит существенное накопление никеля в надземных органах растений – в 13 раз относительно контроля.

Концентрации никеля и меди в варианте *C* относятся к токсичному уровню [6]. Высокое содержание никеля (в 50 раз выше, чем в контроле), возможно, являлось причиной снижения фотосинтетической активности в варианте *C*.

Существует прямая зависимость между содержанием большинства элементов в почве и растениях. Так, с увеличением доступных для растений Ni и Cu в почве при добавлении техногенного грунта увеличивается их содержание в растениях, то есть происходит их биоаккумуляция. И наоборот, с уменьшением P и K в почвах вариантов *B* и *C* по сравнению с вариантом *A* уменьшается содержание этих макроэлементов в растениях. В контроле (вариант *A*) индекс биоаккумуляции был выше, чем в вариантах *B* и *C*, для Ni и Cu и ниже – для P, K, Ca, Mg (рис. 6).

Несмотря на то что в надземных органах овсяницы отмечено повышение концентрации в 2–5 раз в вариантах *B* и *C* по сравнению с известными из литературы значениями [23], [42], индекс биоаккумуляции меди и никеля меньше единицы. Таким образом, данный вид злаковых может использоваться в технологиях мягкой ремедиации техногенных грунтов [10].

Результаты исследования физиологических параметров подтверждают, что данный вид растения является устойчивым к токсическому

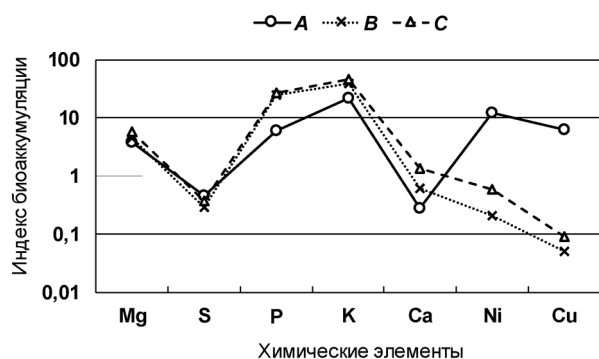


Рис. 6. Индекс биоаккумуляции в различных вариантах опыта

действию меди и никеля. У овсяницы отмечено наличие активно функционирующих систем, защищающих ФА от токсического действия ТМ, поскольку соотношение Fv/Fm сохранилось на близком к теоретическому максимуму уровне (0,8) [26], [31]. Поддержание высоких значений Fv/Fm характерно для растений, устойчивых к токсическому действию ТМ [27], [30], что показано при воздействии высокими концентрациями Ni и Cd на герань (*Pelargonium* sp.) [24].

Несмотря на общую устойчивость вида к токсическому действию ТМ, увеличение содержания ТМ в почве оказывало существенное влияние на показатели фотосинтетической активности овсяницы красной. Добавление техногенного грунта в количестве 25 % (вариант В) от общей массы почвы привело к увеличению активности ФА по сравнению с контролем. Параметр $Y(II)$ позволяет оценить фотохимическое использование энергии в ФС 2 [3]. У растений в этом варианте опыта отмечались наибольшие значения ETR , qP и $Y(II)$. В то же время добавление техногенного грунта в количестве 50 % (вариант С) привело к ингибированию активности ФА: значения показателей ETR , qP и $Y(II)$ снизились относительно контроля.

Параметр NPQ определяет нефотохимическое тушение и связан с тепловыми потерями [3]. Данные по NPQ (его сильное увеличение в варианте В) позволяют предположить, что увеличение нефотохимического тушения может служить одним из факторов, который поддерживает ФА в активном состоянии при стрессе, вызванном действием ТМ. У растений в варианте С активизации NPQ не отмечено. В литературе показано, что воздействие отдельными ТМ (Cd, Ni) в низких концентрациях может приводить к увеличению флуоресценции хлорофилла и скорости фотосинтеза [27], [32], а высокие концентрации ТМ вызывают торможение физиологических процессов [27].

Помимо активации фотосинтетических процессов, у растений варианта В отмечено увеличение содержания фотосинтетических пигментов. Из литературы известно, что обычно воздействие ТМ ингибирует биосинтез хлорофилла и каро-

тиноидов, а также включение пигментов в фотосистемы, что приводит к снижению содержания фотосинтетических пигментов [22], [38]. Однако у металл-толерантных растений может наблюдаться увеличение содержания пигментов. Так, например, у *Silene compacta* в ответ на избыток меди наблюдалось увеличение содержания хлорофилла [35].

Увеличение содержания фотосинтетических пигментов и активация фотохимических процессов при добавлении техногенного грунта в варианте В привели к увеличению биомассы растений. Исследователи отмечают, что низкое или умеренное добавление ТМ может способствовать увеличению высоты и биомассы растений, особенно у растений – гипераккумуляторов металлов, однако причина этого феномена остается не до конца понятной [35]. Одно из возможных последствий активации фотохимических процессов и увеличения биомассы – снижение концентрации ТМ на единицу массы растения. Возможно, это является одним из механизмов, позволяющих растениям преодолевать стресс, вызванный наличием большого количества ТМ в почве.

Из полученных результатов видно, что добавление техногенного грунта в соотношении техногенного и контрольного грунта, равном 1:3, не оказывало выраженного токсического действия на развитие овсяницы красной в условиях вегетационного эксперимента, а наоборот, стимулировало рост надземных органов овсяницы. Подобный эффект наблюдался в опыте с луком репчатым [14], показывающем, что всхожесть семян резко возрастала в растворах с небольшой концентрацией никеля – 0,5–1,0 мг/л. Авторы данной работы объяснили полученные результаты тем фактом, что никель является биологически активным элементом, он включен, например, в активный центр фермента уреазы [17].

Отсутствие токсического влияния на растения техногенного грунта в варианте В может быть связано с антагонистическим действием ТМ. Так, например, при добавлении техногенного грунта в растениях увеличилось содержание железа. Как было показано ранее, этот элемент значительно уменьшает токсическое действие различных ТМ, в том числе меди и никеля [27]. Кроме того, медь может снижать токсичность никеля.

Важной задачей при исследовании влияния мультисистемного загрязнения на фитотоксичность почв является интегральная оценка техногенного грунта с точки зрения его влияния на растения. Модуль токсичности, применяемый нами для оценки свойств техногенного грунта, составлял 0,003 для варианта А, 0,009 для варианта В, 0,02 для варианта С и 2,24 для варианта Д. Ранее в полевых условиях по результатам многолетнего мониторинга было выявлено, что соотношение меди и никеля к кальцию и магнию, при котором модуль токсичности составляет

0,10–0,17, приводит к угнетенному состоянию фитоценозов [12]. Таким образом, грунт варианта *C* являлся потенциально токсичным для растений, а грунт варианта *D* – сильно токсичным.

Установление предельно допустимого модуля токсичности на уровне 0,01, при котором не происходит ингибирование процессов роста и фотосинтеза, является важным с точки зрения проводимой в настоящее время работы по подбору оптимальных по химическому составу горнопромышленных отходов для использования в технологии фиторемедиации, адаптированной для условий мультиэлементного загрязнения в Мурманской области.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что техногенный торфяной грунт вблизи медно-никелевого предприятия являлся токсичным для злакового растения, поскольку препятствовал процессам прорастания семян и развития проростков. Это связано с присутствием меди и никеля в экстремальных концентрациях, высокой кислотностью, а также низким содержанием макроэлементов в техногенном грунте.

Добавление техногенного торфа к контрольному в соотношении 1:3 по массе усиливало ростовые процессы, что приводило к повышенному накоплению биомассы и высокой активности фотосинтетического аппарата. Такой состав грунта стимулировал аккумуляцию никеля надземными органами растений. Модуль токсичности, равный 0,01, может считаться предельно допустимым с точки зрения нормального функционирования растений.

Грунт, 50 % которого составлял техногенный торф, оказывал угнетающий эффект на активность фотосинтетического аппарата, что может быть связано с ингибированием световой фазы фотосинтеза. При этом отмечено нарастание процесса аккумуляции ТМ. Таким образом, увеличение модуля токсичности до 0,02 приводило к негативной реакции растений на высокое содержание ТМ.

Полученные результаты показали, что овсяница красная способна в некоторых количествах накапливать медь и никель, тем самым препятствуя их миграции в экосистемах. Выявлен предельно допустимый уровень соотношения между концентрациями меди и никеля к кальцию и магнию (модуль токсичности, равный 0,01), превышение которого приводит к угнетению развития овсяницы красной.

Поскольку Арктическая зона РФ имеет крайне ограниченный запас земельных ресурсов, для ремедиации таких территорий, как техногенные пустоши в Мурманской области, целесообразно использовать отходы горноперерабатывающей промышленности, хорошо развитой в данном регионе. В связи с изложенными свойствами овсяница красная может быть рекомендована к использованию в качестве фитостабилизатора в технологии мягкой ремедиации на данной территории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам аналитической лаборатории Института леса Карельского научного центра РАН.

* Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант мол_а_дк_16-35-60022/16, и Президиума РАН, программа «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биеньковски П., Титлянова А., Диттвалд Э., Шибарева С. Изменение элементного состава фитомассы сфагновых мхов в процессе торфообразования // Вестник ТГПУ. 2008. Вып. 4 (78). С. 30–34.
2. Ганичева С. Н., Лукина Н. В., Костина В. А., Никонов В. В. Техногенная дигрессия и восстановительная сукцессия в хвойных лесах Кольского полуострова // Лесоведение. 2004. № 3. С. 57–67.
3. Гольцев В. Н., Каладжи М. Х., Кузманова М. А., Аллахвердиев С. И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла *a* – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. М.: Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. 220 с.
4. Евдокимова Г. А. Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1995. 272 с.
5. Иванова Л. А., Горбачева Т. Т., Слуковская М. В., Кременецкая И. П., Иноземцева Е. С. Инновационные технологии рекультивации нарушенных земель // Экология производства. 2014. № 2. С. 58–68.
6. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.
7. Калабин Г. В., Евдокимова Г. А., Горный В. И. Оценка динамики растительного покрова нарушенных территорий в процессе снижения воздействия комбината «Североникель» на окружающую среду // Горный журнал. 2010. № 11. С. 74–77.
8. Калинин В. Т., Кременецкая И. П., Иванова Л. А., Слуковская М. В., Горбачева Т. Т., Алексеева С. А., Лашук В. В., Дрогобужская С. В. Приемы адаптивных технологий при создании культурфитоценозов в условиях техногенных ландшафтов Субарктики, загрязненных тяжелыми металлами // Вестник КНЦ. 2014. № 2. С. 80–90.
9. Кашулина Г. М., Переверзев В. Н., Литвинова Т. И. Трансформация органического вещества почв в условиях экстремального загрязнения выбросами комбината «Североникель» // Почвоведение. 2010. № 10. С. 1265–1275.
10. Копчик Г. Н. Проблемы и перспективы фиторемедиации почв, загрязненных тяжелыми металлами (обзор литературы) // Почвоведение. 2014. № 9. С. 1113–1130.

11. Лаврентьева И. Н., Убугунов Л. Л., Убугунова В. И. Органическое вещество: экологические особенности образования и плодородие почв: Учебное пособие. ФГОУ ВПО «Бурятская ГСХА им. В. Р. Филиппова»; Ин-т общ. и эксперим. биол. СО РАН. Улан-Удэ: Изд-во БГСХА им. В. Р. Филиппова, 2008. 229 с.
12. Лашук В. В., Слуковская М. В., Кременецкая И. П., Мосендз И. А., Иванова Л. А. Применение отходов АО «Ковдорский ГОК» для мелиорации загрязненного почвенного слоя // Известия Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18. № 2 (3). С. 746–751.
13. Лукина Н. В., Никонов В. В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1998. 316 с.
14. Мосендз И. А., Петрашова Д. А., Дрогобужская С. В., Кременецкая И. П. Оценка изменения биологической эффективности растворов никеля в присутствии магния с использованием растительных тест-объектов // Известия Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18. № 2 (2). С. 448–451.
15. Никонов В. В., Лукина Н. В. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1994. 315 с.
16. Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 435 с.
17. Серегин И. В., Кожевникова А. Д. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 2. С. 285–308.
18. Слуковская М. В., Иванова Л. А., Горбачева Т. Т., Дрогобужская С. В., Иноземцева Е. С., Марковская Е. Ф. Изменение свойств техногенно загрязненного грунта при использовании карбонатного мелиоранта в зоне воздействия медно-никелевого комбината // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 6. С. 133–142.
19. Ягодин Б. А., Жуков Ю. П., Кобзаренко В. И. Агрохимия / Под ред. Б. А. Ягодина. М.: Колос, 2002. 584 с.
20. Baker N. R., Rosenqvist E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities // J. Exp. Bot. 2004. Vol. 55. P. 1607–1621.
21. Becerril J. M., Munoz-Rueda A., Aparicio-Tejo P. and Gonzales-Murua C. The effects of cadmium and lead on photosynthesis electron transport in clover and lucern // Plant Physiol. Biochem. 1988. Vol. 26 (3). P. 357–363.
22. Caspi V., Droppa M., Horvath G., Malkin S., Marder J. B. and Raskin V. I. The effect of copper on chlorophyll organization during greening of barley leaves // Photosynth. Res. 1999. Vol. 62. P. 165–174.
23. Cuske M., Karczewska A., Gałka B., Dradrach A. Some adverse effects of soil amendment with organic materials – the case of soils polluted by copper industry phytostabilized with red fescue // Int. J. Phytorem. 2016. Vol. 18 (8). P. 846–853.
24. Dan T., Krishna R. S., Saxena P. K. Metal tolerance of scented geranium (*Pelargonium* sp. 'Frensham'): effects of cadmium and nickel on chlorophyll fluorescence kinetics // International Journal of Phytoremediation. 2000. Vol. 2. Issue 1. P. 91–104.
25. Ernst W. H. O., Verkleij J. A. C., Schat H. Metal tolerance in plants // Acta Bot. Neerl. 1992. Vol. 41. P. 229–248.
26. He J. Y., Ren Y. F., Zhu C., Yan Y. P., Jiang D. A. Effect of Cd on growth, photosynthetic gas exchange, and chlorophyll fluorescence of wild and Cd-sensitive mutant rice // Photosynthetica. 2008. Vol. 46. P. 466–470.
27. Joshi M. K., Mohanty Pr. Chlorophyll a fluorescence as a probe of heavy metal ion toxicity in plants // G. C. Papageorgiou, Govindjee, eds. Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2004. P. 637–661.
28. Kabata-Pendias A., Pendias H. Trace elements in soils and plants. CRC Press, Boca Raton, FL, 1992. 548 p.
29. Kozlov M. V., Zvereva E. L. Industrial barrens: extreme habitats created by non-ferrous metallurgy // Rev. Environ. Sci. Biotechnol. 2007. № 6. P. 231–259.
30. Krupa L., Siedlecka A., Maksymiec W., Baszynski T. In vivo response of photosynthetic apparatus of *Phaseolus vulgaris* L. to nickel toxicity // J. Plant Physiol. 1993. Vol. 142. P. 664–668.
31. Lanaras T., Moustakas M., Symeonidis L., Diamantoglou S., Karataglis S. Plant metal content, growth responses and some photosynthesis measurements on field cultivated wheat growing on bodies enriched in Cu // Physiol. Plant. 1993. Vol. 88. P. 307–314.
32. Li S., Yang W., Yang T., Chen Y., Ni W. Effects of cadmium stress on leaf chlorophyll fluorescence and photosynthesis of *Elsholtzia argyi* – a cadmium accumulating plant // International Journal of Phytoremediation. 2015. Vol. 17. P. 85–92.
33. Lichtenthaler H. K. Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Method Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
34. Malik D., Sheoran S., Singh R. Carbon metabolism in leaves of cadmium treated wheat seedlings // Plant Physiol. Biochem. 1992. Vol. 30. P. 223–229.
35. Ouzounidou G., Eleftheriou E. P., Karataglis S. Ecophysiological and ultrastructural effects of copper in *Thlaspi ochroleucum* (Cruciferae) // Can. J. Bot. 1992. Vol. 70. P. 947–957.
36. Padmavathiamma and Li. Effect of amendments on phytoavailability and fractionation of copper and zinc in a contaminated soil // International Journal of Phytoremediation. 2010. Vol. 12. P. 697–715.
37. Rubio M. I., Escrig I., Martinez-Cortina C., Lopez-Benett F. J., Sanz A. Cadmium and nickel accumulation in rice plants. Effect on mineral nutrition and possible interactions of ABA and GA // Plant Growth Reg. 1994. Vol. 14. P. 151–157.
38. Stobart A. K., Griffiths W. F., Bukhari I. A., and Sherwood R. P. The effect of Cd on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley // Plant Physiol. 1985. Vol. 63. P. 293–298.
39. Ure A. M. Single extraction schemes for soil analysis and related applications // Science of the Total Environment. 1996. Vol. 178. P. 3–10.
40. Vangronsveld J., Van Assche F., Clijsters H. Reclamation of bare industrial area contaminated by non-ferrous metals: in situ metal immobilization and revegetation // Environmental Pollution. 1995. Vol. 87. P. 51–59.
41. Vangronsveld J., Cunningham S. C. Metal-contaminated soils: in situ inactivation and phytoremediation. Heidelberg: Berlin: Springer-Verlag, 1998. 265 p.
42. Wong M. H. Metal cotolerance to copper, lead, and zinc in *Festuca rubra* // Environmental Research. 1982. Vol. 29. P. 42–47.

Slukovskaya M. V., I. V. Tananaev Institute of Chemistry and Technology of Rare Elements and Mineral Raw Materials, Kola Science Center RAS (Apatity, Russian Federation)

Novichonok E. V., Institute of Forest of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Kremenetskaya I. P., I. V. Tananaev Institute of Chemistry and Technology of Rare Elements and Mineral Raw Materials, Kola Science Center RAS (Apatity, Russian Federation)

Mosendz I. A., I. V. Tananaev Institute of Chemistry and Technology of Rare Elements and Mineral Raw Materials, Kola Science Center RAS (Apatity, Russian Federation)

Drogobuzhskaya S. V., I. V. Tananaev Institute of Chemistry and Technology of Rare Elements and Mineral Raw Materials, Kola Science Center RAS (Apatity, Russian Federation)

Markovskaya E. F., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

APPLICATION OF FESTUCA RUBRA L. IN PHYTOREMEDIATION: COMPLEX EVALUATION OF THE TECHNOGENIC SOIL EFFECT ON THE PLANT

The problem of phytoremediation of territories exposed to the influence of non-ferrous metallurgy enterprises is currently extremely hot. Results of the study reflecting the influence of the soil of technogenic wasteland on selected parameters of the red fescue (*Festuca rubra* L.), which is a metal-tolerant species of cereals, are presented in the article. The samples of technogenic soils were taken near the copper-nickel combine (Monchegorsk, Murmansk region, Russia). The experiment consisted of 4 series, where the red fescue was grown on such substrates as technogenic soils, a mixture of the soils with control peat in the ratio 1:1 and 1:3, and control peat. The studied parameters included: the chemical composition of plants and soils (forms available to plants), the height and the weight of plants, the fluorescence of chlorophyll *a*, the content of photosynthetic pigments. The total copper content in the technogenic soil was 6,4 g/kg, nickel 1,6 g/kg. This peat was highly toxic. The plants did not sprout in such conditions. The content of elements in the soil in other series of experiments depended on the concentration of technogenic components and the pH value-directly proportional to Cu, Ni and other heavy metals and was inverse proportional for K, P, Mg, Ca. Fescue leaves in the series with 50 % addition of the technogenic soil contained heavy metals in extremely high concentrations – 300 mg/kg for nickel and 190 mg/kg for copper. The addition of the anthropogenic soil in the ratio 1:3 strengthened the growth processes, which led to an increased accumulation of the biomass and a rather high activity of photosynthetic apparatus. The soil mixture, 50 % of which was technogenic peat, had an inhibitory effect on the accumulation of the biomass and the activity of the photosynthetic apparatus, which may be explained by the inhibition of the light phase of photosynthesis. The obtained results showed that the red fescue is capable of active accumulation of heavy metals from a substrate with a multi-element contamination and in connection with this it can be used for cleaning soils of copper-nickel enterprises. This species is resistant to the action of heavy metals and, therefore, can be successfully used for phytoremediation purposes.

Key words: phytoremediation, red fescue, *Festuca rubra* L., copper, nickel, fluorescence of chlorophyll *a*, photosynthetic pigments, macroelements

REFERENCES

1. Bienkovski P., Titlyanova A., Dittwald E., Shibareva S. Change in the elemental composition of phytomass of sphagnum mosses in the process of peat formation [Izmenenie elementnogo sostava fitomassy sfagnovykh mkhov v protsesse torfoobrazovaniya]. *Vestnik TGPU*. 2008. Issue 4 (78). P. 30–34.
2. Ganicheva S. N., Lukina N. V., Kostina V. A., Nikonov V. V. Technogenous digression and restorative succession in the coniferous forests of the Kola Peninsula [Tekhnogennaya digressiya i vosstanovitel'naya suksessiya v khvoynykh lesakh Kol'skogo poluoostrova]. *Lesovedeniye* [Russian Journal of Forest Science]. 2004. № 3. P. 57–67.
3. Goltsev V. N., Kalaji M. H., Kouzmanova M. A., Allakhverdiev S. I. *Peremennaya i zamedlennaya fluoresentsiya khlorofilla a – teoreticheskie osnovy i prakticheskoe prilozhenie v issledovanii rasteniy* [Variable and delayed chlorophyll *a* fluorescence – basics and application in plant science]. Moscow, Izshevsk, Institut komp'yuternykh issledovaniy Publ., 2014. 220 p.
4. Evdokimova G. A. *Ekologo-mikrobiologicheskie osnovy okhrany pochv Kraynego Severa* [Ecological and microbiological basis of protection of soils of the Far North]. Apatity, Izd-vo KNTS RAN, 1995. 272 p.
5. Ivanova L. A., Gorbacheva T. T., Slukovskaya M. V., Kremenetskaya I. P., Inozemtseva Ye. S. Innovative technologies for reclamation of disturbed lands [Innovatsionnye tekhnologii rekultivatsii narushennykh zemel']. *Ekologiya proizvodstva*. 2014. № 2. P. 58–68.
6. Kabata-Pendias A., Pendias X. *Mikroelementy v pochvakh i rasteniyakh* [Microelements in soils and plants]. Moscow, Mir Publ., 1989. 439 p.
7. Kalabin G. V., Evdokimova G. A., Gornyy V. I. Assessment of vegetation cover dynamics in disturbed areas in the process of reducing the impact of the Severonickel Combine on the environment [Otsenka dinamiki rastitel'nogo pokrova narushennykh territoriy v protsesse snizheniya vozdeystviya kombinata "Severonikel" na okruzhayushchuyu sredyu]. *Gornyy zhurnal* [Mining Journal]. 2010. № 11. P. 74–77.
8. Kalinnikov V. T., Kremenetskaya I. P., Ivanova L. A., Slukovskaya M. V., Gorbacheva T. T., Alekseyeva S. A., Lashchuk V. V., Drogobuzhskaya S. V. Methods of adaptive technologies in the creation of cultivated plants in the conditions of man-made landscapes of the Subarctic contaminated by heavy metals [Priemy adaptivnykh tekhnologiy pri sozdaniy kul'turitotsenozov v usloviyakh tekhnogennykh landshaftov Subarktiki, zagryaznennykh tyazhelymi metallami]. *Vestnik KNTS*. 2014. № 2. P. 80–90.
9. Kashulina G. M., Pereverzev V. N., Litvinova T. I. Transformation of the organic matter of soils under conditions of extreme pollution by emissions from "Severonickel" Factory [Transformatsiya organicheskogo veshchestva pochv v usloviyakh ekstremal'nogo zagryazneniya vybrosami kombinata "Severonikel"]. *Pochvovedeniye* [Eurasian Soil Science]. 2010. № 10. P. 1265–1275.
10. Koptsik G. N. Problems and prospects of phytoremediation of soils contaminated by heavy metals (literature review) [Problemy i perspektivy fitoremediatsii pochv, zagryaznennykh tyazhelymi metallami (obzor literatury)]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Science]. 2014. № 9. P. 1113–1130.

11. Lavrentieva I. N., Ubugunov L. L., Ubugunova V. I. *Organicheskoe veshchestvo: ekologicheskie osobennosti obrazovaniya i plodorodnye pochvy* [Organic matter: ecological features of education and soil fertility]. Ulan-Ude, Izd-vo BG-SKHA im. V. R. Filippova, 2008. 229 p.
12. Lashchuk V. V., Slukovskaya M. V., Kremenetskaya I. P., Mosendz I. A., Ivanova L. A. Application of waste from JSC "Kovdorsky GOK" for reclamation of contaminated soil layer [Primenenie otkhodov AO "Kovdorskiy GOK" dlya melioratsii zagryaznennogo pochvennogo sloya]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2016. Vol. 18. № 2 (3). P. 746–751.
13. Lukina N. V., Nikonov V. V. Nutritious regime of northern taiga forests: natural and technogenic aspects [Rezhim lesov severnoy taygi: prirodnye i tekhnogennye aspekty]. Apatity, Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 1998. 316 p.
14. Mosendz I. A., Petrashova D. A., Drogobuzhskaya S. V., Kremenetskaya I. P. Evaluation of the change in the biological efficiency of nickel solutions in the presence of magnesium using plant test objects [Otsenka izmeneniya biologicheskoy effektivnosti rastvorov nikelya v prisutstvii magniya s ispol'zovaniem rastitel'nykh test-ob'ektoy]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2016. Vol. 18. № 2 (2). P. 448–451.
15. Nikonov V. V., Lukina N. V. *Biogekhimicheskie funktsii lesov na severnom predele rasprostraneniya* [Biogeochemical functions of forests at the northern limit of distribution]. Apatity, Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN. 1994. 315 p.
16. Ramenskaya M. L., Andreyeva V. N. *Opredelitel' vysshikh rasteniy Murmanskoy oblasti i Karelii* [The guide of higher plants in the Murmansk region and Karelia]. Leningrad, Nauka Publ., 1982. 435 c.
17. Seregin I. V., Kozhevnikova A. D. The physiological role of nickel and its toxic effect on higher plants [Fiziologicheskaya rol' nikelya i ego toksicheskoe deystvie na vysshie rasteniya]. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2006. Vol. 53. № 2. P. 285–308.
18. Slukovskaya M. V., Ivanova L. A., Gorbacheva T. T., Drogobuzhskaya S. V., Inozemtseva Ye. S., Markovskaya Ye. F. Change in the properties of technogenically polluted soil using carbonatite meliorant in the zone of copper-nickel plant impact [Izmenenie svoystv tekhnogenno zagryaznennogo grunta pri ispol'zovanii karbonatitovogo melioranta v zone vozdeystviya medno-nikelevogo kombinata]. *Trudy KarNTS RAN*. 2014. № 6. P. 133–142.
19. Yagodin B. A., Zhukov Yu. P., Kobzareno V. I. *Agrokimiya* [Agrochemistry]. Ed. B. A. Yagodin. Moscow, Kolos Publ., 2002. 584 p.
20. Baker N. R., Rosenqvist E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities // *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55. P. 1607–1621.
21. Becerril J. M., Munoz-Rueda A., Aparicio-Tejo P. and Gonzales-Murua C. The effects of cadmium and lead on photosynthesis electron transport in clover and lucern // *Plant Physiol. Biochem.* 1988. Vol. 26 (3). P. 357–363.
22. Caspi V., Droppa M., Horvath G., Malkin S., Marder J. B. and Raskin V. I. The effect of copper on chlorophyll organization during greening of barley leaves // *Photosynth. Res.* 1999. Vol. 62. P. 165–174.
23. Cuske M., Karczewska A., Gałka B., Dradrach A. Some adverse effects of soil amendment with organic materials – the case of soils polluted by copper industry phytostabilized with red fescue // *Int. J. Phytorem.* 2016. Vol. 18 (8). P. 846–853.
24. Dan T., Krishna R. S., Saxena P. K. Metal tolerance of scented geranium (*Pelargonium* sp. 'Frensham'): effects of cadmium and nickel on chlorophyll fluorescence kinetics // *International Journal of Phytoremediation*. 2000. Vol. 2. Issue 1. P. 91–104.
25. Ernst W. H. O., Verkleij J. A. C., Schat H. Metal tolerance in plants // *Acta Bot. Neerl.* 1992. Vol. 41. P. 229–248.
26. He J. Y., Ren Y. F., Zhu C., Yan Y. P., Jiang D. A. Effect of Cd on growth, photosynthetic gas exchange, and chlorophyll fluorescence of wild and Cd-sensitive mutant rice // *Photosynthetica*. 2008. Vol. 46. P. 466–470.
27. Joshi M. K., Mohanty Pr. Chlorophyll a fluorescence as a probe of heavy metal ion toxicity in plants // G. C. Papageorgiou, Govindjee, eds. *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2004. P. 637–661.
28. Kabata-Pendias A., Pendias H. *Trace elements in soils and plants*. CRC Press, Boca Raton, FL, 1992. 548 p.
29. Kozlov M. V., Zvereva E. L. Industrial barrens: extreme habitats created by non-ferrous metallurgy // *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 2007. № 6. P. 231–259.
30. Krupa Z., Siedlecka A., Maksymiec W., Baszynski T. In vivo response of photosynthetic apparatus of *Phaseolus vulgaris* L. to nickel toxicity // *J. Plant Physiol.* 1993. Vol. 142. P. 664–668.
31. Lanaras T., Moustakas M., Symeonidis L., Diamantoglou S., Karataglis S. Plant metal content, growth responses and some photosynthesis measurements on field cultivated wheat growing on bodies enriched in Cu // *Physiol. Plant.* 1993. Vol. 88. P. 307–314.
32. Li S., Yang W., Yang T., Chen Y., Ni W. Effects of cadmium stress on leaf chlorophyll fluorescence and photosynthesis of *Elsholtzia argyi* – a cadmium accumulating plant // *International Journal of Phytoremediation*. 2015. Vol. 17. P. 85–92.
33. Lichtenthaler H. K. Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // *Method Enzymol.* 1987. Vol. 148. P. 350–382.
34. Malik D., Sheoran S., Singh R. Carbon metabolism in leaves of cadmium treated wheat seedlings // *Plant Physiol. Biochem.* 1992. Vol. 30. P. 223–229.
35. Ouzounidou G., Eleftheriou E. P., Karataglis S. Ecophysiological and ultrastructural effects of copper in *Thlaspi ochroleucum* (Cruciferae) // *Can. J. Bot.* 1992. Vol. 70. P. 947–957.
36. Padmavathiamma and Li. Effect of amendments on phytoavailability and fractionation of copper and zinc in a contaminated soil // *International Journal of Phytoremediation*. 2010. Vol. 12. P. 697–715.
37. Rubio M. I., Escrib I., Martinez-Cortina C., Lopez-Benett F. J., Sanz A. Cadmium and nickel accumulation in rice plants. Effect on mineral nutrition and possible interactions of ABA and GA // *Plant Growth Reg.* 1994. Vol. 14. P. 151–157.
38. Stobart A. K., Griffiths W. F., Bukhari I. A., and Sherwood R. P. The effect of Cd on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley // *Plant Physiol.* 1985. Vol. 63. P. 293–298.
39. Ure A. M. Single extraction schemes for soil analysis and related applications // *Science of the Total Environment*. 1996. Vol. 178. P. 3–10.
40. Vangronsveld J., Van Assche F., Clijsters H. Reclamation of bare industrial area contaminated by non-ferrous metals: in situ metal immobilization and revegetation // *Environmental Pollution*. 1995. Vol. 87. P. 51–59.
41. Vangronsveld J., Cunningham S. C. *Metal-contaminated soils: in situ inactivation and phytoremediation*. Heidelberg: Berlin: Springer-Verlag, 1998. 265 p.
42. Wong M. H. Metal cotolerance to copper, lead, and zinc in *Festuca rubra* // *Environmental research*. 1982. Vol. 29. P. 42–47.

УДК 574.24:581.1

НАДЕЖДА ВЛАДИМИРОВНА ЧУКИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
nady_dicusar@mail.ru

НАТАЛИЯ ВАЛЕНТИНОВНА ЛУКИНА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
natalia.lukina@urfu.ru

ГАЛИНА ГРИГОРЬЕВНА БОРИСОВА

доктор географических наук, профессор кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
borisova59@mail.ru

ЮЛИЯ СЕРГЕЕВНА ЯРИНА

студент кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
borisova59@mail.ru

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА PYROLACEAE В ТЕХНОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ*

Цель исследования – изучение структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата у некоторых видов растений семейства *Pyrolaceae*, произрастающих в техногенной экосистеме (золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции, Свердловская область). Объекты исследования: *Pyrola rotundifolia* L., *Pyrola media* Sw., *Pyrola chlorantha* Sw., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton. Изучены параметры мезоструктуры листа (площадь и толщина листовой пластинки, толщина мезофилла и эпидермиса, объем и количество клеток мезофилла и хлоропластов) и содержание фотосинтетических пигментов. Проведен сравнительный анализ характеристик фотосинтетического аппарата у тех же видов *Pyrolaceae* из естественного местообитания (биологическая станция Уральского федерального университета). Исследование не выявило достоверных различий у большинства изученных видов из естественного и техногенно нарушенного местообитания по площади и толщине листовой пластинки, толщине мезофилла и эпидермиса и объему клеток. В большинстве случаев у растений на техногенных субстратах отмечено увеличение числа хлоропластов в единице площади листа на 56 % и содержания хлорофилла *b* в 2–5 раз. Содержание каротиноидов у растений на золоотвале было существенно ниже (в среднем в 2 раза), чем в естественном местообитании, однако соотношение, характеризующее долю антенных форм фотосинтетических пигментов, не отличалось. Проведенное исследование позволяет сделать вывод о том, что изученные виды семейства *Pyrolaceae* успешно адаптировались к техногенным условиям среды.

Ключевые слова: *Pyrolaceae*, золоотвал, техногенные субстраты, мезоструктура листа, фотосинтетические пигменты

ВВЕДЕНИЕ

В условиях существенного роста антропогенных нагрузок, сопровождающегося глобальными и локальными изменениями биосферных процессов, все более актуальным является изучение механизмов устойчивости биоты как в естественных, так и трансформированных экосистемах.

Pyrolaceae (грушанковые) – небольшое семейство, включающее вечнозеленые травы и кустарнички, которые встречаются в подлеске хвойных, а иногда – смешанных лесов северного полушария. Многие виды данного семейства характеризуются переходным характером жизненных форм, сложностью длительного жизненного цикла [1].

Растения из семейства *Rygolaseae* давно привлекают к себе внимание исследователей: изучалась внутривидовая изменчивость надземных и подземных органов [10]; проводилась оценка особенностей морфологического строения на разных стадиях развития [1], [2]. Некоторые работы посвящены исследованию химического состава грушанковых в связи с их лекарственными свойствами [13], [17]. Установлено, что виды данного семейства в условиях сильного затенения могут быть частичными микогетеротрофами: они способны комбинировать углеродное питание за счет фотосинтеза и микоризы [18], [20], [21].

Фотосинтез является одной из основополагающих функций растений, обеспечивающих их энергией и субстратами, необходимыми для роста и развития. В процессе адаптации к факторам среды у растений происходят изменения мезоструктуры фотосинтетического аппарата, которые обеспечивают им оптимальное функционирование даже в неблагоприятных условиях.

Работ, посвященных изучению мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Rygolaseae*, особенно в нарушенных местообитаниях, крайне мало [4], [11]. Между тем структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата являются одним из путей повышения неспецифической устойчивости растений.

Цель исследования – изучение структурно-функциональных показателей фотосинтетического аппарата у некоторых видов растений семейства *Rygolaseae*, произрастающих в трансформированных местообитаниях на техногенных субстратах (золоотвал).

Оценка адаптивных возможностей и потенциала устойчивости растений позволяет решать разнообразные фундаментальные и прикладные задачи, а также прогнозировать поведение видов и состояние экосистем при возрастании техногенных нагузов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований были 4 вида семейства *Rygolaseae*: *Pyrola rotundifolia* L. (грушанка круглолистная), *Pyrola media* Sw. (грушанка средняя), *Pyrola chlorantha* Sw. (грушанка зеленоцветковая), *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton (зимолобка зонтичная). Исследованные виды характеризуются наличием длинных корневищ, кожистых листьев, значительным сходством фитоценотической приуроченности, являются симбиотрофами [2].

Исследования проводили в трансформированном и естественном растительных сообществах (таежная зона, подзона южной тайги). Сбор материала проводили в первой декаде июля 2013 года.

Золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС – 57°23'00" с. ш.; 59°56'00" в. д.; площадь 125 га) расположен

в Кировоградском районе Свердловской области, в 5 км от г. Верхний Тагил.

Зола каменных и бурых углей, складываемая в золоотвалы, является специфическим субстратом, обладающим рядом особенностей. По механическому составу она представлена фракциями песка и пыли с большой примесью измельченного шлака. Для золы характерна низкая влагоемкость, слабая теплопроводность, щелочная реакция среды, следовые количества или полное отсутствие азота, недостаточное содержание калия и в некоторых случаях – фосфора в доступной для растений форме [5]. В золе обнаружено повышенное содержание микроэлементов, в том числе тяжелых металлов. Так, например, в золе золоотвала ВТГРЭС содержание Ni выше, чем в почвах Урала, почти в 2 раза, Zn – в 2,8–3,4 раза, Pb – в 3,6–4,7 раза, Cu – в 5,5–8,6 раза.

Изучение некоторых особенностей роста и развития растений в условиях золоотвалов показало, что у них наблюдаются отставание в росте в сравнении с контрольными, выросшими на почве, изменение окраски листьев (пурпурные пятна) и повышенная ломкость стеблей, увеличение содержания металлов в тканях растений.

Отбор растительного материала проводили на нерекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС, в мелколиственном лесу. Древесный ярус представлен *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., *Pinus sylvestris* L. Сомкнутость крон составляет 0,7. Из кустарников встречаются *Salix myrsinifolia* Salisb., *S. caprea* L., *S. pentandra* L., *Padus avium* Mill., *Sorbus aucuparia* L. Формируется разреженный травяно-кустарничковый ярус с общим проективным покрытием 20–25 %, с преобладанием таких видов, как *Pyrola rotundifolia* L., *P. chlorantha* Sw., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton., *Orthilia secunda* (L.) House, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. (sp_{gr}).

В качестве контроля были отобраны образцы растений в естественном растительном сообществе (сосняк-черничник; сомкнутость крон – 0,7–0,8), расположенном в районе биологической станции УрФУ, в 50 км к юго-востоку от г. Екатеринбург.

Для изучения мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений из каждого местообитания с 10–15 особей исследованных видов, находившихся в генеративной фазе, отбирали по 3–5 сформированных листьев. Листовые высечки фиксировали в 3,5 % растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH = 7,0). Измерения толщины листа, мезофилла и эпидермиса (n = 15) проводили на полученных с использованием замораживающего микротом МЗ-2 (Россия) поперечных срезах листьев. Подсчет числа клеток в единице площади листа выполняли в счетной камере Горяева после мацерации тканей в 20 % растворе КОН (n = 20). Измерение и расчет размеров клеток мезофилла

и хлоропластов ($n = 30$) осуществляли с использованием программы Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия), с помощью светового микроскопа Meiji MT 4300L («Meiji Techno», Япония) согласно методике [15].

Содержание фотосинтетических пигментов определяли в этанольном экстракте (96 %). Концентрацию пигментов рассчитывали по Н. К. Lichtenthaler [16] на сухую массу листа. Определение содержания фотосинтетических пигментов проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях.

Статистическую обработку данных осуществляли в MS Excel 2016. Для оценки достоверности различий параметров использовали критерий Манна – Уитни при уровне значимости $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ структуры фотосинтетического аппарата изученных видов показал, что листья *Pyrola rotundifolia* и *P. media* характеризовались однородным типом строения мезофилла. Поскольку эти виды обитают в условиях сильного затене-

ния, под пологом леса, мезофилл листа не дифференцирован. Площадь листа у данных растений в среднем составляла $9,5 \text{ см}^2$. Размеры листа у *P. chlorantha* и *Chimaphila umbellata* были значительно меньше (средняя площадь – 3 см^2), однако листовые пластинки – более толстые. Мезофилл листа у этих видов дорзовентральный. Необходимо отметить, что доля губчатого мезофилла в ассимиляционной ткани листа существенно выше, чем палисадного. Установлено, что изученные нами виды растений из контрольного местообитания и с золоотвала по площади листа достоверных различий не имели.

Исследование таких параметров листьев, как толщина листа, мезофилла и эпидермиса, также показало отсутствие достоверных отличий у большинства видов из контрольного местообитания и с золоотвала (табл. 1). Исключение составила *Pyrola rotundifolia*, у которой особи с золоотвала характеризовались меньшей толщиной листа, что, в свою очередь, связано с достоверным уменьшением толщины мезофилла. Это согласуется с результатами исследований,

Таблица 1

Толщина листа, мезофилла и эпидермиса у исследованных видов

Местообитание	Показатели	Толщина листа, мкм	Толщина мезофилла, мкм	Толщина эпидермиса, мкм
<i>Pyrola rotundifolia</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	$190,0 \pm 5,0$	$147,8 \pm 4,1$	$42,2 \pm 1,5$
	lim	172,7–237,00	132,7–186,4	33,7–50,6
	Cv, %	10,2	10,7	13,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	$165,8 \pm 4,2$	$127,9 \pm 4,1$	$37,9 \pm 1,4$
	lim	142,2–200,1	105,7–156,2	28,2–46,5
	Cv, %	9,9	12,3	14,5
<i>Pyrola media</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	$167,0 \pm 3,7$	$129,7 \pm 3,5$	$37,3 \pm 1,5$
	lim	151,3–196,9	113,7–154,3	24,4–47,0
	Cv, %	8,6	10,6	15,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	$158,8 \pm 4,1$	$123,7 \pm 3,7$	$35,1 \pm 2,0$
	lim	135,6–187,8	107,6–148,9	21,8–50,4
	Cv, %	10,0	11,6	22,1
<i>Pyrola chlorantha</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	$260,7 \pm 6,4$	$210,0 \pm 5,8$	$50,6 \pm 1,5$
	lim	224,8–309,4	171,1–258,6	40,5–61,9
	Cv, %	9,4	10,7	11,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	$281,2 \pm 14,9$	$229,7 \pm 14,4$	$51,4 \pm 2,3$
	lim	214,0–406,8	165,3–363,0	32,2–63,5
	Cv, %	20,5	24,3	17,3
<i>Chimaphila umbellata</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	$399,1 \pm 10,5$	$354,7 \pm 11,0$	$44,3 \pm 1,6$
	lim	336,9–466,3	292,8–431,6	33,1–54,1
	Cv, %	10,2	12,0	14,0
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	$405,3 \pm 5,9$	$354,4 \pm 6,3$	$51,0 \pm 3,7$
	lim	365,1–446,8	320,8–400,1	34,0–92,6
	Cv, %	5,6	6,9	28,5

проведенных нами ранее. Показано, что листья *Pyrola rotundifolia* и *Orthilia secunda*, произрастающих на промышленных отвалах, отличались от контрольных растений достоверно меньшей величиной толщины листовой пластинки. Для данных видов эти изменения были связаны со статистически значимым снижением толщины слоя клеток мезофилла [4], [11].

Следует отметить, что в литературе зафиксированы и противоположные тенденции (увеличение толщины листовой пластинки растений при действии стрессовых факторов) [12], [14].

В ходе исследования мезоструктуры фотосинтетического аппарата грушанковых были изучены также: объем клеток мезофилла и хлоропластов, их количество в единице площади листа, число хлоропластов в клетке мезофилла (табл. 2–4).

У большинства изученных видов (за исключением *Pyrola rotundifolia*) растения из естественного местообитания и с золоотвала по объему клеток мезофилла достоверно не отличались. Однако количество клеток в единице площади

листа достоверно изменялось. Эти изменения были разнонаправленными: у *P. rotundifolia* и *P. chlorantha* с золоотвала число клеток мезофилла на см² листа было достоверно ниже (в среднем на 25 %), чем у растений контрольного местообитания. Напротив, в техногенной среде растения *P. media* и *Chimaphila umbellata* характеризовались большим числом клеток в единице площади листа (в 1,3–1,5 раза).

Перестройки фотосинтетического аппарата в ответ на стрессовые факторы среды нередко связаны с изменениями размеров и числа пластид в клетке. У всех видов рода *Pyrola*, произрастающих на золоотвале, объем хлоропластов был достоверно меньше (в среднем на 40 %) по сравнению с растениями из естественного местообитания (табл. 3, 4). В наибольшей степени уменьшение объема хлоропластов проявлялось у *P. rotundifolia* (на 74 %). Эти изменения сопровождались достоверным увеличением числа хлоропластов в клетке: максимальное их количество (до 35 хлоропластов) наблюдалось в клетках палисадного мезофилла *P. chlorantha*.

Таблица 2

Объем и количество клеток мезофилла у исследованных видов

Местообитание	Показатели	Объем клетки мезофилла, тыс. мкм ³	Количество клеток мезофилла, тыс./см ²
<i>Pyrola rotundifolia</i>			
Биостанция (контроль)	Среднее	20,0 ± 1,4	255,1 ± 13,2
	lim	8,1–46,9	161,6–432,9
	Cv, %	38,3	23,1
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	10,1 ± 0,6	193,8 ± 10,2
	lim	4,7–17,6	139,5–288,6
	Cv, %	34,7	23,5
<i>Pyrola media</i>			
Биостанция (контроль)	Среднее	31,5 ± 3,1	148,0 ± 3,2
	lim	12,8–66,1	122,3–179,7
	Cv, %	52,1	9,8
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	42,9 ± 4,4	191,6 ± 6,7
	lim	8,8–107,3	137,2–248,2
	Cv, %	55,9	15,6
<i>Pyrola chlorantha</i>			
Биостанция (контроль)	Среднее	25,5 ± 3,1	409,8 ± 14,4
	lim	8,6–82,5	324,7–512,3
	Cv, %	67,3	15,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	23,2 ± 1,6	301,5 ± 7,3
	lim	7,7–53,1	233,6–360,9
	Cv, %	39,8	10,8
<i>Chimaphila umbellata</i>			
Биостанция (контроль)	Среднее	28,3 ± 2,9	206,5 ± 35
	lim	8,5–66,8	182,9–235,9
	Cv, %	55,8	7,54
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	28,5 ± 1,9	303,3 ± 6,5
	lim	11,2–50,6	264,6–375,2
	Cv, %	37,1	9,5

Таблица 3

Объем и число хлоропластов у *Pyrola rotundifolia* и *P. media*

Местообитание	Показатели	Объем хлоропласта, мкм ³	Число хлоропластов в клетке	Число хлоропластов, млн/см ²
<i>Pyrola rotundifolia</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	46,2 ± 3,0	12,0 ± 0,5	3,1 ± 0,2
	lim	18,1–67,7	8,0–17,0	1,9–5,2
	Cv, %	33,5	21,8	23,1
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	13,9 ± 0,7	15,0 ± 0,5	2,9 ± 0,2
	lim	8,0–23,0	10,0–19,0	2,1–4,3
	Cv, %	27,9	16,8	23,5
<i>Pyrola media</i>				
Биостанция (контроль)	Среднее	34,9 ± 2,1	18,5 ± 0,8	2,7 ± 0,1
	lim	17,5–62,5	12,0–26,0	2,3–3,3
	Cv, %	32,5	23,0	9,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	31,4 ± 1,4	23,5 ± 0,5	4,5 ± 0,2
	lim	13,0–41,3	16,0–29,0	3,2–5,8
	Cv, %	7,7	12,7	15,6

Таблица 4

Объем и число хлоропластов у *Pyrola chlorantha* и *Chimaphila umbellata*

Местообитание	Показатели	Объем хлоропласта, мкм ³	Число хлоропластов в палисадной клетке	Число хлоропластов в губчатой клетке	Число хлоропластов, млн/см ²
<i>Pyrola chlorantha</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	41,0 ± 2,3	14,0 ± 0,5	18,0 ± 0,4	8,0 ± 0,3
	lim	23,3–68,4	16,0–26,0	15,0–23,0	6,3–10,0
	Cv, %	31,2	2,8	10,8	15,7
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	28,8 ± 1,5	27,8 ± 0,7	21,0 ± 0,5	10,8 ± 0,2
	lim	15,7–51,0	19,0–35,0	13,0–26,0	5,8–8,9
	Cv, %	29,0	13,6	12,8	10,8
<i>Chimaphila umbellata</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	15,6 ± 0,7	13,0 ± 0,5	18,0 ± 0,4	3,2 ± 0,1
	lim	8,8–23,2	10,0–20,0	13,0–22,0	2,8–3,6
	Cv, %	24,1	19,5	12,7	7,5
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	39,1 ± 2,0	20,1 ± 0,6	16,0 ± 0,4	5,4 ± 0,1
	lim	20,8–61,2	14,0–26,0	12,0–20,0	4,7–6,7
	Cv, %	27,6	16,0	15,2	9,5

Напротив, у *Chimaphila umbellata* с золоотвала размеры хлоропластов были существенно (в 2,4 раза) выше, чем у растений из естественного местообитания, при этом число пластид в клетках губчатого мезофилла достоверно не различалось (табл. 4).

Анализ числа хлоропластов в единице площади листа у изученных видов показал, что в техногенных местообитаниях этот показатель у растений либо не изменялся и составил в среднем 3 млн на см² (*Pyrola rotundifolia*), либо существенно (в 1,7 раза) увеличивался (*P. media*, *P. chlorantha* и *Chimaphila umbellata*).

Увеличение количества пластид в единице площади листа у растений изученных видов имеет адаптивный характер, поскольку это способствует увеличению внутренней ассимилирующей

поверхности листьев в техногенных условиях среды.

Известно, что пигментный аппарат листа, непосредственно участвующий в поглощении и преобразовании энергии солнечного света, весьма чувствителен к антропогенному воздействию. Как правило, антропогенное загрязнение окружающей среды вызывает существенные изменения в пигментном комплексе растений.

Например, показано существенное снижение содержания хлорофилла *a* (хл *a*) и каротиноидов в листьях лекарственных растений при действии токсикантов, при этом хлорофилл *b* (хл *b*), входящий в состав светособирающего комплекса, был более устойчив к их влиянию [6], [11].

М. Stiborova с соавторами в своей работе показали, что при наличии в среде инкубирования

ионов тяжелых металлов (Cu, Cd, Pb), даже в низких концентрациях, суммарное содержание хлорофиллов у проростков ячменя и кукурузы снижалось [19]. Некоторыми авторами, напротив, отмечаются адаптивные изменения в пигментном аппарате в ответ на загрязнение окружающей среды. Обнаружено, что содержание пигментов в листьях растений в стрессовых условиях может увеличиваться, как следствие перестройки, направленных на повышение эффективности деятельности фотосинтетического аппарата [7], [8].

Результаты исследования показали, что у большинства изученных видов в техногенных местообитаниях содержание хлорофиллов увеличивалось в среднем в 1,5 раза. Это происходило за счет существенного увеличения концентрации хл *b*. При этом достоверных различий в содержании хл *a* у растений из естественных и техногенных местообитаний обнаружено не было (табл. 5).

Однако для всех исследованных видов растений с золоотвала было показано существенное

(в среднем в 1,8 раза) уменьшение концентрации каротиноидов в листьях, что в наибольшей степени проявлялось у *Pyrola media* (см. табл. 5). По-видимому, снижение содержания каротиноидов у растений с техногенного местообитания связано с окислением этих пигментов в процессе реализации ими антиоксидантной функции.

Отмечено также, что для растений с золоотвала соотношение хл *a* / хл *b* было в 3–5 раз ниже, чем у растений с контрольного местообитания. Максимальное снижение этого показателя (с 5,1 до 1,2) наблюдалось у *Pyrola media*. Это объясняется увеличением концентрации хлорофилла *b*. Отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам у растений из техногенных местообитаний, напротив, было достоверно выше (до 6,7 у *Pyrola media*) вследствие значительного уменьшения содержания каротиноидов.

Известно, что у растений в норме данные показатели весьма стабильны, что указывает на устойчивость пигментного комплекса, однако они существенно изменяются при стрессе [9]. Вероятно, у изученных нами растений, произраста-

Таблица 5

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях исследованных видов

Местообитание	Показатели	Хл <i>a</i> , мг/г сух. веса	Хл <i>b</i> , мг/г сух. веса	Хл <i>a+b</i> , мг/г сух. веса	Каротиноиды, мг/г сух. веса
<i>Pyrola rotundifolia</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	2,37 ± 0,10	0,60 ± 0,05	2,98 ± 0,13	1,10 ± 0,04
	lim	2,05–2,57	0,45–0,75	2,50–3,24	0,96–1,20
	Cv, %	9,08	18,92	9,60	8,74
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	2,29 ± 0,16	1,59 ± 0,25	3,88 ± 0,41	0,94 ± 0,02
	lim	1,82–2,49	0,88–2,03	2,69–4,53	0,90–0,97
	Cv, %	13,95	31,42	20,97	3,27
<i>Pyrola media</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	2,50 ± 0,09	0,50 ± 0,03	2,99 ± 0,11	2,62 ± 0,06
	lim	2,23–2,67	0,38–0,55	2,73–3,22	2,42–2,75
	Cv, %	7,87	13,63	7,99	5,17
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	2,85 ± 0,14	2,35 ± 0,22	5,20 ± 0,34	0,78 ± 0,05
	lim	2,48–3,10	1,90–2,81	4,5–25,82	0,67–0,90
	Cv, %	9,65	18,98	13,06	12,50
<i>Pyrola chlorantha</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	1,63 ± 0,09	0,34 ± 0,03	1,97 ± 0,12	0,64 ± 0,02
	lim	1,41–1,87	0,26–0,43	1,70–2,30	0,59–0,70
	Cv, %	12,20	18,68	13,18	7,64
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	1,54 ± 0,12	0,59 ± 0,15	2,13 ± 0,23	0,37 ± 0,07
	lim	1,36–2,02	0,29–1,09	1,67–2,80	0,25–0,60
	Cv, %	17,68	58,10	24,18	40,19
<i>Chimaphila umbellata</i>					
Биостанция (контроль)	Среднее	1,56 ± 0,07	0,49 ± 0,02	2,05 ± 0,09	1,31 ± 0,06
	lim	1,38–1,73	0,44–0,57	1,82–2,30	1,16–1,46
	Cv, %	9,49	11,40	9,80	10,35
ВТГРЭС (золоотвал)	Среднее	1,71 ± 0,17	1,50 ± 0,14	3,21 ± 0,25	1,03 ± 0,11
	lim	1,30–2,21	1,17–1,96	2,57–3,64	0,65–1,28
	Cv, %	22,58	20,67	17,58	24,54

ющих на техногенных субстратах, произошли адаптивные изменения пигментного комплекса к существующим условиям: уменьшение содержания каротиноидов компенсировалось увеличением содержания хл *b*. Вследствие этого отношение хл *b* + каротиноиды / хл *a*, характеризующее долю антенных форм фотосинтетических пигментов, достоверно не изменилось (в среднем составило 1,0). Данный факт, по-видимому, может свидетельствовать об устойчивости пигментного комплекса изученных видов семейства Pyrolaceae к техногенным условиям произрастания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Адаптивные реакции растений к изменению факторов окружающей среды включают различные структурно-функциональные перестройки. Они позволяют растениям минимизировать

стрессовые воздействия и одновременно максимально полно использовать внутренние ресурсы. Структура фотосинтетического аппарата листа отражает приспособленность вида к условиям обитания, внутренняя организация мезофилла определяет скорость и эффективность процессов фотосинтеза, роста и развития растения в целом. На основе полученных результатов можно заключить, что изученные виды семейства Pyrolaceae успешно адаптировались к техногенным условиям среды: параметры листьев и клеток мезофилла существенно не изменились, однако вследствие увеличения числа хлоропластов на единицу площади возросла внутренняя ассимилирующая поверхность. В листьях растений увеличилось содержание хлорофилла *b* и, несмотря на снижение количества каротиноидов, осталось неизменным соотношение, характеризующее долю антенных форм фотосинтетических пигментов.

* Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 2017/236, код проекта 7696.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобров Ю. А. О ранних стадиях развития особей европейских видов семейства Pyrolaceae // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 8. С. 1342–1351.
2. Бобров Ю. А. Грушанковые России. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2009. 137 с.
3. Бухарина И. Л., Кузьмин П. А., Гибадулина И. И. Анализ содержания фотосинтетических пигментов в листьях древесных растений в условиях городской среды (на примере г. Набережные Челны) // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2013. № 1. С. 20–25.
4. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В. *Pyrola rotundifolia* L. на нарушенных промышленностью землях // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 5 (37). С. 244–246.
5. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В., Борисова Г. Г., Окорокова Е. С. *Potentilla bifurca* L. на золототвалах Урала в разных зонально-климатических условиях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 27–35.
6. Кириенко Н. Н., Терлеева П. С. Влияние техногенного загрязнения территории на содержание фотосинтетических пигментов в листьях лекарственных растений. Красноярск, 2007. 70 с.
7. Кулагин А. А. Особенности развития тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) в условиях загрязнения окружающей среды металлами // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2003. Т. 5. № 2. С. 334–341.
8. Максимова Е. В., Косицына А. А., Макурина О. Н. Влияние антропогенных факторов химической природы на некоторые эколого-биохимические характеристики растений // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. 2007. № 8 (58). С. 146–152.
9. Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 115–129.
10. Таршис Л. Г. Об изменчивости морфологических и анатомических признаков у видов подсемейства Pyroloideae (Ericaceae) на Урале // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 8. С. 1197–2007.
11. Чукина Н. В., Глазырина М. А., Лукина Н. В., Бутырин К. В., Лихачева М. В. Характеристика ценопопуляций и особенности мезоструктуры листа *Orthilia secunda* L. на нарушенных промышленностью землях // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3 (5). С. 1510–1513.
12. Dineva S. B. Leaf blade structure and the tolerance of *Acer negundo* L. (Box elder) to the polluted environment // Dendrobiology. 2005. Vol. 53. P. 11–16.
13. Galván I. J., Mir-Rashed N., Jessulat M., Atanya M., Golshani A., Durst T., Petit P., Amiguet V. T., Boekhout T., Summerbell R., Cruz I., Arnason J. T., Smith M. L. Antifungal and antioxidant activities of the phytochemical pipsissewa, *Chimaphila umbellata* // Phytochemistry. 2008. Vol. 69. P. 738–746.
14. Gostin I. N. Structural modification induced by air pollutants in *Plantago lanceolata* leaves // Analele Universității din Oradea, Fascicula Biologie. 2009. Vol. XVI (1). P. 61–65.
15. Ivanova L. A., P'yankov V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // Russian Journal of Plant Physiology. 2002. Vol. 49. № 3. С. 419–431.
16. Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Method. Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
17. Shin B. K., Kim J., Kang K. S., Piao H. S., Park J. H., Hwang G. S. A new naphthalene glycoside from *Chimaphila umbellata* inhibits the RANKL-stimulated osteoclast differentiation // Arch. Pharm. Res. 2015. Vol. 38 (11). P. 2059–2065.

18. Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis (Third Edition). N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.
19. Stiborova M., Ditrichova M., Brezinova A. Effect of heavy metal ions on growth and biochemical characteristics of photosynthesis of barley and maize seedlings // Biol. Plant. 1987. Vol. 29. P. 453–467.
20. Tedersoo L., Pellet P., Koljalg U., Selosse M. A. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory Ericaceae and Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae // Oecologia. 2007. Vol. 151(2). P. 206–217.
21. Zimmer K., Hynson N. A., Gebauer G., Allen E. B., Allen M. F., Read D. J. Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from fungi in pyrolids and monotropoids (Ericaceae) and in orchids // New Phytologist. 2007. Vol. 175 (1). P. 166–175.

Chukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Lukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Borisova G. G., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Yarina U. S., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL FEATURES OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS IN PYROLACEAE FAMILY PLANTS FROM TECHNOGENIC HABITATS

The aim of this work was to study the structural and functional parameters of the photosynthetic apparatus in some plants' species of the Pyrolaceae family growing in the transformed ecosystem (the ash dump of Verkhnetagilskaya State District Power Plant, Sverdlovsk Region). The objects of the research: *Pyrola rotundifolia* L., *Pyrola media* Sw., *Pyrola chlorantha* Sw., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton. The following parameters were studied: the area and the leaf blade thickness, the mesophyll and epidermis thickness, the volume and number of mesophyll and chloroplast cells, and the photosynthetic pigments' content. The comparative analysis of the analogous parameters in the same species of Pyrolaceae from natural habitat (biological station of the Ural Federal University) was carried out. The research did not reveal any significant differences in the studied species from the natural and technogenic habitats: in the leaf blade area and thickness, in the mesophyll and epidermis thickness, and in the volume of cells. In most cases, an increase (by 56 %) in the number of chloroplasts per unit leaf area and chlorophyll b content (2–5 times) was noted in plants on technogenic substrates. The content of carotenoids in plants at the ash dump was significantly lower (on an average 2 times) than in the natural habitat, but the ratio characterizing the proportion of the antenna forms of photosynthetic pigments did not change. The research allows us to conclude that the studied species successfully adapted to technogenic habitat.

Key words: Pyrolaceae, ash dump, technogenic substrates, leaf mesostructure, photosynthetic pigments

REFERENCES

1. Bobrov Yu. A. On the early stages of development of European species individuals from Pyrolaceae family [O ran-nikh stadiyakh razvitiya osobey evropeyskikh vidov semeystva Pyrolaceae]. *Botanicheskiy zhurnal*. 2004. Vol. 89. № 8. P. 1342–1351.
2. Bobrov Yu. A. *Grushankovye Rossii* [Pyrolaceae of Russia]. Kirov, Izd-vo VyatGGU, 2009. 137 p.
3. Bukharina I. L., Kuz'min P. A., Gibadulina I. I. Analysis of the photosynthetic pigments in leaves of woody plants in urban environments (on the example of Naberezhnye Chelny) [Analiz soderzhaniya fotosinteticheskikh pigmentov v list'yakh drevesnykh rasteniy v usloviyakh gorodskoy sredy (na primere g. Naberezhnye Chelny)]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o Zemle*. 2013. № 1. P. 20–25.
4. Glazyrina M. A., Lukina N. V., Chukina N. V. *Pyrola rotundifolia* L. on industrial lands [*Pyrola rotundifolia* L. na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2012. № 5 (37). P. 244–246.
5. Glazyrina M. A., Lukina N. V., Chukina N. V., Borisova G. G., Okorokova E. S. *Potentilla bifurca* L. at the ash dumps of the Urals in different zonal-climatic conditions [*Potentilla bifurca* L. na zolootvalakh Urala v raznykh zonal'no-klimaticheskikh usloviyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 8 (161). P. 27–35.
6. Kirienko N. N., Terleeva P. S. *Vliyanie tekhnogennoho zagryazneniya territorii na soderzhanie fotosinteticheskikh pigmentov v list'yakh lekarstvennykh rasteniy* [Influence of anthropogenic pollution of the territory on the photosynthetic pigments content in leaves of medicinal plants]. Krasnoyarsk, 2007. 70 p.
7. Kulagin A. A. Features of the development of balsamic poplar (*Populus balsamifera* L.) under conditions of environmental contamination with metals [Osobennosti razvitiya topolya bal'zamicheskogo (*Populus balsamifera* L.) v usloviyakh zagryazneniya okruzhayushchey sredy metallami]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2003. Vol. 5. № 2. P. 334–341.
8. Maksimova E. V., Kositsyna A. A., Makurina O. N. Influence of anthropogenic factors of chemical nature on some ecological and biochemical characteristics of plants [Vliyanie antropogennykh faktorov khimicheskoy prirody na nekotorye ekologo-biokhimicheskie kharakteristiki rasteniy]. *Vestnik SamGU. Estestvennonauchnaya seriya*. 2007. № 8 (58). P. 146–152.
9. Popova I. A., Maslova T. G., Popova O. F. Features of the pigmentary apparatus of plants in various botanical and geographical zones [Osobennosti pigmentnogo apparata rasteniy razlichnykh botaniko-geograficheskikh zon]. *Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya fotosinteza i dykhaniya rasteniy*. Leningrad, Nauka Publ., 1989. P. 115–129.
10. Tarshis L. G. On the variability of morphological and anatomical characters in the species of the subfamily Pyroloideae (Ericaceae) in the Urals [Ob izmenchivosti morfologicheskikh i anatomicheskikh priznakov u vidov podsemeystva Pyroloideae (Ericaceae) na Urale]. *Botanicheskiy zhurnal*. 2005. Vol. 90. № 8. P. 1197–2007.
11. Chukina N. V., Glazyrina M. A., Lukina N. V., Butyrin K. V., Likhacheva M. V. Characteristics of cenopopulations and features of the leaf mesostructure of *Orthilia secunda* L. on industrial lands [Kharakteristika tsenopopulyatsiy

- i osobennosti mezostrukturny lista *Orthilia secunda* L. na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2013. Vol. 15. № 3 (5). P. 1510–1513.
12. Dineva S. B. Leaf blade structure and the tolerance of *Acer negundo* L. (Box elder) to the polluted environment // *Dendrobiology*. 2005. Vol. 53. P. 11–16.
 13. Galva'n I. J., Mir-Rashed N., Jessulat M., Atanya M., Golshani A., Durst T., Petit P., Amiguet V. T., Boekhout T., Summerbell R., Cruz I., Arnason J. T., Smith M. L. Antifungal and antioxidant activities of the phytomedicine pipsissewa, *Chimaphila umbellata* // *Phytochemistry*. 2008. Vol. 69. P. 738–746.
 14. Gostin I. N. Structural modification induced by air pollutants in *Plantago lanceolata* leaves // *Analele Universității din Oradea, Fascicula Biologie*. 2009. Vol. XVI (1). P. 61–65.
 15. Ivanova L. A., P'yankov V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2002. Vol. 49. № 3. C. 419–431.
 16. Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // *Method. Enzymol*. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
 17. Shin B. K., Kim J., Kang K. S., Piao H. S., Park J. H., Hwang G. S. A new naphthalene glycoside from *Chimaphila umbellata* inhibits the RANKL-stimulated osteoclast differentiation // *Arch. Pharm. Res.* 2015. Vol. 38 (11). P. 2059–2065.
 18. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis* (Third Edition). N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.
 19. Stiborova M., Ditrichova M., Brezinova A. Effect of heavy metal ions on growth and biochemical characteristics of photosynthesis of barley and maize seedlings // *Biol. Plant*. 1987. Vol. 29. P. 453–467.
 20. Tedersoo L., Pellet P., Koljalg U., Selosse M. A. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory Ericaceae and Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae // *Oecologia*. 2007. Vol. 151 (2). P. 206–217.
 21. Zimmer K., Hynson N. A., Gebauer G., Allen E. B., Allen M. F., Read D. J. Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from fungi in pyrolids and monotropoids (Ericaceae) and in orchids // *New Phytologist*. 2007. Vol. 175 (1). P. 166–175.

Поступила в редакцию 29.05.2017

АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ ПАШКОВ

кандидат биологических наук, заместитель руководителя Краснодарского отделения, Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства (Краснодар, Российская Федерация)
apashkov@mail.ru

СЕРГЕЙ ИЛЬИЧ РЕШЕТНИКОВ

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии, Кубанский государственный университет (Краснодар, Российская Федерация)
reshsi@rambler.ru

СЛУЧАЙ ПОИМКИ РЫБЦА *VIMBA VIMBA* (LINNAEUS, 1758) (PISCES: CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ЧЕРНОГО МОРЯ У БЕРЕГОВ КАВКАЗА

Приводятся основные морфобиологические характеристики самки рыбака (*Vimba vimba*), пойманной в октябре 2016 года в прибрежной зоне Черного моря в районе пос. Лазаревское вблизи устья р. Куапсе. Она имела абсолютную длину 16,1 см, массу тела 41,6 г, возраст 3+, гонады на начальной III стадии развития. Рыба находилась в хорошем физиологическом состоянии. Брюшная полость была заполнена жиром, степень ожирения внутренностей составила 4 балла. Ранее случаи обнаружения рыбака в Черном море были известны только в районах с опресненными (мезогалинными) водами – в северо-западной части и вблизи Керченского пролива. Описываемый случай является первым, когда рыба этого вида была поймана в типичной полигалинной акватории. Сделано предположение, что в популяциях рыбака из черноморских рек Северо-Западного Кавказа, ведущих пресноводный образ жизни, сохранилась способность к скату отдельных особей в море. Такие рыбы потенциально могут перемещаться вдоль его прибрежной зоны из одной реки в другую, обеспечивая обмен генетическим материалом изолированных в отдельных водотоках популяций.

Ключевые слова: рыбец, Черное море, меристические признаки, пластические признаки, физиологическое состояние, полигалинная акватория

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что одним из фундаментальных, изначальных свойств живого вещества является способность к расселению [9]. Как отмечают [5], любой биологический вид априори стремится к расширению своего ареала. Строго говоря, стабильных в полном смысле этого слова видовых или популяционных ареалов не существует. Изменения границ ареала многократно наблюдались в истории любого вида.

У большинства современных видов рыб умеренного пояса определенная стабильность ареалов наступила только после окончания последней ледниковой эпохи, то есть менее 10 тыс. лет назад [5]. Для видов, ареал которых приурочен к бассейну Черного моря, эта стабилизация наступила еще позже, так как его современный гидрологический и гидрохимический режим установился всего 4–5 тыс. лет назад [12]. До последнего восстановления связи Черного моря со Средиземным, произошедшего около 8 тыс. лет назад [19], на его месте существовал опресненный Ново-Эвксинский бассейн. Предполагают, что его соленость могла составлять до 12 ‰, но в прибрежной зоне распределение было более значительным [7], что позволяло обитать в таких участках солоноватоводным и полупроходным видам.

После осолонения вод Черного моря, произошедшего 8–5 тыс. лет назад, ареалы ряда этих видов оказались в той или иной степени фрагментированными. Одним из них является, видимо, рыбец *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758), современный ареал которого в Азово-Черноморском бассейне охватывает ряд рек, впадающих в Черное и Азовское моря, и собственно Азовское море, но не включает большую часть Черного [6], [20], [25].

В октябре 2016 года в прибрежной части Черного моря в районе пос. Лазаревское на расстоянии около 150 м от устья р. Куапсе в точке с географическими координатами 43°56'24" с. ш. и 39°17'45" в. д. в одностенную жаберную сеть, установленную на глубине 4–5 м, была поймана одна особь рыбы, идентифицированная нами как рыбец *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758).

Целью данной работы являлось описание основных морфо-биологических характеристик рыбака, впервые пойманного в полигалинной акватории Черного моря у берегов Кавказа, а также анализ случаев поимок этого вида в черноморских водах.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пойманная особь была изучена по стандартной методике полного биологического анализа [17], который включал измерение абсолютной (TL) длины рыбы и длины рыбы до конца че-

шуйного покрова (*SL*), определение ее массы, пола, стадии зрелости гонад, возраста, степени ожирения внутренностей и степени наполнения желудочно-кишечного тракта.

Параллельно был проведен подсчет меристических и измерение пластических признаков рыбы по схеме, предложенной в монографии «Фауна Украины» [25]. Полученные величины пластических показателей затем нормировались на длину тела или длину головы (признаки, измеренные на голове) рыбы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Место поимки особи показано на рис. 1.

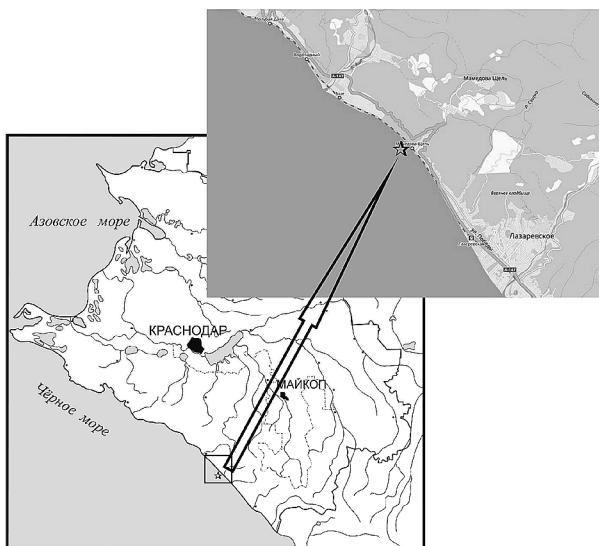


Рис. 1. Место поимки рыбка в прибрежной зоне Черного моря (43°56'24" с. ш. и 39°17'45" в. д.)

Отловленный в прибрежной части Черного моря рыбец (рис. 2) имел длину: *TL* – 16,1 см, *SL* – 13,3 см, массу тела 41,6 г и характеризовался следующими значениями меристических признаков: в спинном плавнике 3 неветвистых и 8 ветвистых лучей, в анальном – 3 неветвистых и 15 ветвистых лучей, в боковой линии 51 чешуя, на первой жаберной дуге 13 тычинок.

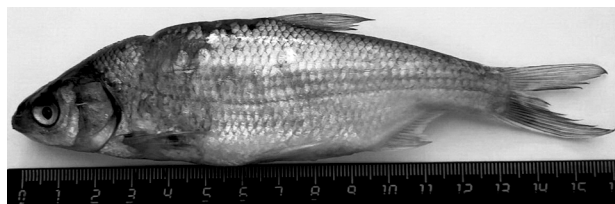


Рис. 2. Пойманная в прибрежной зоне Черного моря особь рыбка (♀, *TL* 16,1 см)

Значения основных пластических признаков рыбка были следующими:

- в процентах от длины тела: длина головы – 24,8; расстояния: антедорсальное – 55,6, антепектральное – 25,6, антевентральное – 51,1, антеанальное – 72,2, постдорсальное – 36,1, пек-

- в процентах от длины головы: длина рыла – 30,3, посторбитальное расстояние – 48,5, диаметр глаза – 24,2, высота головы (через вертикаль глаза) – 54,5, высота головы (на уровне затылка) – 71,2, длина верхней челюсти – 30,3, длина нижней челюсти – 33,3.

Пойманная особь оказалась самкой с гонадами на начальной III стадии развития. Возраст рыбы был оценен нами величиной 3+ (рис. 3). Она находилась в хорошем физиологическом состоянии и не имела язв или других наружных повреждений тела (за исключением следов обьяеивания). Жабры имели нормальное окрашивание. Внутренности обследованной рыбы были залиты жиром. Их визуальный осмотр позволил оценить степень их ожирения по общепринятой шкале [17] в 4 балла из 5 возможных.

Жабры имели нормальное окрашивание. Внутренности обследованной рыбы были залиты жиром. Их визуальный осмотр позволил оценить степень их ожирения по общепринятой шкале [17] в 4 балла из 5 возможных.



Рис. 3. Чешуя пойманной в прибрежной зоне Черного моря особи рыбка (возраст 3+)

Передняя часть кишечника рыбы была пустой, а наполненность его среднего и заднего участков, наоборот, оказалась высокой – 4 балла из 5 по общепринятой шкале [17]. К сожалению, из-за того, что рыба около месяца хранилась в замороженном виде, объекты питания полностью мацерировались, и установить, питалась ли рыба в море, не удалось.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рыбец *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) – широко распространенный в бассейнах Черного, Каспийского и Балтийского морей вид рыб семейства карповых (Cyprinidae). Отечественными систематиками в составе данного вида традиционно выделяется три подвида, отличающихся ареалом и рядом морфологических признаков, – обычно-

венный рыбец *V. v. vimba* (Linnaeus, 1758), каспийский рыбец *V. v. persa* (Pallas, 1814) и малый рыбец *V. v. tenella* (Nordmann, 1840) [3], [4], [22]. пойманная рыба на основе совокупности описанных выше морфобиологических характеристик может быть отнесена именно к последнему подвиду.

Малый рыбец рассматривается как пресноводный реофильный подвид рыба, населяющий реки и некоторые озера Восточного Средиземноморья в бассейнах Мраморного и Черного морей на территории России, Болгарии, Турции, Грузии, Абхазии [20]. В Российской Федерации его ареал включает впадающие в Черное море реки Краснодарского края и Республики Крым [6], [15], [20].

От номинативного подвида малый рыбец отличается меньшим количеством ветвистых лучей в анальном плавнике, чешуй в боковой линии и жаберных тычинок, а также более медленными темпами линейного и весового роста и меньшими максимальными размерами [4], [25].

Согласно опубликованным к настоящему времени материалам по морфологии малого рыба, его тело сжато с боков, умеренно высокое. Рот полунижний, нижняя губа слегка заострена. Спинной плавник высокий, косо усеченный. Нижняя лопасть хвостового плавника обычно немного длиннее верхней. Между затылком и началом спинного плавника имеется свободная от чешуи бороздка, на спине между спинным и хвостовым плавниками – хорошо заметный киль, покрытый чешуей. Длина тела максимально до 21 см, масса до 100 г. В спинном плавнике 3 неветвистых и 8 (редко 7 или 9) ветвистых лучей, в анальном – 3 неветвистых и 15–18 (редко 19) ветвистых лучей, в боковой линии 48–58 (редко 60) чешуй. Жаберные тычинки короткие, редкие, на первой жаберной дуге от 12 до 27 (редко 28) тычинок [4], [8].

Рядом иностранных специалистов [26] выделение подвидов в рамках вида *V. vimba* не признается. Однако имеется и прямо противоположная точка зрения, согласно которой малый рыбец выделяется в самостоятельный вид *V. tenella* (Nordmann, 1840) [24].

Насколько необычен случай поимки рыба в Черном море? Его современные гидрологические условия, прежде всего соленость, делают невозможным нормальное существование в большей части его акватории, за исключением наиболее опресненной северо-западной части, пресноводных и полупроходных рыб из семейства карповых (Cyprinidae). Но единичные случаи их поимки в черноморских водах регистрируются достаточно регулярно. Так, описаны случаи попадания в орудия лова серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) у берегов Карадага [18], возле г. Адлера [13] и в районе Таманского полуострова [2]. Сазан (*Cyprinus carpio*) ловил-

ся в Новороссийской бухте, у берегов Коктебеля, Судака, Карадага и в северо-западной части моря [10], [11]. Черноморско-азовская шема (*Chalcalburnus chalcoides*) регулярно встречается весной вблизи устьев крупных черноморских рек кавказского побережья [14].

С. Б. Туниев и В. В. Акатов [21] предположили, что подобные выходы карповых рыб в море могут приводить к обмену ими между отдельными реками. По их мнению, вероятность такого обмена наиболее высока в период выпадения большого количества осадков, когда вдоль береговой полосы Черного моря в местах впадения крупных рек формируются обширные непрерывные зоны с опресненной водой, выносимой в результате речных паводков.

Относительно поимок в акватории Черного моря рыба к настоящему времени имеется следующая информация:

1. В июне 1953 года в прибрежной зоне моря около лимана Бурнас (Одесская область) в невод попал 1 экземпляр рыба длиной 17,3 см [23].

2. В сентябре 1955 года в море на траверсе устья Днестровского лимана на расстоянии 8–12 миль от берега наблюдали рыба, которые плыли, придерживаясь струй опресненных вод, вынесенных из Днестровского лимана сильными сгонными ветрами [23].

3. Два рыба длиной 21 и 23 см попали в октябре 1956 года в сеть в Жебриянской бухте (Одесская область) [23].

4. Известны единичные факты поимок рыба около Аджиджи (Румыния) [27].

5. Упоминание Ю. И. Абаева [1] о том, что рыба изредка выносятся к кавказским берегам Черного моря из Азовского моря.

Таким образом, описанные ранее случаи поимки этого вида в Черном море приурочены к двум основным районам его распространения (мезогалянным акваториям) – северо-западной части и Керченскому предпроливному пространству. Нынешний случай является фактически первым, когда особь рыба (малого рыба) в нормальном физиологическом состоянии находилась хоть и недалеко от устья реки, но все-таки в типичной морской (полигалянной) акватории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Факт поимки самки рыба в прибрежных водах Черного моря у берегов Кавказа позволяет сделать два важных предположения:

1. Возможно, в популяциях рыба из черноморских рек Северо-Западного Кавказа, ведущих пресноводный образ жизни, сохранилась способность отдельных особей к скату в море. Данный случай является аналогом описанного нами ранее [16] факта поимки в нижнем течении р. Кубань смолта черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* (также самки). Наиболее вероятной версией происхождения этой проходной особи

является ее формирование в какой-либо из обитающих в верхнем течении реки и ряде ее притоков популяций жилой формы кумжи (ручьевого форели).

2. Образования типичной полупроходной формы рыбка, характерной для бассейна Азовского моря, в случаях попадания рыб этого вида в полигалинные черноморские акватории, вероятно, не происходит. Однако выход отдельных особей рыбка в прибрежную зону Черного моря в период временного осеннего (или весеннего) опреснения вод, вероятно, может приводить к перемещению рыб из одной реки в другую и тем самым спо-

собствовать обмену генетическим материалом между относительно изолированными в отдельных водотоках и сравнительно малочисленными популяциями рыбка рек Черноморского побережья Северо-Западного Кавказа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят государственного инспектора Азово-Кубанского отдела по государственному контролю, надзору и охране ВБР Азово-Черноморского территориального управления Росрыболовства К. Б. Бондарева за сохраненную и переданную для изучения особь рыбка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаев Ю. И. Рыбы // Природа Краснодарского края. Краснодар: Кн. изд-во, 1979. С. 210–220.
2. Абраменко М. И. Обнаружение серебряного караса *Carassius auratus gibelio* (Bloch) на российском участке Черного моря // Доклады РАН. 2000. Т. 37. № 3. С. 415–418.
3. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 1998. 220 с.
4. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469–925.
5. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. академика РАН А. Ф. Алимова и Н. Г. Богущкой. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
6. Болтачев А. Р., Карпова Е. П., Мирошник А. И. Рыбец малый – *Vimba vimba tenella* (Nordmann, 1840) // Красная книга Республики Крым. Животные / Отв. ред. д. б. н., проф. С. П. Иванов, к. б. н. А. В. Фатерыга. Симферополь: ООО «АРИАЛ», 2015. С. 285.
7. Бондарев И. П. Основные черты и этапы формирования экосистемы Черного моря в позднем плейстоцене – голоцене // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. 2012. № 2. С. 53–71.
8. Бэнереску П., Папондопол М., Михайлова Л. Систематика // Биология и промысловое значение рыбцов (*Vimba*) Европы. Вильнюс: Минтис, 1970. С. 23–65.
9. Вернадский В. И. О размножении организмов и его значении в механизме биосферы // Известия АН СССР. 1926. № 12. С. 1053–1060.
10. Виноградов К. А. Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции, с замечаниями об их биологии и экологии // Труды Карадагской биологической станции. 1949. Вып. 7. С. 76–106.
11. Драпкин Е. И. Об изменениях в фауне рыб Новороссийской бухты // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1959. № 3. С. 54–58.
12. Зенкович В. П. Берега Черного и Азовского морей. М.: Государственное издательство географической литературы, 1958. 374 с.
13. Надолинский В. П. Структура и оценка запасов водных биоресурсов в Северо-Восточной части Черного моря: Дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2004. 171 с.
14. Пашков А. Н. Ихтиофауна прибрежного шельфа Черного моря в полигалинных акваториях: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 263 с.
15. Пашков А. Н., Решетников С. И. Состав, распространение и численность охраняемых рыбообразных и рыб в реках черноморского побережья Северо-Западного Кавказа // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Материалы XX Межреспубл. научно-практич. конф. Краснодар: Изд-во КубГУ, 2007. С. 50–52.
16. Пашков А. Н., Решетников С. И., Емтыль М. Х., Шутков И. В. Случай поимки смолта черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* (Salmonidae, Salmoniformes) в нижнем течении реки Кубань // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. Вып. 5. С. 715–717.
17. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 1966. 306 с.
18. Салехова Л. П., Костенко Н. С., Богачик Т. А., Минибаева О. Н. Состав ихтиофауны в районе Карадагского государственного заповедника (Черное море) // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 6. С. 898–905.
19. Сорокин Ю. И. Черное море (природа, ресурсы). М.: Наука, 1982. 217 с.
20. Туниев С. Б. Рыбец малый *Vimba vimba tenella* (Nordmann, 1840) // Красная книга Краснодарского края (животные). Краснодар: Центр развития ПТР Краснодарского края, 2007. С. 324–325.
21. Туниев С. Б., Акатов В. В. Длина и видовое богатство рыб горных рек Черноморского побережья Кавказа (на примере Сочинского Причерноморья) // Экологический вестник Северного Кавказа. 2009. Т. 5. № 3. С. 37–45.
22. Цепкин Е. А. *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) – рыбец // Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 1 / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2003. С. 340–342.
23. Виноградов К. О. Ихтиофауна Північно-Західної частини Чорного моря. Київ: Видавництво АН Української РСР, 1960. 115 с.
24. Мовчан Ю. В. Риби України (таксономія, номенклатура, зауваження) // Збірник праць Зоологічного музею. 2008–2009. № 40. С. 47–86.
25. Мовчан Ю. В., Смірнов А. І. Фауна України: В 40 т. Т. 8. Риби. Вип. 2. Ч. 2. Шемая, верховодка, бистрянк, плоскирка, абрамис, рибець, чехонь, гірчак, карась, короп, гіпофталмійхтис, аристіхтис. Київ: Наук. думка, 1983. 360 с.
26. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes / Publications Kottelat, Cornol and Freyhof. Berlin, 2007. 646 p.
27. Carausu S. Tratat de ichtiologie. Bucurest: Edit. Acad. R. P. R., 1952. 802 p.

Pashkov A. N., Krasnodar department of Azov Sea Research Fisheries Institute (Krasnodar, Russian Federation)
Reshetnikov S. I., Kuban State University (Krasnodar, Russian Federation)

A CASE OF CATCHING VIMBA VIMBA (LINNAEUS, 1758) (PISCES: CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) IN THE BLACK SEA COASTAL ZONE NEAR THE COASTS OF CAUCASUS

The article provides the main morphological and biological characteristics of *Vimba vimba* female, caught in October 2016 in the coastal zone of the Black Sea not far from the village Lazarevskoe near the mouth of the Kuapse River. The total fish length was 16,1 cm, the body mass – 41,6 g, age – 3+, gonad was at an early III stage of development. It had a good physical condition. The abdomen was filled with fat; the degree of viscera obesity was 4 points out of 5. The earlier cases of *V. vimba* detection in the Black sea were known only in the areas with demineralized (mesohaline) water – in the north-west area and near the Kerch Strait. The article describes the first case when the fish of this species was caught in the typical polyhaline water area. It is suggested that some individuals in the populations of *V. vimba* leading freshwater lifestyle and living in the Black Sea rivers of North-West Caucasus preserved the ability to roll into the sea. Potentially such fish can move along the Black sea coastal zone from one river to another providing the exchange of genetic material between populations isolated in different watercourses.

Key words: vimba, Black sea, meristic characters, plastic characters, physical condition, polyhaline water area

REFERENCES

1. Abaev Yu. I. Fishes [Ryby]. *Priroda Krasnodarskogo kraya*. Krasnodar, Kn. izd-vo, 1979. P. 210–220.
2. Abramenko M. I. Goldfish *Carassius auratus gibelio* (Bloch) occur in the Russian area of the Black Sea [Obnaruzhenie serebryanogo karasya *Carassius auratus gibelio* (Bloch) na rossiyskom uchastke Chernogo morya]. *Doklady RAN*. 2000. Vol. 37. № 3. P. 415–418.
3. Annotirovannyi katalog kruglorotykh i ryb kontinental'nykh vod Rossii [Annotated check-list of cyclostomata and fishes of the continental waters of Russia] / Yu. S. Reshetnikov (ed.). Moscow, Nauka Publ., 1998. 220 p.
4. Berg L. S. *Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran* [Freshwater fishes of the USSR and adjacent countries]. Moscow, Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 1949. Part 2. P. 469–925.
5. *Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh* [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems]. A. F. Alimov and N. G. Bogutskaya [ed.]. Moscow, Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2004. 436 p.
6. Boltachev A. R., Karpova E. P., Miroshnichenko A. I. Vimba bream – *Vimba vimba tenella* (Nordmann, 1840) [Rybets malyy – *Vimba vimba tenella* (Nordmann, 1840)]. *Krasnaya kniga Respubliki Krym. Zhivotnye*. Simferopol, OOO "IT "ARIAL" Publ., 2015. P. 285.
7. Bondarev I. P. Main features and stages of formation of the Black Sea ecosystem in the late Pleistocene-Holocene [Osnoynnye cherty i etapy formirovaniya ekosistemy Chernogo morya v pozdnem pleystotsene – golotsene]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*. 2012. № 2. P. 53–71.
8. Benaresku P., Papondopol M., Mikhailova L. Taxonomy [Sistematika]. *Biologiya i promyslovoe znachenie rybtsov (Vimba) Evropy*. Vilnius, Mintis Publ., 1970. P. 23–65.
9. Vernadsky V. I. On the reproduction of organisms and its significance in the mechanism of the biosphere [O razmnozhenii organizmov i ego znachenii v mekhanizme biosfery]. *Izvestiya AN SSSR*. 1926. № 12. C. 1053–1060.
10. Vinogradov K. A. A list of fish of the Black Sea, occurring in the area of the Karadag Biological Station, with comments on their biology and ecology [Spisok ryb Chernogo morya, vstrechayushchikhsya v rayone Karadagskoy biologicheskoy stantsii, s zamechaniyami ob ikh biologii i ekologii]. *Trudy Karadagskoy biologicheskoy stantsii*. 1949. Issue 7. P. 76–106.
11. Drapkin E. I. On changes in the fish fauna of the fishes of Novorossiysk Bay [Ob izmeneniyakh v faune ryb Novorossiyskoy bukhty]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki*. 1959. № 3. P. 54–58.
12. Zenkovich V. P. *Berega Chernogo i Azovskogo morey* [Shores of the Black and Azov Seas]. Moscow, Gos. izd-vo geografitcheskoy lit-ry, 1958. 374 p.
13. Nadolinsky V. P. *Struktura i otsenka zapasov vodnykh bioresursov v Severo-Vostochnoy chasti Chernogo morya*. Dis. ... kand. biol. nauk [Structure and assessment of the stocks of aquatic biological resources in the North-Eastern part of the Black Sea. Cand. biol. sci. diss.]. Krasnodar, 2004. 171 p.
14. Pashkov A. N. *Ikhtiofauna pribrezhnogo shel'fa Chernogo morya v poligalinykh akvatoriakh*. Dis. ... kand. biol. nauk [Ichthyofauna of the coastal shelf of the Black Sea in polyhaline waters. Cand. biol. sci. diss.]. Moscow, 2001. 263 p.
15. Pashkov A. N., Reshetnikov S. I. Composition, distribution and a number of protected lampreys and fish in the rivers of the Black Sea coast of the North-Western Caucasus [Sostav, rasprostraneniye i chislennost' okhranyaemykh ryboobraznykh i ryb v rekakh Chernomorskogo poberezh'ya Severo-Zapadnogo Kavkaza]. *Aktual'nye voprosy ekologii i okhrany prirody ekosistem yuzhnykh regionov Rossii i sopredel'nykh territoriy: Materialy XX Mezhrusskoy nauchno-praktich. konf.* Krasnodar, 2007. P. 50–52.
16. Pashkov A. N., Reshetnikov S. I., Emtyl' M. H., Shutov I. V. Capture of smolt of the Black Sea trout *Salmo trutta labrax* (Salmonidae, Salmoniformes) in the lower reach of the Kuban river [Sluchay poimki smolta chernomorskoy kumzhi *Salmo trutta labrax* (Salmonidae, Salmoniformes) v nizhnem techenii reki Kuban']. *Voprosy ikhtiologii*. 2006. Vol. 46. Issue 5. P. 715–717.
17. Pravidin I. F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* [Freshwater fish study guide]. Moscow, Pishchevaya promyshlennost' Publ., 1966. 306 p.
18. Salekhova L. P., Kostenko N. S., Bogachik T. A., Minibaeva O. N. Composition of ichthyofauna in the region of Karadag State Reserve (the Black Sea) [Sostav ikhtiofauny v rayone Karadagskogo gosudarstvennogo zapovednika (Chernoe more)]. *Voprosy ikhtiologii*. 1987. Vol. 27. Issue 6. P. 898–905.
19. Sorokin Yu. I. *Chernoe more (priroda, resursy)* [Black Sea (nature, resources)]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 217 p.
20. Tuniev S. B. Vimba bream *Vimba vimba tenella* (Nordmann, 1840) [Rybets malyy *Vimba vimba tenella* (Nordmann, 1840)]. *Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraya (zhivotnye)*. Krasnodar, Tsentr razvitiya Krasnodarskogo kraya Publ., 2007. P. 324–325.
21. Tuniev S. B., Akatov V. V. The length and the fish biodiversity of mountain rivers of the Caucasian Black Sea coast (on the example of Sochi seashore) [Dlina i vidovoe bogatstvo ryb gornyykh rek Chernomorskogo poberezh'ya Kavkaza (na primere Sochinskogo Prichernomor'ya)]. *Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza*. 2009. Vol. 5. № 3. P. 37–45.
22. Tsepkin E. A. *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) – Vimba bream [*Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) – rybets]. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* / Ju. S. Reshetnikov (ed.). Moscow, Nauka Publ., 2003. Vol. 1. P. 340–342.
23. Виноградов К. О. *Ихтиофауна Північно-Західної частини Чорного моря*. Київ: Видавництво АН Української РСР, 1960. 115 с.
24. Мовчан Ю. В. Риби України (таксономія, номенклатура, зауваження) // Збірник праць Зоологічного музею. 2008–2009. № 40. С. 47–86.
25. Мовчан Ю. В., Смірнов А. І. Фауна України. В 40 т. Т. 8. Риби. Вип. 2. Ч. 2. Шема, верховодка, бистрянк, плоскирка, абрамис, рибець, чехонь, гірчак, карась, короп, гіпофальміхтис, аристіхтис. Київ: Наук. думка, 1983. 360 с.
26. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes / Publications Kottelat, Cornol and Freyhof. Berlin, 2007. 646 p.
27. Carausu S. *Tratat de ichtiologie*. Bucurest: Edit. Acad. R.P.R., 1952. 802 p.

Поступила в редакцию 16.05.2017

МАРИЯ ГЕННАДЬЕВНА ЮРКЕВИЧ

кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии и географии почв, ИБ КарНЦ РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
svirinka@mail.ru

КРУГОВОРОТ УГЛЕРОДА В ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННО ИЗМЕНЕННЫХ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ*

Представлен обзор современного состояния исследований по проблеме круговорота углерода в биосистемах. В последние столетия резко увеличилась активность человека по трансформации природных ландшафтов. Антропогенное воздействие местами полностью меняет биогеохимический цикл важнейшего биогенного элемента – углерода. Особенно существенные изменения наблюдаются в таких относительно консервативных системах, как почвы, которые не могут восстанавливаться так же быстро, как растительные и животные сообщества.

Ключевые слова: углерод, органическое вещество, круговорот

Основу механизма функционирования биосферы и ее устойчивости, по В. И. Вернадскому, составляет циркуляция органического вещества, элементов и энергии в естественных и искусственных экосистемах, то есть биологический круговорот веществ. Биологический круговорот – сложный полициклический процесс, состоящий из множества элементарных почвенных процессов, из производства живого органического вещества, его разложения, минерализации и гумификации [5]. Биологический круговорот в значительной степени определяется взаимоотношением почвы и растительности. В настоящее время на естественный ход биокруговорота оказывается мощное антропогенное воздействие как при вовлечении в сельское хозяйство, так и при техногенезе. В техногенных искусственных ландшафтах все компоненты находятся в начальной стадии формирования, обменные процессы в биогеоценозах замедлены в сравнении с естественными [16]. Почва является своеобразным резервуаром органических и минеральных веществ, регулируя направленность, скорость и масштабы их миграции и трансформации в наземных экосистемах [10]. Именно почва определяет условия для направленности варьирования изменений биофильных элементов. При восстановлении на бывших пахотных почвах многолетней растительности в них меняется направленность потоков углерода и происходит его накопление как в почвах, так и в произрастающих там растениях [38]. В связи с этим приоритетными задачами почвоведения являются изучение внутреннего оборота веществ в различных природных экосистемах и оценка сбалансированности биологического круговорота как необходимого условия их устойчивости. Круговорот органического углерода изменяет поверхностные оболочки Земли и на протяжении эволюции планеты обеспечивает стабильность ее углерод-кислородной системы.

Наземные экосистемы оказывают решающее влияние на природные потоки углекислого газа и его концентрацию в атмосфере. Под влиянием деятельности человека на больших площадях происходит изменение запасов углерода, что влияет на потоки углерода в его наземном цикле.

Малый биологический круговорот в экосистемах служит, как известно, одним из механизмов, обеспечивающих устойчивость природной среды. Прежде всего это касается выделения из круговорота значительных масс углерода, обусловившего формирование различных оболочек Земли, что и определило биогеохимический круговорот элементов [3]. Состояние природной среды будет устойчивым, если любое спонтанное увеличение содержания углерода в атмосфере сопровождается таким же ростом поглощения углерода биотой суши и океана [24]. Явным признаком этого нарушения является случай, когда биота из стока углерода превращается в его источник, то есть при внешнем воздействии сама выбрасывает углекислый газ в атмосферу. Оценка содержания и баланса углерода в различных природных сферах осуществлялась многими исследователями в нашей стране [11], [18], [19], [21]. Оценки глобального баланса углерода однозначно свидетельствуют: наземные экосистемы на неопределенный период собирают этот химический элемент, улавливая 2,1–2,5 Гт углекислого газа в год. Обширные российские леса, луга и болота лидируют в этом процессе [8].

Для восстановления малого круговорота углерода зачастую применима практика компенсации отдельных циклов биогенных элементов, углерода, азота, фосфора на искусственной абиотической основе, что ведет к деградации природных регулирующих механизмов, превращению почвы из сложной экологически сбалансированной системы в субстрат для передачи вносимых минеральных удобрений к корням растений.

Во второй половине XX века отмечено увеличение концентрации углерода в атмосфере. Самым значимым по величине пулом углерода на нашей планете является органический углерод, содержащийся в почвенной толще. По оценкам разных специалистов, мировые запасы $C_{\text{орг}}$ в гумусосфере составляют 1477–1700 Гт [28], что почти в 3 раза превосходит количество углерода, содержащееся в растительном покрове [33], и в 2 раза – в атмосфере [41]. Наша страна с территорией свыше 1/9 земной поверхности обеспечивает не менее 1/5 всеобщего «бюджета» углерода, играющего особую роль в ряду планетарных биогеохимических циклов [12].

Исследования по органической геохимии углерода и других биофильных элементов являются одним из приоритетных направлений в почвоведении. Они стали еще более актуальными в связи с вопросами цикла углерода и изменений климата, в том числе долгосрочного хранения органического вещества в океанических отложениях и почве [4], [20], [27], [31]. Изменения в использовании сельскохозяйственных земель выступают как фактор в отношении величин и направленности потоков углерода между поверхностью наземных сообществ и атмосферой. В России образовались огромные площади залежных постагрогенных земель, на которых идет сукцессионное восстановление природных экосистем, их растительного и почвенного покрова [19]. В результате этого на обширных территориях происходит значительная трансформация углеродного баланса, запасов углерода в почвах и растительности, интенсивности почвенного дыхания и др.

Московская группа исследователей под руководством С. Я. Трофимова [6], [25] в течение долгого времени исследовала биохимию, устойчивость и динамику накопления органического вещества в почвах таежно-лесной зоны. Ими была выдвинута гипотеза несбалансированной трансформации органического вещества почв с накоплением инертных продуктов. Эта гипотеза не подразумевала облигатной пирогенной трансформации органических остатков. Географический анализ продуктивности, характеристик органического вещества почв обширных территорий осуществлялся, как правило, в рамках целостных природных образований в соответствии с естественными границами, например, для основных биомов, зональных и интразональных растительных формаций, семейств экосистем, природно-сельскохозяйственных зон, типов почв и почвенных комплексов с учетом типов почвообразующих пород.

Вышеуказанные публикации показывают основные пути накопления и круговорота биофильных элементов в почве, ставя в одном случае акцент на динамику биохимических циклов, в другом – на оценку запасов веществ в разных типах экосистем [35], [40]. В ряде случаев произ-

водится сравнение запасов биогенных элементов в естественных и агрогенно трансформированных экосистемах [13], [22]. В ранних работах по влиянию земледелия на почвы подчеркивался положительный эффект вспашки, известкования и внесения удобрений, который приводил к образованию пахотного горизонта, обогащенного углеродом и другими биофильными элементами [26]. В последние годы упор делается на потери органического углерода почвами, его эмиссию в атмосферу, то есть на негативное влияние земледелия на почву [37].

Одна из особенностей биогеохимического цикла углерода – его незамкнутость. Так, из глобального круговорота данного элемента выбывает CO_2 , попадающий в разные «ловушки»: на современном этапе эволюции биосферы эту роль играют торфообразование и закрепление углерода в стабильных фракциях органического вещества почвы. Он хранится сотни и тысячи лет в составе гумуса, а при микробиологическом разложении последнего вновь выделившаяся двуокись углерода «консервируется» в виде минеральных карбонатов в глубоких слоях почвы [14].

Хорошо известно, что любые изменения в системе использования почв неизбежно ведут к изменениям в запасах $C_{\text{орг}}$. Так, перевод целинных земель в пахотные угодья вызывает значительные потери органического углерода, как вследствие усиления процессов минерализации органического вещества, так и за счет ежегодного изъятия растительного материала (в виде урожая), ранее служившего источником пополнения органического углерода в почвах [29]. В зависимости от климатических условий, степени и характера изменений в землепользовании через некоторое время после распахивания устанавливается новый стационарный уровень содержания $C_{\text{орг}}$ в почвах [7], [39]. Потери органического углерода за период переходного режима могут составлять от 10 до 40 % от их начального запаса. После выведения почв из сельскохозяйственного использования содержание углерода в них постепенно увеличивается – на 19 % на пастбищах и на 53 % во вторичных лесах [15].

Скорость накопления углерода больше в первые годы восстановления почв (1–15 лет) и заметно уменьшается с возрастом залежных земель (до 20–30 лет). Средняя скорость аккумуляции углерода в слое 0–20 см для первых 15 лет самовосстановления составляет 131 г C/m^2 год в дерново-подзолистых почвах. Для почв, где восстановление шло в течение более длительного периода времени (16–30 лет), средняя скорость накопления углерода в бывшем пахотном слое была почти в 2 раза меньшей – 72 ± 9 г C/m^2 год [36]. Обновление углерода почв в верхних почвенных горизонтах слабо увеличивается с севера на юг в безлесной области, следуя за возрастом био-

логической активности. В лесной зоне наблюдается выраженное увеличение скоростей обновления углерода, причем в зависимости от характера рельефа и почвообразующих пород их разница может достигать 10 раз. Наибольшей скоростью обновления обладает карбонатная почва карстовых ландшафтов, а наименьшей – подзолистые почвы моренных ландшафтов северной тайги. Биоклиматически обусловленная разница в скоростях обновления почвенного углерода показывает, что потепление климата может довольно слабо ускорить разложение гумуса почв, но в то же время оно может увеличить продуктивность экосистем арктического региона. Следовательно, если не произойдет сдвига северной границы леса, потепление может вызвать более активный сток углерода в дренированные почвы высоких широт Евразии и увеличить разницу в скоростях обновления углерода между почвами в различных литолого-геоморфологических условиях [32].

В последнее время актуальным стал вопрос о необходимости получения объективных данных о влиянии человеческой деятельности на баланс углерода и других биофильных элементов в почвах. Вследствие экономических преобразований в аграрном секторе страны наблюдается прекращение возделывания и перевод значительных площадей пахотных почв в земли кормовых угодий. Замена природных экосистем в агроценозы привела к изменению бюджета углерода [23]. Баланс биофильных элементов при окультуривании почв зависит в большой степени от природной зоны, конкретных почвенно-экологических условий и от практики землепользования. В ходе постагрогенной сукцессии величина эмиссии углерода из почвы изменяется нелинейно и имеет два периода максимума – в первые десятилетия после забрасывания пашни и во второй половине процесса восстановления. Эти максимумы разделены заметным по величине и продолжительности периодом спада интенсивности почвенного дыхания. Первый максимум связан с интенсивной потерей углерода, накопленного в минеральных горизонтах пашни при ее длительном удобрении. Второй – с активным развитием подстилки, подземной фитомассы, в основном, древесного яруса, а также с некоторым увеличением запасов углерода в минеральной толще.

Спад объясняется тем, что «агрогенные излишки» углерода к этому времени уже потеряны из почвы в ходе эмиссии, а запасы его в подстилке и подземной фитомассе еще недостаточно велики. Таким образом, долговременная динамика величины эмиссии углерода в ходе постагрогенной сукцессии в южной тайге определяется в первую очередь изменением запасов углерода в почвенной толще – в минеральных горизонтах, в подстилке и в подземной фитомассе, причем

два из этих параметров в ходе процесса восстановления изменяются нелинейно. При этом изменение поверхностного суммарного дыхания зависит от динамики всех трех параметров, дыхания подстилки – от запасов углерода именно в ней, дыхания минеральных горизонтов – от запасов в них почвенного углерода и величины подземной фитомассы. Внутригодовая динамика эмиссии углерода на разных стадиях постагрогенной сукцессии определяется в первую очередь температурой почвы, тогда как ее влажность играет заметную роль только на луговой стадии [17].

В период постагрогенной сукцессии на пашне, как правило, формируются зональные типы экосистем по классическим сукцессионным схемам. Сначала они проходят рудеральную стадию (3–5 лет). Дальнейшее восстановление растительного покрова и его скорость зависят от природно-климатических условий. Считается, что в условиях севера минеральные почвы подзолистого ряда в ходе освоения обогащаются биофильными элементами. В результате вспашки, известкования и внесения удобрений происходит образование пахотного горизонта, обогащенного углеродом и другими биофильными элементами [1].

В зональных экотонах леса и степи, где преобладает непромывной или периодически промывной режим почвы и развивается дерновый процесс, участие гумуса в укороченном цикле биологического круговорота достаточно мало [9].

В бореальных лесах, с их доминирующим подзолистым процессом почвообразования в условиях преобладающего промывного режима, действует автономный круговорот элементов между живыми организмами и их отмирающими остатками [9]. В целом постагрогенные экосистемы занимают более 20 % площади южной тайги. На этих залежах в ходе постагрогенной сукцессии формируются высокобонитетные еловые и сосновые леса со значительными запасами подземной и надземной фитомассы, мощной подстилкой, что значительно трансформирует углеродный баланс территории при замене ими пахотных угодий. Все это способствовало тому, что проблеме изменения углеродного баланса в ходе постагрогенных сукцессий в южной тайге посвящено уже немало работ [2], [30], [34].

Современные антропогенные воздействия на агроландшафты преследуют цель увеличения их биологической продуктивности или ресурсо-воспроизводящей способности. Антропогенная нагрузка на почвы нередко сопровождается изменением уровня их плодородия и снижением продуктивности сельскохозяйственных культур. Чтобы оценить те или иные изменения, происходящие в агроландшафтах, необходим контроль над их функционированием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроэкологическое состояние и перспективы использования земель России, выбывших из активного сельскохозяйственного оборота. М.: Российский НИИ информации и технико-экономических исследований по инженерно-техническому обеспечению агропромышленного комплекса, 2008. 64 с.
2. Арчегова И. Б., Панюков А. Н., Кузнецова Е. Г., Ковалева И. А. Роль биологического фактора в процессе формирования почвы в таежной зоне // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2016. Вып. 2. С. 127–139.
3. Белюченко И. С. Роль сложного компоста в биологическом круговороте элементов и веществ и устойчивости агроландшафтов // Научный журнал КубГАУ. 2014. № 101 (07). С. 1–32.
4. Глазовская М. А. Педолитогенез и континентальные циклы углерода. М.: ЛИБРОКОМ, 2009. 330 с.
5. Гродзинский М. Д. Применение оценок устойчивости геосистем к нормированию антропогенных воздействий // Ландшафты, нагрузки, нормы. М.: Ин-т географии РАН, 1990. С. 43–54.
6. Заварзин Г. А., Кудяров В. Н. Почва как главный источник углекислоты и резервуар органического углерода на территории России // Вестник РАН. 2006. Т. 76. С. 14–29.
7. Кирюшин В. И., Ганжара Н. Ф., Кауричев И. С., Орлов Д. С., Титлянова А. А., Фокин А. Д. Концепция оптимизации режима органического вещества в агроландшафтах. М.: Изд-во ТСХА, 1993. 99 с.
8. Коломыц Э. Г., Шарая Л. С. Устойчивость лесных экосистем, методы ее исчисления и картографирования // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 93–99.
9. Коломыц Э. Г., Юнина В. П., Сидоренко М. В., Воротников В. П. Экосистемы хвойного леса на зональной границе. Организация, устойчивость, антропогенная динамика. Нижний Новгород: Ин-т экологии Волж. бассейна РАН, 1993. 346 с.
10. Кудяров В. Н., Демкин В. А., Гиличинский Д. А., Горячкин С. В., Рожков В. А. Глобальные изменения климата и почвенный покров // Почвоведение. 2009. № 9. С. 1027–1042.
11. Кудяров В. Н., Хакимов Ф. И., Деева Н. Ф., Ильина А. А., Кузнецова Т. В., Тимченко А. В. Оценка дыхания почв России // Почвоведение. 1995. № 1. С. 21–42.
12. Курганова И. Н., Кудяров В. Н. Экосистемы России и глобальный бюджет углерода // Наука в России. 2012. № 5 (191). С. 25–32.
13. Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О. К чему ведет сокращение пахотных земель // Природа. 2009. № 11. С. 20–24.
14. Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О., Мякшина Т. Н., Сапронов Д. В., Кудяров В. Н. Эмиссия CO₂ из почв различных экосистем южно-таежной зоны: анализ данных непрерывных 12-летних круглогодичных наблюдений // Доклады АН. 2011. Т. 436. № 6. С. 843–846.
15. Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О., Швиденко А. З., Сапожников П. М. Изменение общего пула органического углерода в залежных почвах России в 1990–2004 гг. // Почвоведение. 2010. № 3. С. 361–368.
16. Лебедева И. И., Базыкина Г. С., Гребенников А. М., Чевердин Ю. И., Беспалов В. А. Опыт комплексной оценки влияния длительности сельскохозяйственного использования на свойства и режимы агрочерноземов Каменной степи // Бюллетень Почвенного института им. В. В. Докучаева. 2016. Вып. 83. С. 77–102.
17. Люри Д. И., Карелин Д. В., Кудиков А. В., Горячкин С. В. Изменение почвенного дыхания в ходе постагрогенной сукцессии на песчаных почвах в южной тайге // Почвоведение. 2013. № 9. С. 1060–1072.
18. Моисеев Б. Н., Алябина И. О. Оценка и картографирование потоков органического углерода, поступающего в почвы основных биомов России // Почвоведение. 2002. № 6. С. 675–681.
19. Орлов Д. С., Бирюкова О. Н. Запасы углерода органических соединений в почвах Российской Федерации // Почвоведение. 1995. № 1. С. 21–32.
20. Перельман А. И., Касимов Н. С. Геохимия ландшафта. М.: Астрель-2000, 1999. 610 с.
21. Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.; Л.: Наука, 1965. 253 с.
22. Розанов Б. Г. Орошаемые черноземы. М.: Изд-во МГУ, 1989. 240 с.
23. Самбуу А. Д., Дапылдай А. Б., Куулар А. Н. Пул углерода в травяных экосистемах и агроценозах Тувы // Вестник КрасГАУ. 2009. № 12. С. 50–56.
24. Тарко А. М. Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. Математическое моделирование. М.: Физматлит, 2005. 232 с.
25. Трофимов С. Я. Биотическая регуляция циклов биофильных элементов в ненарушенных южнотаежных экосистемах // Функции почв в биосферно-геосферных системах. М., 2001. С. 134–135.
26. Тюрин И. В. Органическое вещество почвы и его роль в плодородии. М.: Наука, 1965. 319 с.
27. Basile-Doelsch I., Amundson R., Stone W. E. E., Masiello C. A., Bottero J. Y., Colin F., Masin F., Borschneck D., Meunier J. D. Mineralogical control of organic carbon dynamics in a volcanic ash soil on La Reunion // Europ. J. Soil Sci. 2005. Vol. 56. № 6. P. 689–703.
28. Batjes N. H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world // Europ. J. Soil Sci. 1996. Vol. 47. P. 151–163.
29. Davidson E. A., Ackerman I. L. Changes in soil carbon inventories following cultivation of previously untilled soils // Biogeochem. 1993. Vol. 20. P. 161–193.
30. Frouz J., Keplín B., Pižl V., Tajovský K., Starý J., Lukešová A., Nováková A., Balík V., Háněl L., Materna J., Düker C., Chalupský J., Rusek J., Heinkele T. Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences // Ecolog. Engineer. 2001. Vol. 17. P. 275–284.
31. Goldberg S. Chemical modeling of anion competition on goethite using the constant capacitance model // Soil Sc. Soc. America J. 1985. Vol. 49. № 4. P. 851–856.
32. Goryachkin S. V., Cherkinsky A. E., Chichagova O. A. The soil organic carbon dynamics in high latitudes of Eurasia using ¹⁴C data and the impact of potential climate change // Global Climate and Cold Regions Ecosystems / R. Lal, J. M. Kimble, B. A. Stewart (eds.). Lewis Publishers, 2000. P. 145–161.
33. IPCC. Scientific assessment report. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1990.
34. Klaas G. J. N., van Lagen B., Buurman P. Composition of plant tissues and soil organic matter in the first stages of a vegetation succession // Geoderma. 2001. Vol. 100. P. 1–24.
35. Knicker H., Schmidt M. W. I., Kogel-Knabner I. Nature of organic nitrogen in fine particle size separates of sandy soils of highly industrialized areas as revealed by NMR spectroscopy // Soil Biol. Biochem. 2000. Vol. 32. № 2. P. 241–252.

36. Post W. M., Kwon K. C. Soil carbon sequestration and land use change: processes and potential // *Global Change Biol.* 2000. Vol. 6. P. 317–327.
37. Post W. M., Mann L. K. Changes in soil organic carbon and nitrogen as a result of cultivation // A. F. Bouwman (eds.). *Soils and the Greenhouse Effect*. John Wiley & Sons, New York, 1990. P. 401–406.
38. Poulton P. R., Pye E., Hargreaves P. R., Jenkinson D. S. Accumulation of carbon and nitrogen by old arable land reverting to woodland // *Global Change Biol.* 2003. Vol. 9. P. 942–955.
39. Schär C., Vidale P. L., Lüthi D., Frei C., Häberli C., Liniger M., Appenzeller C. The role of increasing temperature variability in European summer heat waves // *Nature*. 2004. Vol. 427. P. 332–336.
40. Skjemstad J. O., Taylor J. A. Does the Walkley-Black Method determine soil charcoal // *Communications in Soil Science. Plant Analysis*. 1996. Vol. 30. № 15/16. P. 2299–2310.
41. Smith P. Monitoring and verification of soil carbon changes under Article 3.4 of the Kyoto Protocol // *Soil Use Management*. 2004. Vol. 20. P. 264–270.

Yurkevich M. G., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

THE CARBON CYCLE IN NATURAL AND ANTHROPOGENICALLY CHANGED ECOSYSTEMS OF TAIGA

The article presents an overview of the current state of the research on the carbon cycle in biological systems. In the last century the human activity related to transformation of natural landscapes has dramatically increased. In some places the human impact has completely changed the biogeochemical cycle of one of the most important biogenic elements – carbon. Especially significant changes are observed in such relatively conservative systems as soils that are not able to recover as fast as plant and animal communities.

Key words: carbon, organic matter, cycle

REFERENCES

1. *Agroekologicheskoe sostoyanie i perspektivy ispol'zovaniya zemel' Rossii, vybyvshikh iz aktivnogo sel'skokhozyaystvennogo oborota* [Agroecological status and prospects of the use of lands of Russia withdrawn from active agricultural rotation]. Moscow, 2008. 64 p.
2. Archegova I. B., Panyukov A. N., Kuznetsova Ye. G., Kovaleva I. A. The role of biological factors in the formation of soils in the taiga zone [Rol' biologicheskogo faktora v protsesse formirovaniya pochvy v taizhnoy zone]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologiya*. 2016. Issue. 2. P. 127–139.
3. Belyuchenko I. S. The role of complex compost in the biological cycle of elements and substances, and landscape stability [Rol' slozhnogo komposta v biologicheskom krugovorate elementov i veshchestv i ustoychivosti agrolandshaftov]. *Nauchnyy zhurnal KubGAU*. 2014. № 101 (07). P. 1–32.
4. Glazovskaya M. A. *Pedolitogenez i kontinental'nye tsikly ugleroda* [Politogeneza and continental cycles of carbon]. Moscow, LIBROKOM Publ., 2009. 330 p.
5. Grodzinskiy M. D. The use of estimates the sustainability of geosystems to the anthropogenic regulation effects [Primenenie otsenok ustoychivosti geosistem k normirovaniyu antropogennykh vozdeystviy]. *Landshafty, nagruzki, normy*. Moscow, In-t geografii RAN Publ., 1990. P. 43–54.
6. Zavarzin G. A., Kudiyarov V. N. Soil as a key source of carbonic acid and reservoir of organic carbon on the territory of Russia [Pochva kak glavnyy istochnik uglekisloty i rezervuar organicheskogo ugleroda na territorii Rossii]. *Vestnik RAN*. 2006. Vol. 76. P. 14–29.
7. Kiryushin V. I., Ganzhara N. F., Kaurichev I. S., Orlov D. S., Titlyanova A. A., Fokin A. D. *Kontseptsiya optimizatsii rezhima organicheskogo veshchestva v agrolandshaftakh* [The concept of optimization of organic matter in agrolandscape]. Moscow, Izd-vo TSKhA, 1993. 99 p.
8. Kolomyts E. G., Sharaya L. S. Sustainability of forest ecosystems, the methods of calculation and mapping [Ustoychivost' lesnykh ekosistem, metody ee ischisleniya i kartografirovaniya]. *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*. 2014. Vol. 16. № 1. P. 93–99.
9. Kolomyts E. G., Yunina V. P., Sidorenko M. V., Vorotnikov V. P. *Ekosistemy khvoynogo lesa na zonal'noy granitse. Organizatsiya, ustoychivost', antropogennaya dinamika* [Ecosystems of coniferous forests on the zonal border. Organization, stability, anthropogenic dynamics]. Nizhniy Novgorod, In-t ekologii Volzhskogo basseyna RAN Publ., 1993. 346 p.
10. Kudiyarov V. N., Demkin V. A., Gilichinsky D. A., Goryachkin S. V., Rozhkov V. A. Global climate change and soil cover [Global'nye izmeneniya klimata i pochvennyy pokrov]. *Pochvovedenie*. 2009. № 9. P. 1027–1042.
11. Kudiyarov V. N., Khakimov F. I., Deeva N. F., Ilina A. A., Kuznetsova T. V., Timchenko A. V. Evaluation of respiration of Russian soils [Otsenka dykhaniya pochv Rossii]. *Pochvovedenie*. 1995. № 1. P. 21–42.
12. Kurganova I. N., Kudiyarov V. N. Ecosystems of Russia and global carbon budget [Ekosistemy Rossii i global'nyy byudzhnet ugleroda]. *Nauka v Rossii*. 2012. № 5 (191). P. 25–32.
13. Kurganova I. N., Lopes de Gerenyu V. O. What leads to the decrease of arable land [K chemu vedet sokrashchenie pakhotnykh zemel']. *Priroda*. 2009. № 11. P. 20–24.
14. Kurganova I. N., Lopes de Gerenyu V. O., Myakshina T. N., Sapronov D. V., Kudiyarov V. N. The CO₂ emission from soils of different ecosystems of the South taiga zone: an analysis of data from continuous 12-year-old year-round observations [Emissiya SO₂ iz pochv razlichnykh ekosistem yuzhno-taizhnoy zony: analiz dannykh nepreryvnykh 12-letnykh kruglogodichnykh nablyudeniya]. *Doklady AN*. 2011. Vol. 436. № 6. P. 843–846.
15. Kurganova I. N., Lopes de Gerenyu V. O., Shvidenko A. Z., Sapozhnikov P. M. The change in the total pool of organic carbon in fallow soil of Russia in 1990–2004 [Izmenenie obshchego pula organicheskogo ugleroda v zaleznykh pochvakh Rossii v 1990–2004 gg.]. *Pochvovedenie*. 2010. № 3. P. 361–368.

16. Lebedeva I. I., Bazykina G. S., Grebennikov A. M., Cheverdin Yu. I., Bessalov V. A. Comprehensive assessment experience of the impact of agricultural use duration on the properties and modes of agrocenoses of Stone steppes [Opyt kompleksnoy otsenki vliyaniya dlitel'nosti zemledel'cheskogo ispol'zovaniya na svoystva i rezhimy agrochernozemov Kamennoy stepi]. *Byulleten' Pochvennogo instituta im. V. V. Dokuchaeva*. 2016. Issue. 83. P. 77–102.
17. Lyuri D. I., Karelin D. V., Kudikov A. V., Goryachkin S. V. The change in soil respiration during the postagrogenic succession on sandy soils in the southern taiga [Izmenenie pochvennogo dykhaniya v khode postagrogennoy suksessii na peschanykh pochvakh v yuzhnoy tayge]. *Pochvovedenie*. 2013. № 9. P. 1060–1072.
18. Moiseev B. N., Alyabina I. O. Evaluation and mapping the flows of organic carbon entering the soil of the main biomes of Russia [Otsenka i kartografirovaniye potokov organicheskogo ugleroda, postupayushchego v pochvy osnovnykh biomov Rossii]. *Pochvovedenie*. 2002. № 6. P. 675–681.
19. Orlov D. S., Biryukova O. N. Carbon stocks of organic compounds in the soils of the Russian Federation [Zapasy ugleroda organicheskikh soedineniy v pochvakh Rossiyskoy Federatsii]. *Pochvovedenie*. 1995. № 1. P. 21–32.
20. Perelman A. I., Kasimov N. S. *Geokhimiya landshafta* [Geochemistry of landscape]. Moscow, Astreya-2000 Publ., 1999. 610 p.
21. Rodin L. Ye., Bazilevich N. I. *Dinamika organicheskogo veshchestva i biologicheskoy krugovorot v osnovnykh tipakh rastitel'nosti* [Dynamics of organic matter and biological turnover in the major vegetation types]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1965. 253 p.
22. Rozanov B. G. *Oroshaemye chernozemy* [Irrigated chernozems]. Moscow, Izd-vo MGU, 1989. 240 p.
23. Sambuu A. D., Dapyladay A. B., Kuular A. N. The pool of carbon in grass ecosystems and agrocenoses of Tuva [Pul ugleroda v travyanykh ekosistemakh i agrotsenozakh Tuvy]. *Vestnik KrasGAU*. 2009. № 12. P. 50–56.
24. Tarko A. M. *Antropogennye izmeneniya global'nykh biosfernykh protsessov. Matematicheskoe modelirovaniye* [Anthropogenic changes of global biospheric processes. Mathematical modeling]. Moscow, Fizmatlit Publ., 2005. 232 p.
25. Trofimov S. Ya. Biotic regulation of the cycles biophilic elements in undisturbed southern taiga ecosystems [Bioticheskaya regulyatsiya tsiklov biofil'nykh elementov v nenarushennykh yuzhnotaevnykh ekosistemakh]. *Funktsii pochv v biosferno-geosfernykh sistemakh*. Moscow, 2001. P. 134–135.
26. Tyurin I. V. *Organicheskoe veshchestvo pochvy i ego rol' v plodorodii* [Soil organic matter and its role in fertility]. Moscow, Nauka Publ., 1965. 319 p.
27. Basile-Doelsch I., Amundson R., Stone W. E. E., Masiello C. A., Bottero J. Y., Colin F., Masin F., Borschneck D., Meunier J. D. Mineralogical control of organic carbon dynamics in a volcanic ash soil on La Reunion // *Europ. J. Soil Sci.* 2005. Vol. 56. № 6. P. 689–703.
28. Batjes N. H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world // *Europ. J. Soil Sci.* 1996. Vol. 47. P. 151–163.
29. Davidson E. A., Ackerman I. L. Changes in soil carbon inventories following cultivation of previously untilled soils // *Biogeochem.* 1993. Vol. 20. P. 161–193.
30. Frouz J., Keplin B., Pižl V., Tajovský K., Starý J., Lukešová A., Nováková A., Balík V., Háněl L., Materna J., Düker C., Chalupský J., Rusek J., Heinkele T. Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences // *Ecolog. Engineer.* 2001. Vol. 17. P. 275–284.
31. Goldberg S. Chemical modeling of anion competition on goethite using the constant capacitance model // *Soil Sc. Soc. America J.* 1985. Vol. 49. № 4. P. 851–856.
32. Goryachkin S. V., Cherkinsky A. E., Chichagova O. A. The soil organic carbon dynamics in high latitudes of Eurasia using ¹⁴C data and the impact of potential climate change // *Global Climate and Cold Regions Ecosystems* / R. Lal, J. M. Kimble, B. A. Stewart (eds.). Lewis Publishers, 2000. P. 145–161.
33. IPCC. Scientific assessment report. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1990.
34. Klaas G. J. N., van Lagen B., Buurman P. Composition of plant tissues and soil organic matter in the first stages of a vegetation succession // *Geoderma*. 2001. Vol. 100. P. 1–24.
35. Knicker H., Schmidt M. W. I., Kogel-Knabner I. Nature of organic nitrogen in fine particle size separates of sandy soils of highly industrialized areas as revealed by NMR spectroscopy // *Soil Biol. Biochem.* 2000. Vol. 32. № 2. P. 241–252.
36. Post W. M., Kwon K. C. Soil carbon sequestration and land use change: processes and potential // *Global Change Biol.* 2000. Vol. 6. P. 317–327.
37. Post W. M., Mann L. K. Changes in soil organic carbon and nitrogen as a result of cultivation // A. F. Bouwman (eds.). *Soils and the Greenhouse Effect*. John Wiley & Sons, New York, 1990. P. 401–406.
38. Poulton P. R., Pye E., Hargreaves P. R., Jenkinson D. S. Accumulation of carbon and nitrogen by old arable land reverting to woodland // *Global Change Biol.* 2003. Vol. 9. P. 942–955.
39. Schär C., Vidale P. L., Lüthi D., Frei C., Häberli C., Liniger M., Appenzeller C. The role of increasing temperature variability in European summer heat waves // *Nature*. 2004. Vol. 427. P. 332–336.
40. Skjemstad J. O., Taylor J. A. Does the Walkley-Black Method determine soil charcoal // *Communic. in Soil Sci. Plant Analysis*. 1996. Vol. 30. № 15/16. P. 2299–2310.
41. Smith P. Monitoring and verification of soil carbon changes under Article 3.4 of the Kyoto Protocol // *Soil Use Management*. 2004. Vol. 20. P. 264–270.

Поступила в редакцию 17.05.2017

ВЛАДИМИР ВАСИЛЬЕВИЧ ВАПИРОВ

доктор химических наук, профессор, заведующий кафедрой общей химии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
vapirov@petrsu.ru

ВЛАДИМИР МИХАЙЛОВИЧ ФЕОКТИСТОВ

кандидат химических наук, доцент кафедры общей химии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
feoktistov@petrsu.ru

НАДЕЖДА ВЛАДИМИРОВНА ВАПИРОВА

старший преподаватель кафедры общей химии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
nadin@petrsu.ru

АНИ АРЦРУНОВНА ВЕНСКОВИЧ

инженер по охране окружающей среды сектора охраны природы северного направления Центра охраны окружающей среды, Октябрьская железная дорога (Петрозаводск, Российская Федерация)
ajdanna@yandex.ru

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ВОЗМОЖНОСТИ РАЗРАБОТОК ЛЕКАРСТВЕННЫХ СРЕДСТВ НА ОСНОВЕ ВОДНЫХ НАСТОЕВ КРЕМНЕЙ (предварительные данные)

Измерены и проанализированы физико-химические характеристики водных настоев кремней: pH, окислительно-восстановительный потенциал, удельная электрическая проводимость и содержание кремния в растворе. pH растворов водных настоев кремней укладывается в диапазон значений этого параметра, утвержденных нормативными документами для вод питьевого назначения. Значения окислительно-восстановительных потенциалов водных настоев кремней положительны и составляют от > 300 до < 500 мВ, что не должно сказываться на изменении окислительно-восстановительных потенциалов внутренних сред организма, а целебные свойства этих настоев не могут быть связаны с параметром Eh. Содержание водорастворимых минеральных соединений и легкоусваиваемой ортокремниевой кислоты в кремнях очень незначительно, водные настои кремней не могут изменять осмотическое давление биологических жидкостей и рассматриваться как существенные источники кремния для организма человека.

Ключевые слова: народная медицина, кремнь, кремневая вода

ВВЕДЕНИЕ

Научная медицина основана на современных методах исследований и достижениях в области ряда фундаментальных наук. Вместе с тем предшествующая ей народная медицина является источником накопленного многовекового опыта по применению различных средств и методов лечения. Изучая опыт народной медицины и проверяя его, наука отбирает все то полезное, что может быть использовано в современных средствах и методах лечения. По мнению академика Б. В. Петровского, «современная научная медицина берет из тысячелетнего опыта народа все ценное и рациональное, что там накоплено, и отбрасывает все то, что может принести вред здоровью человека» [14]. Основная идея стратегии ВОЗ заключается в том, чтобы с позиций

современной доказательной медицины проверить арсенал методов профилактики, диагностики, лечения и реабилитации, накопившийся в течение веков в традиционной и народной медицине разных стран, и внедрить наиболее эффективные подходы, способы и приемы в современное здравоохранение¹.

Рецепты народной медицины и в настоящее время остаются очень актуальными для многих категорий населения. Интересны исследования А. Д. Прозовой, опубликованные в статье «Роль народной медицины в сохранении здоровья современного человека на примере Ульяновского Поволжья» [20]. Для выяснения вопроса отношения к народной медицине автором было опрошено 500 жителей, проживающих исключительно в сельской местности. Интересно, что 40 % опро-

шенных лечатся своими средствами, используя рецепты народной медицины. При этом наибольшее число респондентов для лечения применяют травы (73,4 %), на втором месте оказываются продукты пчеловодства (63,9 %), на третьем месте – молочные продукты (49,3 %). 44,9 % опрошенных применяют средства минерального происхождения – воду естественных источников и родников, минеральные воды.

Одним из средств, используемых в народной медицине, является кремневая вода – продукт настаивания природного минерала кремний. Кремни являются одними из наиболее древних минералов, когда-либо использовавшихся человеком. Совокупность их своеобразных свойств послужила их очень длительному использованию древними и последующими цивилизациями для изготовления простейших орудий труда и охоты. В настоящее время кремни находят применение в производстве керамики, абразивных материалов, в футеровке мельниц и др.

Кремень – одна из многочисленных разновидностей кремнеземистых минералов, который представляет собой однородный или полосчатый, скрытокристаллический, очень плотный агрегат халцедона и кварца с различной долей примеси опала, а также гидроксидов железа, органического вещества и остатков кремнистых скелетов морских организмов [16]. Авторы [2], [25] считают, что формирование кремней происходило из биогенного кремнезема в результате его уплотнения и перекристаллизации, что косвенно свидетельствует о полигенности происхождения кремней.

Популярность кремневой воды как средства исцеления достаточно велика, на что, в частности, указывает тот факт, что по запросу «кремневая вода» поисковая система «Яндекс» предлагает информацию из около 28 миллионов сайтов. Не подвергая анализу имеющиеся интернет-источники, отметим, что наряду с ними присутствуют и некоторые печатные издания, в которых высказаны не более как собственные мнения о целебных свойствах кремневой воды. К ним можно отнести книгу А. Д. Малярчикова «Кремень и человечество, или Кремень вновь обретает славу» [15], с которой при желании можно ознакомиться и составить собственное впечатление.

Целью настоящего исследования является изучение некоторых физико-химических характеристик как предварительных показателей для оценки возможного использования в медицине кремневых вод в качестве жидких лекарственных форм.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования были взяты кремни Новгородской, Московской областей и Республики Крым. Кремень в Новгородской области был отобран в районе с. Ровное (правый

берег р. Мста, Боровичский район). Этот кремень неоднородного серого цвета обнаружен в выходах доломитизированных известняков, простирающихся непрерывной полосой до 1 км от южной окраины с. Ровное вверх по течению реки. Эти известняки относятся к понеретской и угловской свитам серпуховского яруса северо-западного крыла Московской синеклизы [23].

Кремень Московской области черного цвета, предположительно относится к меловым отложениям Московской синеклизы, был приобретен в аптеке (производитель ООО «Региональный центр литотерапии “Природный целитель”»).

Крымский кремень (образец № 1) черного цвета с многочисленными вкраплениями белого цвета, отобран из стены ранее действующего мелового карьера вблизи села Цветочное Белогорского района Республики Крым.

Крымский кремень (образец № 2) отобран на правом берегу р. Бодрак у села Трудолюбовка Бахчисарайского района Республики Крым.

В эксперименте использовали дробленые образцы кремней фракций с дисперсностью: $0,5 < d < 20$ и $0,5 < d < 5,0$ мм.

Определение содержания растворенного в воде кремния проводили спектрофотометрическим методом². Электрическую проводимость измеряли на приборе фирмы «Hanna» HI 8733. Восстановительный потенциал и pH растворов определяли с использованием pH-метра³. Водные настои кремней готовили следующим образом: образцы кремней дробили ручным способом, просеивали через сита, промывали дистиллированной водой от мелкой пылевидной фракции и помещали в пластиковые бутылки. К 1 л дистиллированной воды добавляли расчетную массу определенной фракции минерала. Пробы настаивали при комнатной температуре, естественном освещении, перемешивали встряхиванием 2 раза в сутки. Через определенные промежутки времени отбирали пробы для определения физико-химических показателей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

pH водных настоев кремней. Актуальность исследования pH любых растворов, употребляемых человеком, включая и pH жидких лекарственных форм, определяется тем, что концентрация водородных ионов имеет очень большое значение для живых организмов, так как определяет ферментативную активность и физико-химические свойства биологических молекул и надмолекулярных структур. Поддержание постоянного значения pH (кисотно-основного гомеостаза) является одной из важнейших физиологических задач, которую решает организм. Известно, что в обычных условиях в результате метаболических процессов в организме человека за сутки образуется 20–25 моль летучей угольной кислоты, которая удаляется через легкие, а также

ряд нелетучих кислот, включая и такие, как молочная, серная и соляная, общее суточное количество которых достигает 100 ммоль и удаление которых осуществляется с участием почек и печени. В меньшей степени в процессе метаболизма накапливаются щелочные продукты, способные увеличивать рН среды [1].

Нормальное значение рН для внутриклеточной среды равно 7,0, для внеклеточной жидкости – 7,4. Артериальная и венозная кровь в норме характеризуются значениями рН 7,4 и 7,35 соответственно. Кислотно-основной гомеостаз в организме обеспечивают несколько основных механизмов [1], [18]:

1. Химические буферные системы. Они представлены в основном бикарбонатным, фосфатным, белковым и гемоглобиновым буферами. Буферные системы начинают действовать сразу же при увеличении или снижении концентрации протонов и способны устранить умеренные сдвиги кислотно-щелочного равновесия в течение 10–40 с.

2. Физиологические механизмы. Наиболее эффективными физиологическими механизмами регуляции кислотно-основного равновесия являются процессы, протекающие в легких, почках, печени и желудочно-кишечном тракте. Для достижения необходимых эффектов на уровне органических механизмов поддержания кислотно-основного равновесия требуется от нескольких минут до нескольких часов.

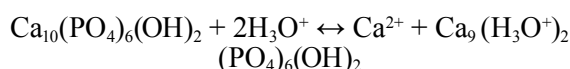
Важно, что даже очень незначительные отклонения от физиологических значений приводят к патологическому процессу, а крайние пределы колебаний рН крови, совместимые с жизнью, 7,0–7,8, что соответствует концентрации протонов от 16 до 100 нмоль/л. Состояние сдвига рН в кислую или щелочную сторону (ацидоз или алкалоз) может возникать при различных патологиях. Вместе с этим ацидоз и алкалоз могут наблюдаться и при экзогенном нарушении кислотно-основного равновесия. Экзогенные ацидоз и алкалоз могут возникать в результате попадания в организм соединений с кислотными или основными свойствами. Понятно, что при наличии в организме химических и физиологических механизмов поддержания кислотно-основного баланса эндогенные ацидоз и алкалоз могут возникнуть только при большом приеме кислых или щелочных агентов или их очень длительном поступлении в организм. В этом случае происходит истощение буферных систем, которые перестают справляться с поддержанием кислотно-основного гомеостаза.

Важно учитывать эндогенное воздействие кислых растворов и на зубную эмаль. Так, в работе [26] изучено влияние газированных и алкогольных напитков на зубы и выявлено, что снижение уровня рН используемого напитка ухудшает герметичность пломб.

К настоящему времени установлено, что в основе патогенеза начального возникновения кариеса лежит процесс деминерализации эмали зуба [6]. Процесс деминерализации протекает под действием кислот, которые продуцируются микроорганизмами, содержащимися в зубном налете. Помимо этого кислая среда продуктов питания и водных растворов, попадающих на зубы, также может оказывать влияние на деминерализацию. Несмотря на то что слюна обладает кислотно-основным буферным действием, достаточно кислые растворы и их продолжительное воздействие могут оказывать деминерализующий эффект. На границе раздела фаз «эмаль – слюна» устанавливается гетерогенное равновесие, одно из которых с участием гидроксиапатита описывается как:



Уменьшение рН среды способствует связыванию гидроксильных групп и смещению данного равновесия вправо. Представленное равновесие предусматривает выход в раствор как катионов кальция, так и фосфат-анионов, однако реальный процесс деминерализации является куда более сложным. Так, в [4] установлено, что в кислой среде деминерализация эмали *in vitro* протекает с преимущественным выходом катионов кальция по сравнению с анионами PO_4^{3-} . Этот процесс авторы описывают уравнением:



В случае протекания данного процесса нарушается соотношение Са/Р в эмали зуба. При достижении молярного соотношения Са/Р менее 1,3 происходит разрушение кристаллической решетки гидроксиапатита. Несмотря на то что соотношение Са/Р определяет резистентность эмали зуба к деминерализации, установлено, что при снижении рН ниже 5,5 скорость деминерализации значительно превышает скорость реминерализации [12]. Немаловажным является значение рН употребляемых жидкостей при наличии функциональных изменений со стороны желудочно-кишечного тракта. Все это свидетельствует в пользу того, что показатель рН является одним из важнейших в оценке контроля качества всех жидкостей, употребляемых человеком, включая и лекарственные препараты в жидких лекарственных формах. В этой связи нами проанализированы значения рН водных настоев кремней различных месторождений и некоторые результаты представлены в табл. 1.

Обращает на себя внимание, что во всех исследованных случаях происходит увеличение рН водного раствора, что свидетельствует о переходе из кристаллической фазы в раствор соединений основной природы. Подобная картина наблюдается и в случае использования кремней других месторождений. Отметим, что даже при очень длительном настаивании кремня рН вод-

Таблица 1
Значения pH водных настоев кремней различных месторождений, полученных на дистиллированной воде, соотношение кремний:вода 1:10, фракция $0,5 < d < 5,0$ мм

№	Место отбора кремня	Время экспозиции (сутки)	pH, раствор	pH, контроль
1	Новгородская область	1	6,77	6,06
		3	7,23	6,14
		9	7,82	6,2
2	Республика Крым, образец № 1	1	6,39	5,85
		3	6,79	6,03
		9	7,45	6,04
3	Республика Крым, образец № 2	1	6,45	5,8
		3	6,85	5,94
		9	7,08	6,01

ного раствора изменяется незначительно. Так, например, при настаивании кремня Московской области в течение более 120 суток на водопроводной воде величина pH раствора достигает не более 8 (рис. 1).

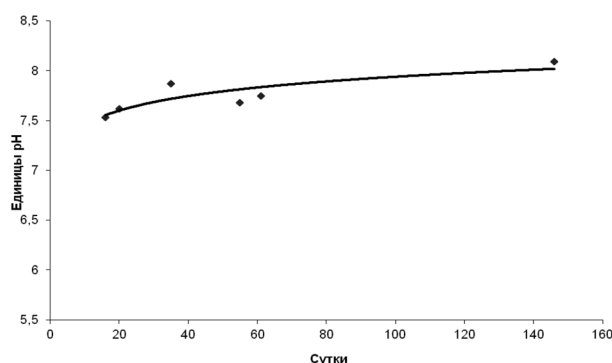


Рис. 1. Значения pH водного настоя кремня Московской области, полученного на водопроводной воде, фракция $0,5 < d < 5,0$ мм, соотношение кремний:вода 1:50

Принимая во внимание, что основаниями по отношению к воде могут выступать анионы слабых кислот, увеличение pH может быть связано с переходом в раствор растворимых карбонатов, возможно присутствующих в исходных минералах. В целом можно отметить, что водные экстракты кремней соответствуют нормативным показателям pH для вод питьевого назначения.

Окислительно-восстановительный потенциал водных настоев кремней. Окислительно-восстановительный потенциал (Eh), в некоторых источниках – редокс-потенциал, имеет очень большое значение для живых организмов. Исключительное значение данный параметр имеет и для микроорганизмов, которые могут расти и развиваться только в условиях с определенным значением Eh. Важность указанного параметра определяется в первую очередь тем, что живые организмы по способу усвоения энергии принципиально отличаются от тепловой машины, которая в циклическом процессе для соверше-

ния полезной работы использует разность количества теплоты, переданной от нагревателя и отданной холодильнику. Источником энергии для живых организмов является энергия, заключенная в химических связях продуктов питания. Эта энергия выделяется в процессе окисления, а основной характеристикой, определяющей направление окислительно-восстановительного процесса, является разность окислительно-восстановительных потенциалов сопряженных пар. Общеизвестно, что принципиальной особенностью биологического окисления является его многоступенчатость, осуществляющаяся через ряд промежуточных ферментативных стадий. При этом электрон передается по цепи переносчиков в порядке возрастания восстановительного потенциала сопряженных пар. Если все компоненты дыхательной цепи связаны с митохондриями, а именно с их внутренними мембранами, то окислительно-восстановительный потенциал водного раствора, поступившего в организм, может оказывать влияние на процессы, протекающие как внутри, так и вне клеток. В растворе с высоким значением Eh будут протекать процессы окисления, а с низким значением – процессы восстановления. Биологические системы имеют ряд защит (редокс-буферные системы), обеспечивающих постоянство окислительно-восстановительного потенциала за счет поддержания концентраций окислителей и восстановителей [7]. Так, окислительно-восстановительный потенциал артериальной крови – 80 мВ, венозной – 120 мВ, а материнского молока – 70 мВ [3], [17]. Поскольку организм функционирует в среде, обладающей окислительными свойствами, то особенно актуальным является противодействие редокс-буферных систем поступающим извне окислителям. Поступающие в организм окислители могут взаимодействовать с различными субстратами, что приводит к тяжелым последствиям. Подавляющее большинство жидкостей, вводимых в организм, имеют положительное значение Eh от +150 до +400 мВ [17]. О влиянии окислительно-восстановительного потенциала принимаемой жидкости на состояние внутренней среды организма свидетельствует ряд публикаций [3], [17]. Например, введение в организм жидкости с отрицательным значением Eh (католит) в дозе 2 мл/кг снижает окислительно-восстановительный потенциал жидких сред организма [3]. В [11] приведены данные по изучению размеров очаговой деминерализации эмали у белых крыс при воздействии жидкостей с различным окислительно-восстановительным потенциалом. Жидкости с положительным и отрицательным значением ОВП не оказывают воздействия на слизистую оболочку и твердые ткани зубов, в то время как жидкость с положительным ОВП существенно снижает площадь зон экспериментального кариеса, а жидкость с отрицательным значением ОВП

способствует снижению пораженности зубов при моделировании кариеса. Анализ биологических и фармакологических эффектов ионизированных жидкостей с различным окислительно-восстановительным потенциалом дан в обзоре [21]. Приведенные данные определяют актуальность мониторинга жидкостей, употребляемых человеком, включая жидкие лекарственные формы и потенциально разрабатываемые лекарства. Результаты значений величин E_h водных настоев кремней представлены в табл. 2. Известно, что на значение E_h оказывает большое влияние концентрация растворенного в воде и водном растворе кислорода. Поэтому имеющийся разброс значений в районе 100 мВ мы относим за счет содержания кислорода в пробах. В целом видно, что значение окислительно-восстановительного потенциала полученного водного раствора всегда положительно и находится от > 300 до < 500 мВ и укладывается в диапазон значений этого параметра для питьевых вод.

Таблица 2

Значения E_h водных настоев кремней, полученных на дистиллированной воде, соотношение кремней:вода 1:10, фракция $0,5 < d < 5,0$ мм

№	Место отбора	Время экспозиции (сутки)	E_h , раствор	E_h , контроль
1	Новгородская область	1	358	463
		3	355	381
		9	334	374
2	Республика Крым, образец № 1	1	410	374
		3	411	419
		9	421	473
3	Республика Крым, образец № 2	1	451	578
		3	468	482
		9	447	453

На основании полученных результатов можно заключить, что использование водных настоев кремней не должно сказываться на изменении окислительно-восстановительных потенциалов внутренних сред организма и целебные свойства этих настоев не могут быть связаны с параметром E_h .

Электрическая проводимость. Известно, что общая минерализация воды оказывает весьма значимое влияние на организм человека. Вода с повышенной минерализацией влияет на секреторную деятельность желудка, ухудшает пищеварение и нарушает водно-солевой баланс [30]. Повышенная жесткость питьевой воды может привести к увеличению распространённости среди населения болезней сердечно-сосудистой системы, органов пищеварения, эндокринной системы и нарушению обмена веществ [5], [13], [19], [22], [27], [28].

Как известно, общая минерализация определяется содержанием в воде растворённых неорганических солей, которые в растворе находятся в ионизированном состоянии. Общее число частиц, присутствующих в растворах, определяет их

коллагативные свойства, среди которых одним из важнейших является осмотическое давление. Осмотическое давление определяет явление осмоса, которое играет ключевую роль в живой природе. Значение осмотического давления для крови человека постоянно и составляет 780 кПа, а нарушение данного показателя не требует комментариев для специалистов. Осмотическое давление рассматриваемых нами водных растворов в основном связано с общим электролитным составом раствора, оценку которого удобно проводить изучением показателя электрической проводимости. Понятно, что электрическая проводимость является интегральным показателем, который зависит как от количества ионов в растворе (активности), так и от их индивидуальных характеристик – подвижностей. Однако в данном случае нас интересовала динамика электролитного состава, которая симбатно изменяется с величиной электрической проводимости. К тому же по величине электрической проводимости можно качественно судить и о наличии водорастворимых солей в минерале и интенсивности их извлечения в водный раствор. Значения удельной электрической проводимости растворов представлены в табл. 3.

Таблица 3

Значения удельной электрической проводимости (κ) водных настоев кремней, полученных на дистиллированной воде, соотношение кремней:вода 1:10, фракция $0,5 < d < 5,0$ мм

№	Месторождение минерала	Время экспозиции (сутки)	κ (мкСм/см), раствор	κ (мкСм/см), контроль
1	Новгородская область	1	27,7	2,0
		3	67,6	2,1
		9	104	2,0
2	Республика Крым, образец № 1	1	21,0	1,5
		3	48,4	1,5
		9	59,8	1,6
3	Республика Крым, образец № 2	1	4,6	1,8
		3	9,1	1,5
		9	17,3	1,6

Для сопоставления результатов, представленных в табл. 3, приведем некоторые литературные данные [24]. Для природных вод минерализация и удельная электрическая проводимость изменяются в широких пределах. Минерализация речной воды составляет от нескольких десятков до нескольких сотен мг/л, при этом их удельная электропроводность варьирует от 30 до 1500 мкСм/см. Минерализация подземных вод и соленых озер может достигать сотен г/л. Что касается атмосферных осадков, то величина их удельной электрической проводимости с минерализацией от 3 до 60 мг/л составляет от 10 до 120 мкСм/см. Показатель удельной электрической проводимости в РФ для питьевых вод не нормируется, в то время как в соответствующих документах ЕС этот показатель присутствует. Вместе с тем в РФ имеется ряд нормативных документов,

определяющих показатель электрической проводимости (табл. 4).

Таблица 4
Нормирование удельной электрической проводимости воды (κ)

№	Объект	κ (мкСм/см)	Нормативный документ
1	Вода дистиллированная	не более 5	ГОСТ 6709-96
2	Вода для гемодиализа	не более 5	ГОСТ P52556-2006
3	Вода очищенная	$\leq 4,3$	ФС2.2.0020.15
4	Вода для инъекций	$\leq 1,1$	ФС2.2.0019.15
5	Вода, предназначенная для употребления людьми	не более 2500 (20 °C)	98/83/ЕС

Анализируя полученные экспериментальные данные, отметим, что с увеличением времени экспозиции в водный раствор кремней извлекаются вещества ионогенной природы, определяющие увеличение удельной электрической проводимости раствора. Содержание этих веществ в кремнях различных месторождений разное. Так, наибольшее количество извлекаемых солей в течение первых суток экспозиции наблюдается для образцов кремней Новгородской области и Республики Крым (образец № 1). Что же касается кремня Республики Крым (образец № 2), то величина электрической проводимости раствора на первые сутки экспозиции отличается от других кремней почти в 5 раз.

Процесс извлечения в водный раствор является длительным. Как следует из рис. 2, зависимость удельной электрической проводимости во времени представлена кривой, которая стремится к некоторому пределу. Однако даже после настаивания в течение более 120 суток кривая еще не выходит на плато.

Несмотря на то что извлечение солей из минералов протекает во времени, концентрация ионов

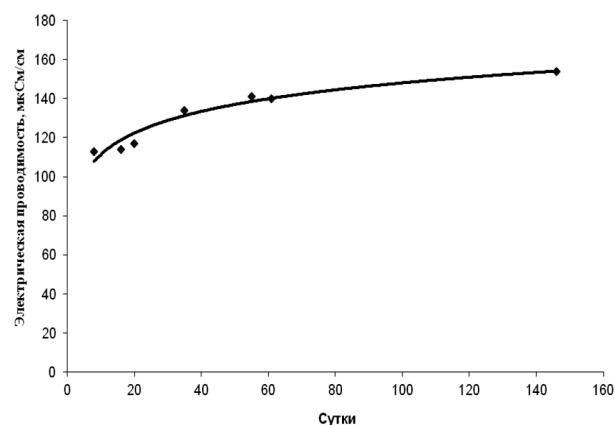


Рис. 2. Изменение удельной электрической проводимости водного настоя кремня Московской области на водопроводной воде, фракция $0,5 < d < 5,0$ мм, соотношение кремень:вода 1:50

в водных настоях остается очень незначительной. Даже после 120 суток экспозиции электрическая проводимость настоя соответствует нижним границам электрической проводимости речных вод, что согласуется с минерализацией раствора порядка нескольких десятков мг/л. Эта величина более чем в 10 раз меньше предусмотренной нормативными документами для питьевой воды. Таким образом, содержание водорастворимых минеральных соединений в кремнях очень незначительно, а водные настои кремней не могут изменять осмотическое давление биологических жидкостей.

Содержание кремния в растворе. Несмотря на то что кремний является биогенным элементом, его биологическая роль до настоящего времени полностью не установлена. В литературе имеются данные, касающиеся действия на живые организмы как недостатка, так и избытка кремния [28]. Принимая во внимание то, что основой минерала кремень является диоксид кремния, при настаивании кремня естественно ожидать извлечение кремния в водный раствор. В этой связи одним из первоочередных является вопрос о влиянии растворенного кремния на организм человека, для обсуждения которого нами привлечены литературные данные по влиянию кремния, поступающего с питьевой водой.

В [9], [10] изучено действие метасиликата натрия в концентрации 10 мг/л в пересчете на кремний, поступающего с питьевой водой на главный орган иммунитета — тимус. Установлено, что морфологическая структура тимуса претерпевает такие же изменения, как для активации клеточного иммунитета. Диссертационное исследование [8] направлено на поиск морфологического субстрата адаптационных реакций на поступление водорастворимых соединений кремния со стороны центральных и периферических лимфоидных органов. Автор изучила морфофизиологическое состояние тимуса, селезенки и пейеровых бляшек лабораторных крыс при длительном поступлении в организм кремния с питьевой водой. Концентрация кремния в эксперименте составила 10 мг/л. Обобщив полученные экспериментальные данные, автор отмечает следующие особенности реакции лимфоидных органов лабораторных крыс на поступление в организм водорастворимых соединений кремния:

1. Чем ближе расположен лимфоидный орган к месту проникновения кремния, тем больше в нем наблюдается изменений.

2. Реакции иммунокомпетентных клеток на поступление кремния с питьевой водой зависят как от их происхождения, так и от принадлежности к различным морфофункциональным зонам лимфоидных органов.

3. Гистамин является одним из клеточных звеньев в реакции адаптации лимфоидных органов

Таблица 5

Содержание мономерно-димерной формы кремниевой кислоты в пересчете на кремний в водных настоях кремней, полученных на дистиллированной воде

№	Образец кремния	Дистиллированная вода, соотношение 1:2			Вода Петрозаводской губы Онежского озера, соотношение 1:10		
		время экспозиции, сутки	контроль	раствор	время экспозиции, сутки	контроль	раствор
1	Московская обл.	1	< 0,05	0,71	3	0,5	0,6
		3	< 0,05	1,99	9	0,5	0,68
					30	0,5	1,07
2	Новгородская обл.	1	< 0,05	1,09	3	0,5	0,83
		3	< 0,05	2,87	9	0,5	1,1
					30	0,5	1,76

к поступлению водорастворимых соединений кремния.

Автор предполагает, что водорастворимые силикаты действуют на иммунную систему подобно таким твердым частицам, как кварц, асбест или наночастицы кремния, при этом во вторичных лимфоидных органах индуцируется созревание дендритных клеток при участии гистамина, что проявляется в увеличении их количества и размеров.

Принимая во внимание эффекты длительного воздействия кремния, поступающего с водой, на организм человека, нами было изучено содержание водорастворимых (мономерно-димерных) форм кремниевой кислоты, которые взаимодействуют с молибдатом аммония, согласно спектрофотометрическому методу определения¹.

Определяя только эти формы среди всех возможных, мы руководствовались тем, что именно ортокремниевая кислота является основным

легкодоступным источником кремния для организма человека, в то время как всасываемость полимерных форм растворенного кремния незначительна. Данные по содержанию мономерно-димерной формы кремниевой кислоты в настоях кремней приведены в табл. 5.

Обращает внимание тот факт, что даже после длительного настаивания кремня из Новгородской области при массовом соотношении кремней:вода 1:10 на воде Онежского озера, концентрация кремния в растворе не превышала 1,76 мг/л. Принимая во внимание, что методическими рекомендациями МР 2.3.1.2432-08 «Рациональное питание. Нормы потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации» установлен рекомендованный уровень потребления кремния в 30 мг/с, водные настои кремней не могут рассматриваться как существенные источники кремния для организма человека.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ WHO Traditional Medicine Strategy 2002–2005. Geneva: WHO, 2002. 80 p.

² Руководящий документ РД 52.24.433.2005. Методика выполнения измерений фотометрическим методом кремния в виде желтой формы кремнемолибденовой гетерополиокислоты. Ростов н/Д, 2005.

³ Руководящий документ РД 52.24.495-2005. Водородный показатель и удельная электрическая проводимость вод: Методика проведения измерений электрохимическим методом. Ростов н/Д, 2005.

⁴ Руководящий документ РД 52.24.433.2005. Методика выполнения измерений фотометрическим методом кремния в виде желтой формы кремнемолибденовой гетерополиокислоты. Ростов н/Д, 2005.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агаджанян Н. А., Тель Л. З., Циркин В. И., Чесноков С. А. Физиология человека. СПб.: СОТИС, 1998. 527 с.
2. Айлер Р. Химия кремнезема. М.: Мир, 1982. 1127 с.
3. Безденюк А. Д., Селявин С. С., Трофимова Т. Г. Изменение окислительно-восстановительного потенциала жидких сред организма // Здоровье и образование в XXI веке. 2012. Т. 14. С. 205–206.
4. Боровский Е. В., Леонтьев В. К. Биология полости рта. М.: Медицина, 1994. 304 с.
5. Борзунова Е. А. Оценка влияния качества питьевой воды на здоровье населения // Гигиена и санитария. 2007. № 3. С. 32–34.
6. Бутвиловский А. В. Химические основы деминерализации и реминерализации эмали зубов // Вестник Витебского государственного медицинского университета. 2011. Т. 10. № 1. С. 138–144.
7. Глубокое фторирование / А. Кнапповст // Стоматология для всех. 2001. № 3. С. 38–42.
8. Гордова В. С. Структурно-функциональное состояние лимфоидных органов лабораторных крыс при длительном поступлении соединения кремния с питьевой водой: Дис. ... канд. мед. наук. Чебоксары, 2014. 164 с.
9. Дьячкова И. М., Сергеева В. Е., Сапожников С. П. Исследование популяции тучных клеток тимуса при длительном воздействии соединений кремния и кальция // Вестник Чувашского государственного педагогического университета им И. Я. Яковлева. 2010. № 4 (68). С. 50–55.
10. Дьячкова И. М. Структурно-функциональное состояние тимуса лабораторных крыс, употребляющих питьевую воду с добавлением соединений кальция и кремния: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Чебоксары, 2011. 19 с.

11. Енин А. М., Резников К. М., Сущенко А. В., Бездуюнук А. Д. Применение жидкостей с различным окислительно-восстановительным потенциалом при патологии твердых тканей зубов // Научные ведомости БелГУ. Сер.: Медицина. Фармакология. 2014. № 11 (182). Вып. 26/1. С. 213–215.
12. Кнаппвост А. Мифы и достоверные факты о роли фтора в профилактике кариеса. Глубокое фторирование // Стоматология для всех. 2001. № 3. С. 38–42.
13. Ковальчук В. К., Маслов Д. В. Гигиенические проблемы химического состава питьевой воды систем водоснабжения Приморского края // Оригинальные исследования. 2006. № 3. С. 60–63.
14. Здоровье человека и прогресс медицины // Литературная газета. 1974. 1 мая. С. 12.
15. Маляричков А. Д. Кремень и человечество, или Кремень вновь обретает славу. М.: АНК ИТМО им. А. В. Лыкова, 1998. 352 с.
16. Минералы и горные породы СССР / Т. Б. Здорик, В. В. Матиас, И. Н. Тимофеев, Л. Г. Фельдман; Под ред. А. И. Гинзбурга. М.: Мысль, 1970. 439 с.
17. Мухина Д. Ю., Колесниченко П. Д. Влияние ионизированной воды на параметры изолированного сердца крысы в модели ишемии – реперфузии // Здоровье и образование в XXI веке. 2016. Т. 18. № 1. С. 312–315.
18. Патифизиология / Под ред. П. Ф. Литвицкого. Изд. 4-е. М.: Геотар-Медиа, 2009. 469 с.
19. Прибылова В. Н., Решетов И. К. Состояние здоровья населения и его связь с качеством питьевой воды // Водні ресурси. Проблеми раціонального використання, охорони та відтворення. 2010. № 16. С. 76–78.
20. Пронова А. Д. Роль народной медицины в сохранении здоровья современного человека на примере Ульяновского Поволжья // Вестник Чувашского университета. 2007. № 3. С. 53–59.
21. Резников К. М., Колесниченко П. Д., Коваленко И. В. Биологические и фармакологические эффекты ионизированных жидкостей с различным окислительно-восстановительным потенциалом // Европейский союз ученых. 2016. № 30-1. С. 62–68.
22. Рылова Н. В. Влияние минерального состава питьевой воды на здоровье детей // Гигиена и санитария. 2005. № 1. С. 45–46.
23. Савицкий Ю. В., Коссовая О. Л., Евдокимова И. О., Вевель Я. А. Опорный разрез нижнего карбона р. Мсты: Путеводитель экскурсии 21–24 сентября 2012 г. III Всероссийского совещания «Верхний палеозой России: региональная стратификация, палеонтология, геобиособытия». СПб., 2012. 55 с.
24. Справочник для профессионалов / Авт.-сост. Е. А. Хохрякова, Я. Е. Резник; Под ред. Е. С. Беликова. М.: Издат. Дом «Аква-Терм», 2007. 238 с.
25. Фролов В. Т. Литология. Кн. 1. М.: Изд-во МГУ, 1992. 336 с.
26. Фирсова И. В., Македонова Ю. А., Камалетдинова Р. С., Кобелев Е. В. Влияние газированных и алкогольных напитков на зубы // Журнал научных статей «Здоровье и образование в XXI веке». 2014. Т. 16. № 2. С. 12–14.
27. Янчук Е. В., Крашенина Г. И. Гигиеническая характеристика минерального состава воды подземных источников на территории Новосибирской области // Сетевое издание «Медицина и образование в Сибири». 2014. № 3. С. 1–8.
28. Грищенко С. В. Екологічні детермінанти хвороб системи кровообігу серед населення кокризисного регіону // Проблеми екології та охорони здоров'я. 2010. № 5. С. 110–115.

Vapirov V. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Feoktistov V. M., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Vapirova N. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Venskovich A. A., Russian Railways (Petrozavodsk, Russian Federation)

PHYSICAL AND CHEMICAL JUSTIFICATION OF THE POSSIBILITY TO DEVELOP MEDICINE ON THE BASIS OF FLINTS' WATER INFUSIONS (PRELIMINARY DATA)

Physical and chemical characteristics of water infusions of flints are measured and analyzed: pH, the oxidation-reduction potential, the specific electric conductivity, and the content of silicon in the solution. The pH in solutions of water infusions of flints stays within the range of the values of this parameter approved by the normative documents for waters of drinking purposes. The values of oxidation-reduction potentials of water infusions of flints are positive and make from > 300 to < 500 mV, which shouldn't cause any change in the oxidation-reduction potentials of the internal environment of an organism, and curative properties of these infusions can't be connected with the Eh parameter. The content of water-soluble mineral connections and of the easily acquired orthosilicon acid in flints is very insignificant; water infusions of flints can't change the osmotic pressure of biological liquids and be considered as essential sources of silicon for a human body.

Key words: traditional medicine, flint, silicon water

REFERENCES

1. Agadzhanian N. A., Tel' L. Z., Thirkin V. I., Chesnokov S. A. *Fiziologiya cheloveka* [Human physiology]. St. Petersburg, SOTIS Publ., 1998. 527 p.
2. Ayler R. *Khimiya kremnezema* [Silicon dioxide chemistry]. Moscow, Mir Publ., 1982. 1127 p.
3. Bezdenyuk A. D., Selyavin S. S., Trofimova T. G. Change of oxidation-reduction potential of liquid environments of an organism [Izmenenie oksislitel'no-vosstanovitel'nogo potentsiala zhidkikh sred organizma]. *Zdorov'e i obrazovanie v XXI veke*. 2012. Vol. 14. P. 205–206.
4. Borovskiy E. V. *Biologiya polosti rta* [Oral cavity biology]. Moscow, Meditsina Publ., 1994. 304 p.
5. Borzunova E. A. Assessment of influence of quality of drinking water on the health of the population [Otsenka vliyaniya kachestva pit'evoy vody na zdorov'e naseleniya]. *Gigiena i sanitariya*. 2007. № 3. P. 32–34.
6. Butvilovskiy A. V. Chemical bases of demineralization and remineralization of enamel of teeth [Khimicheskie osnovy demineralizatsii i remineralizatsii emali zubov]. *Vestnik Vitebskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta*. 2011. Vol. 10. № 1. P. 138–144.
7. Deep fluoration [Gлубокое fторировanie] / A. Knappvost. *Stomatologiya dlya vsekh*. 2001. № 3. P. 38–42.

8. Gordova V. S. *Strukturno-funktsional'noe sostoyanie limfoidnykh organov laboratornykh kryss pri dlitel'nom postuplenii soedineniya kremniya s pit'evoy vodoj: Dis. ... kand. med. nauk* [Structurally functional condition of lymphoid bodies of laboratory rats at long receipt of compound of silicon with drinking water: Kan. Sci. Medic.]. Cheboksary, 2014. 164 p.
9. D'yachkova I. M., Sergeeva V. E., Sapoghnikov S. P. Research of population of corpulent cages of timus under the long impact of compounds of silicon and calcium [Issledovanie populyatsii tuchnykh kletok timusa pri dlitel'nom vozdeystvii soedineniy kremniya i kal'tsiya]. *Vestnik Chuvashskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. I. Ya. Yakovleva*. 2010. № 4 (68). P. 50–55.
10. D'yachkova I. M. *Strukturno-funktsional'noe sostoyanie timusa laboratornykh kryss, upotrebyayushchikh pit'evuyu vodu s dobavleniem soedineniy kal'tsiya i kremniya: Dis. ...kand. boil. nauk* [Structurally functional condition of timus of laboratory rats using drinking water with addition of compounds of calcium and silicon: Abstract of the thesis of the Kand. Sci. Biol.]. Cheboksary, 2011. 19 p.
11. Enin A. M., Reznikov K. M., Sushchenko A. V., Bezdyunyuk A. D. The use of liquids with various oxidation-reduction potential under pathology of solid tissues of teeth [Primenenie zhidkostey s razlichnym okislitel'no-vosstanovitel'nym potentsialom pri patologii tverdykh tkaney zubov]. *Nauchnye vedomosti BelGU. Seriya: Meditsina. Farmakologiya*. 2014. № 11 (182). Issue 26/1. P. 213–215.
12. Knappvost A. Myths and established facts on the role of fluorine in prophylaxis of caries. Deep fluorination [Mify i dostovernye fakty o roli flora v profilaktike kariesa. Glubokoe fluorirovanie]. *Stomatologiya dlya vsekh*. 2001. № 3. P. 38–42.
13. Koval'chuk V. K., Maslov D. V. Hygienic problems of the chemical composition of drinking water of the systems of Primorsky Krai water supply [Gigienicheskie problemy khimicheskogo sostava pit'evoy vody sistem vodosnabzheniya Primorskogo kraya]. *Original'nye issledovaniya*. 2006. № 3. P. 60–63.
14. Human health and medical progress [Zdorov'e cheloveka i progress meditsiny]. *Literaturnaya gazeta*. 1974. 1 May. P. 12.
15. Malyarchikov A. D. *Kremen' i chelovechestvo, ili Kremen' vnov' obretaet slavu* [Flint and mankind or flint finds glory again]. Moscow, ANK ITMO im. A. V. Lykova Publ., 1998. 352 p.
16. *Mineraly i gornye porody SSSR* [Minerals and rocks of the USSR] / T. B. Zdorik, V. V. Matias, I. N. Timofeev, L. G. Fel'dman; Ed. by A. I. Ginzburga. Moscow, Mysl' Publ., 1970. 439 p.
17. Muhina D. Yu., Kolesnichenko P. D. The influence of ionized water on parameters of the isolated heart of a rat in ischemia model – a reperfuzya [Vliyanie ionizirovannoy vody na parametry izolirovannogo serdtsa krysy v modeli ishemii – reperfuzii]. *Zdorov'e i obrazovanie v XXI veke*. 2016. Vol. 18. № 1. P. 312–315.
18. *Patofiziologiya* [Patophysiology]. Ed. by P. F. Litvitskogo. Moscow, Geotar-Media Publ., 2009. 469 p.
19. Pribylova V. N., Reshetov I. K. The state of health of the population and its communication with quality of drinking water [Sostoyanie zdorov'ya naseleniya i ego svyaz' s kachestvom pit'evoy vody]. *Vodni resursy. Problemy ratsional'no vykorystannya, oхoroni ta vidtvorennya*. 2010. № 16. P. 76–78.
20. Prozova A. D. The role of traditional medicine in preservation of health of the modern person on the example of the Ulyanovsk Volga region [Rol' narodnoy meditsiny v sokhranenii zdorov'ya sovremennogo cheloveka na primere Ul'yanovskogo Povolzh'ya]. *Vestnik Chuvashskogo universiteta*. 2007. № 3. P. 53–59.
21. Reznikov K. M., Kolesnichenko P. D., Kovalenko I. V. Biological and pharmacological effects of ionized liquids with various oxidation-reduction potential [Biologicheskie i farmakologicheskie efekty ionizirovannykh zhidkostey s razlichnym okislitel'no-vosstanovitel'nym potentsialom]. *Evropeyskiy soyuz uchenykh*. 2016. № 30-1. P. 62–68.
22. Rylova N. V. The influence of mineral composition of drinking water on the health of children [Vliyanie mineral'nogo sostava pit'evoy vody na zdorov'e detey]. *Gigiena i sanitariya*. 2005. № 1. P. 45–46.
23. Savitskiy Yu. V. *Opornyy razrez nizhnego karbona r. Msta* [Basic section of the lower carbon fabrics of the Msta River]. St. Petersburg, 2012. 55 p.
24. *Spravochnik dlya professionalov* [The reference book for professionals]. Ed. by E. S. Belikova. Moscow, Akva-Term Publ., 2007. 238 p.
25. Frolov V. T. *Litologiya. Kn. I* [Lithology]. Moscow, MGU Publ., 1992. 336 p.
26. Firsova I. V., Makedonova Yu. A., Kamaletdinova R. S., Kobeleev E. V. Influence of the aerated and alcoholic beverages on teeth [Vliyanie gazirovannykh i alkogol'nykh napitkov na zuby]. *Zhurnal nauchnykh statey "Zdorov'e i obrazovanie v XXI veke"*. 2014. Vol. 16. № 2. P. 12–14.
27. Yanchuk E. V., Krashenina G. I. The hygienic characteristic of mineral composition of water of underground sources in the territory of the Novosibirsk region [Gigienicheskaya kharakteristika mineral'nogo sostava vody podzemnykh istochnikov na territorii Novosibirskoy oblasti]. *Setevoe izdanie "Meditsina i obrazovanie v Sibiri"*. 2014. № 3. P. 1–8.
28. Грищенко С. В. Екологічні детермінанти хвороб системи кровообігу серед населення кокризисного регіону // Проблеми екології та охорони здоров'я. 2010. № 5. С. 110–115.

Поступила в редакцию 15.05.2017

АНАТОЛИЙ АЛЕКСЕЕВИЧ ИВАНОВ

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник группы экологии и физиологии фототрофных организмов, Институт фундаментальных проблем биологии РАН (Пущино, Российская Федерация)
demfarm@mail.ru

ФОТОСИНТЕЗ И АЗОТНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ В ЛИСТЬЯХ ПШЕНИЦЫ ПРИ НИЗКОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ CO_2 В АТМОСФЕРЕ

Целью данного исследования было изучение изменений параметров фотосинтеза, активности ферментов метаболизма азота и содержания пролина у растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.) после их инкубации при низкой концентрации CO_2 в герметичной камере в течение 10 дней. Снижение концентрации CO_2 в атмосфере сопровождалось изменением ряда фотосинтетических параметров при использовании CO_2 в качестве акцептора электронов в фотосистеме I. Наблюдалось уменьшение скорости газообмена на плато световой кривой, величины светового компенсационного пункта и интенсивности света при насыщении световой кривой. При использовании NO_2^- в качестве акцептора электронов фотосинтетические параметры при анализе световых кривых выделения O_2 менялись незначительно как в условиях естественной, так и низкой концентрации CO_2 . При дефиците CO_2 возрастало значение NO_2^- как акцептора фотосинтетических электронов, что могло привести к изменению C/N-баланса в сторону усиления азотного метаболизма в клетках растений. Об этом также свидетельствовало увеличение активности глутаминсинтетазы, ключевого фермента данного пути. Увеличение активности ферментов азотного метаболизма при дефиците углеродных скелетов могло привести к избытку азотистых соединений и необходимости вывода их из сферы метаболических реакций. В результате наблюдалось накопление пролина в качестве условно запасного вещества, предельная концентрация которого тем не менее зависела от активности пролиндегидрогеназы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., концентрация CO_2 , фотосинтез, ферменты азотного обмена, пролин, альтернативные акцепторы электронов

ВВЕДЕНИЕ

Воздействие различного рода стрессовых факторов приводит к ряду негативных изменений внутри растения, результатом которых может быть нарушение физиологических и биохимических процессов. Реакция растений в неблагоприятных условиях во многом связана с работой механизмов, компенсирующих отрицательные последствия действия абиотических факторов. Так, при ряде стрессов наблюдается закрытие устьиц с целью предотвращения обезвоживания организма. Однако с уменьшением устьичной проводимости снижается также и доступность углекислоты, основного субстрата для биосинтетических реакций в хлоропластах. Результатом этого является уменьшение видимого фотосинтеза листьев и ингибирование роста растений, зависящего, главным образом, от скорости синтеза углеродных скелетов в процессе фотосинтетической фиксации углекислоты. Однако, несмотря на снижение концентрации CO_2 в межклетниках листьев, активность фотосинтетического аппарата, определяемая по выделению кислорода, остается на достаточно высоком уровне [10].

Наряду со снижением скорости ряда метаболических процессов при водно-солевом стрессе, в растениях активируются специфические био-

химические механизмы, одним из которых является накопление пролина как осмотически активного вещества, поддерживающего водный баланс клеток. Накопление больших количеств пролина, особенно в условиях дефицита углеродных соединений, возникающего вследствие уменьшения фиксации углекислоты при стрессе, означает изменение C/N-баланса в растении в сторону накопления азотистых веществ. Основным источником азота для растения являются нитраты. Цикл азота включает в себя как поглощение нитрата из почвы, так и гидролиз соединений запасного азота, а также реассимиляцию аммиака, выделяемого в процессе фотодыхания. Нитраты, поглощаемые из почвы с помощью NO_3^- -транспортеров, восстанавливаются до аммония в последовательных реакциях с помощью нитратредуктазы в цитозоле и нитритредуктазы в хлоропластах. Аммоний преобразуется сначала до глутамина с помощью глутаминсинтетазы (ГС), а затем до глутамата посредством глутаматсинтетазы (ГОГАТ) [21], [31].

Комбинированное действие ГС и ГОГАТ – это основной путь для ассимиляции аммиака. Аминокислоты, нуклеиновые кислоты и практически все соединения азота синтезируются из глутамина и глутамата. С другой стороны, аммоний может непосредственно включаться в глутамат

в реакции аминирования с участием глутамат-дегидрогеназы (НАДН-ГлДГ), особенно при высоких концентрациях NH_4^+ , но ее функция является предметом дебатов [31]. Поскольку ГлДГ обратимо дезаминирует глутамат (НАД-ГлДГ), физиологическая роль этого фермента в естественных условиях может состоять в получении 2-оксоглутата и восстановительных эквивалентов для использования их в других метаболических процессах [21].

Координация C и N обмена веществ, обеспечивающая их оптимальное функционирование, играет ключевую роль в жизни растений. C-метаболизм обеспечивает доступную энергию (АТФ) и C-скелеты для восстановления NO_3^- и последующего синтеза аминокислот. В то же время N-метаболизм конкурирует с C-метаболизмом за НАДН и НАДФ, а также некоторые промежуточные продукты, полученные на стадии фотореакции, особенно при ограничении CO_2 -ассимиляции [23]. Кроме того, повышенное содержание углеводов может увеличивать активность ферментов, связанных с N-метаболизмом, способствуя NH_4^+ -ассимиляции [30]. Таким образом, существует множество точек взаимного контроля между C- и N-метаболизмами, в том числе на уровне экспрессии генов и активности ферментов [5].

Процессы ассимиляции CO_2 и NO_2^- взаимодействуют на уровне фотосинтетического транспорта электронов. Контрольной точкой для их взаимной регуляции является ферредоксин, входящий в редуцирующий сайт ФСII [6]. При линейном транспорте электронов от H_2O до НАДФ, перенос 4 электронов (2 НАДФ) вместе с 12 H^+ поддерживает синтез 3 АТФ. Этого достаточно для ассимиляции одной молекулы CO_2 в цикле Кальвина – Бенсона. Синтез дополнительного количества АТФ для вторичного метаболизма может происходить путем переноса электронов на акцепторы, отличные от CO_2 , с включением метаболических путей с меньшим потреблением АТФ в расчете на электрон [6]. В качестве альтернативного акцептора электронов может выступать NO_2^- , фотовосстановление которого приводит к производству дополнительного АТФ при сокращении поглощения CO_2 [18].

К сожалению, практически отсутствуют исследования, посвященные изучению метаболизма растений в условиях дефицита углекислоты как основного источника углерода, необходимого для роста растений. Поэтому целью данной работы являлось определение активностей фотосинтетического аппарата и ключевых ферментов азотного метаболизма, а также накопления пролина в листьях пшеницы в условиях пониженного содержания CO_2 в окружающей среде, что может служить одним из подходов для выяснения механизмов регулирования C/N-баланса в клетках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семена пшеницы (*Triticum aestivum* L.) проращивали в 0,5 л сосудах, содержащих в качестве субстрата речной песок. Растения выращивали в контролируемых условиях под белыми люминесцентными лампами при 12 ч фотопериоде, температуре 24/20 °C (день/ночь), относительной влажности воздуха 60–80 %, освещенности 400 мкмоль фотонов $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Проводили ежедневный полив питательным раствором Хьюитта [9] до полной влагоемкости субстрата. Питательный раствор содержал сверхоптимальное количество N, чтобы исключить возможное изменение активности фотосинтеза, связанное с N-лимитированием.

Часть сосудов с 10-дневными проростками пшеницы помещали в герметическую камеру (13,6 л), где в результате естественного поглощения углекислоты растениями концентрация CO_2 в воздухе снижалась до компенсационной точки через 3 суток инкубации ($-\text{CO}_2$), что контролировали с помощью ИК-газоанализатора. Другую часть сосудов оставляли при естественной концентрации углекислоты в качестве контроля ($+\text{CO}_2$). Через 10 суток инкубации камеру открывали и определяли скорость фотосинтеза и активности ферментов у 2-го листа растений в контроле и растущих при пониженной концентрации CO_2 как сразу после открытия камеры, так и в течение последующих 2 дней для выяснения изменения ферментативных активностей после возвращения растений в условия нормальной концентрации CO_2 .

Измерение O_2 -газообмена проводили с помощью полярографа в 5 мл термостатированной ячейке со стандартным платиновым электродом Кларка при интенсивности света 1200 мкЕ $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ и температуре 28 °C в 50 мМ К-фосфатном буфере (pH 7,5) [4]. Перед началом измерений в буферный раствор ячейки добавляли избыточное количество бикарбоната натрия (10 мМ NaHCO_3), достаточное для насыщения фотосинтеза источником углерода. При необходимости вместо NaHCO_3 в ячейку добавляли 10 мМ KNO_3 в качестве альтернативных акцепторов электронов. Фотосинтетическое выделение O_2 вычисляли с учетом темнового дыхания после 15 мин инкубации образцов в темноте.

Получение экстрактов ферментов для определения нитратредуктазы (НР) проводили согласно Абд-эль-Баки и др. [1]; для нитритредуктазы (НиР), глутаминсинтетазы (ГС) и НАД-зависимой глутаматдегидрогеназы (НАД-ГлДГ) – Робредо и др. [21]; для пролиндегидрогеназы (ПДГ) – Ли и др. [15].

Для определения активностей ферментов использовали методы: Абд-эль-Баки и др. – для НР [1]; Фри и др. – для НиР [7]; Лакуэста и др. – для ГС по оптической плотности γ -глутамилгидроксамат- Fe^{3+} -комплекса (γ -ГГМ)

[14]; Турано и др. – для НАД-ГлДГ [28]; Ли и др. – для ПДГ [15].

Определение количества свободного пролина проводили по методу Бейтс и др. [2].

Опыты проводили в 3 биологических повторностях. Результаты представлены в виде средних значений и их стандартных отклонений 3 независимых измерений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При нормальной концентрации CO_2 основной поток поглощенной энергии света направлен на восстановление соединений углерода, несмотря на равное распределение потоков электронов и ферментатические способности к фотовосстановлению NO_2^- и CO_2 [6]. Соответственно и скорость CO_2 -ассимиляции заметно превышает скорость фотовосстановления NO_2^- (рис. 1А). Доминирование восстановления CO_2 объясняется тем, что при отсутствии дефицита доступных субстратов для фотоассимиляции каждой молекулы NO_2^- в глутарат требуется 8 электронов по сравнению с 4 электронами для ассимиляции CO_2 [20].

После инкубации растений при низкой концентрации CO_2 резко снижалась скорость ассимиляции CO_2 (рис. 1Б). Однако скорость светозависимого восстановления NO_2^- оставалась неизменной. Следовательно, при замедлении процессов углеродного метаболизма успешно продолжает функционировать путь утилизации электронов из фотосинтетической электрон-

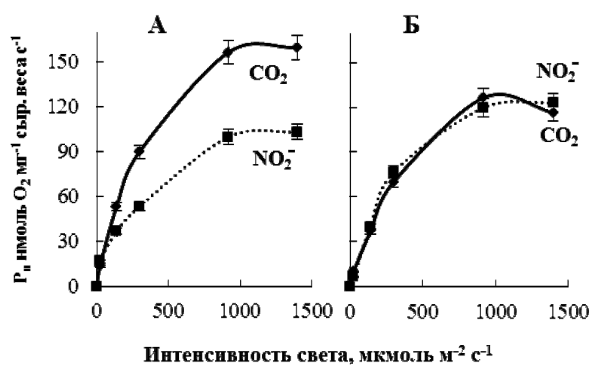


Рис. 1. Световые кривые O_2 -газообмена листьев пшеницы после инкубации растений в условиях нормальной (А) и низкой (Б) концентрации углекислоты в атмосфере при использовании CO_2 и NO_2^- в качестве акцепторов электронов из фотосинтетической электрон-транспортной цепи

транспортной цепи, направленный на первичную ассимиляцию азота. Эти данные подтверждаются тем, что активность нитритредуктазы (Нир) мало менялась после инкубации растений при низкой концентрации CO_2 (рис. 2Б). Кратковременное увеличение активности фермента на второй день после открытия камеры инкубации может быть связано с интенсификацией углеродного метаболизма при повышении внутриклеточной концентрации CO_2 . Однако в дальнейшем активность фермента возвращалась к первоначальному уровню, скорее всего, благодаря работе механизмов, поддерживающих постоянство C/N-баланса.

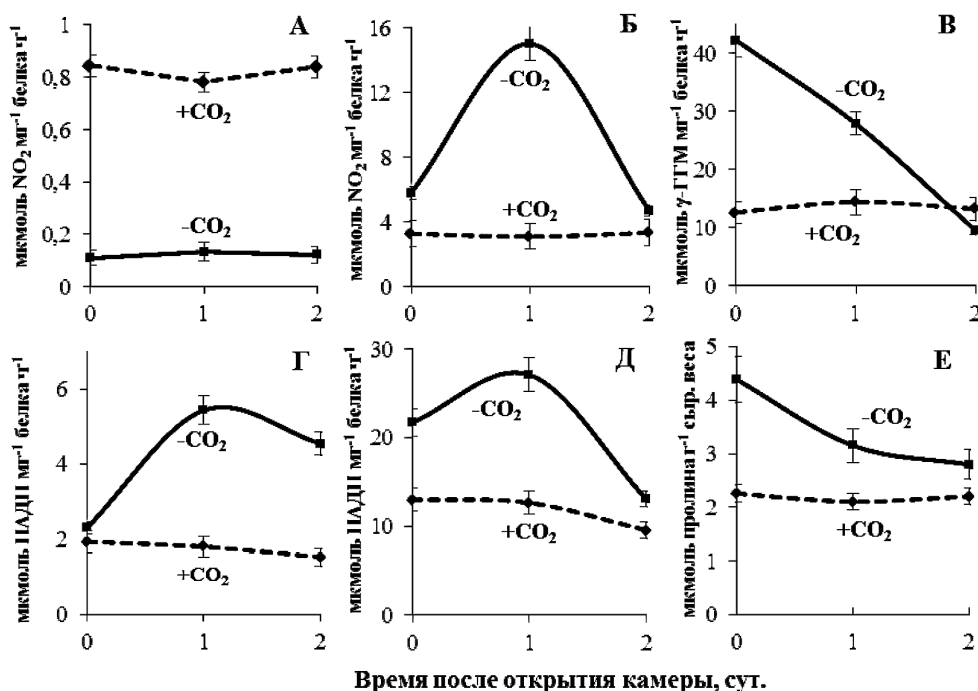


Рис. 2. Активности основных ферментов азотного метаболизма и содержание пролина в листьях пшеницы в нормальных условиях ($+\text{CO}_2$) и после инкубации растений при низкой концентрации CO_2 ($-\text{CO}_2$), сразу после открытия камеры (0 сут.) и в течение последующих 2 дней. А – активность НДГ, Б – Нир, В – ГС, Г – НАД-ГлДГ, Д – ПДГ, Е – содержание пролина

Таким образом, в условиях дефицита CO_2 избыточная энергия света, поглощаемая хлорофиллом, частично может быть рассеяна в виде тепла, но также может быть перенаправлена для восстановления NO_2^- , выступающего в качестве альтернативного акцептора электронов [6]. С одной стороны, это позволяет утилизировать избыточную энергию поглощаемого солнечного света, с другой стороны, таким образом может осуществляться регулирование C/N-метаболического баланса.

Способность использовать энергию света для восстановления NO_2^- осуществляется в ферредоксинзависимой НР-реакции с образованием NH_3 . В этой реакции в качестве редокс-фактора используется восстановленный ферредоксин, интегрированный в электрон-транспортную цепь ФС I. Поскольку как NO_2^- , так и CO_2 конкурируют за один и тот же пул восстановителя с аналогичными свойствами [6], ферредоксин формирует узловые точки азотного и углеродного метаболизма, распределяя фотосинтетически сгенерированные электроны в различные метаболические процессы.

Реакция растений на дефицит CO_2 сопровождается изменением активности основных ферментов азотного метаболизма (см. рис. 2). После инкубации растений при концентрации CO_2 , близкой к углекислотному компенсационному пункту, наблюдалось снижение активности нитратредуктазы (НР) в листьях (рис. 2А). Ранее было показано [12], что освещение листьев в атмосфере без CO_2 приводит к ингибированию НР-активности, которая вновь увеличивается при добавлении CO_2 . Время для 50 % изменения активности фермента составляло 30 мин. Это подразумевает наличие механизма быстрой инактивации/активации НР в листьях и тесной взаимосвязи фермента с фотосинтетическими процессами. Однако, согласно нашим данным, после длительной инкубации растений в условиях дефицита CO_2 для восстановления активности НР до исходного уровня требуется время, по крайней мере, большее, чем 3 суток от момента открытия камеры.

Ингибирование активности НР может происходить на разных уровнях регулирования. Прежде всего, это регулирование экспрессии генов фермента, индуцируемое как светом, так и сахарами [11]. С другой стороны, активность фермента может снижаться под влиянием активных форм кислорода или в результате работы специфических протеаз, а также при совместном действии этих двух факторов, усиливающих действие друг друга [13]. В нашем случае, учитывая длительный период восстановления активности фермента, скорее всего, имеет место ингибирование экспрессии фермента в условиях недостатка углеводов, наблюдаемого при дефиците CO_2 .

В наших экспериментах активность глутаминсинтетазы сильно возрастала при дефиците CO_2 в сравнении с контрольными растениями, но затем постепенно снижалась до уровня контроля в атмосфере с нормальной концентрацией CO_2 (рис. 2В).

ГС занимает центральное место на пути как первичной ассимиляции азота, так и реассимиляции NH_4^+ , производимого при фотодыхании, и является началом пути синтеза различных N-содержащих соединений, например аминокислот. Активность ГС зависит от окружающей среды и метаболического статуса тканей растения, которые могут колебаться в течение дня [26]. При физиологической концентрации CO_2 Рубиско катализирует две реакции, в которых CO_2 и O_2 конкурируют за один активный сайт фермента с образованием 3-фосфоглицерата и фосфогликолата соответственно. При дефиците CO_2 возрастает значение оксигеназной функции фермента, то есть усиливается процесс фотодыхания, в результате которого образуется избыточное количество аммиака со скоростью, на порядок более высокой, чем при восстановлении NO_3^- в освещенных листьях. Для поддержания азотного баланса листа необходима рефиксация генерируемого при фотодыхании NH_3 , в противном случае концентрация NH_3 может увеличиваться до токсичных уровней [19]. NH_3 , образующийся в процессе фотодыхания в митохондриях клеток листа, рефиксируется в хлоропластах при помощи ГС/ГОГАТ-системы, но не глутаматдегидрогеназы [19], [29]. При этом потребление дополнительной энергии, необходимой для NH_3 -рециркуляции в фотодыхании, относительно мало влияет на стехиометрию АТФ/НАДФН и скорость электрон-транспортной цепи [19]. Поскольку хлоропластная ГС является основным сайтом реассимиляции NH_3 [29], усиление ее активности при дефиците CO_2 в условиях нашего эксперимента кажется вполне оправданным (см. рис. 2В).

Наряду с указанными выше ферментами ключевую роль в поддержании баланса углерода и азота играет также глутаматдегидрогеназа, осуществляющая дезаминирование аминокислот. В клетке растений формируется ГлДГ-шунт для возвращения углерода аминокислот обратно в реакции углеродного обмена и цикл трикарбоновых кислот. При этом значение ГлДГ-шунта возрастает, когда растение лимитировано по углероду. Существуют убедительные доказательства того, что функционирование ГлДГ не направлено в сторону ассимиляции NH_3 [16]. Более вероятно, что ГлДГ является стресс-реактивным белком, который может отражать альтернативный ГС/ГОГАТ-системе путь ассимиляции аммиака в условиях внутриклеточной гипераммониемии [25].

После инкубации растений в условиях дефицита CO_2 в наших экспериментах не наблюдалось изменения активности НАД-ГлДГ (рис. 2Г)

и, следовательно, не происходило усиления дезаминирования глутамата, который в данном случае мог бы использоваться для синтеза, например, пролина, концентрация которого увеличивалась (рис. 2Е). Напротив, активность НАД-ГлДГ увеличивалась только в условиях нормальной концентрации CO_2 после открытия камеры. В данном случае, скорее всего, усиливался распад основного субстрата для синтеза пролина – глутамата, как поступающего от ГС/ГОГАТ, так и возвращаемого в хлоропласты из пролин/ Δ^1 -пирролин-5-карбоксилатного цикла (пролин/П5К цикл) [3]. Данный процесс совпал с наблюдаемым нами уменьшением концентрации пролина в листьях в течение нескольких суток после открытия камеры (см. рис. 2Г).

В наших экспериментах в условиях дефицита CO_2 действительно наблюдалось увеличение концентрации пролина в листьях (см. рис. 2Г). При этом следует особо подчеркнуть, что величина накопления пролина не зависела от времени инкубации растений при пониженной CO_2 (7, 10 или 14 суток, данные не показаны). Следовательно, в данном случае следует говорить не об аккумуляции пролина, а о поддержании пула его концентрации. Данное утверждение подкрепляется наблюдаемым увеличением активности пролин-дегидрогеназы (рис. 2Д).

В растениях метаболизм пролина основан на существовании пролин/П5К-цикла, функционирование и значение которого подробно описаны в статье Миллер и др. [17]. Накопление пролина зависит как от активации его биосинтеза, так и торможения деградации [3]. Биосинтез пролина происходит в цитозоле клеток растений, однако в стрессовых условиях его синтез возможен и в хлоропластах [27]. При осмотическом стрессе пролин синтезируется главным образом из глутамата. На этом пути бифункциональная П5К-синтетаза восстанавливает глутамат до глутамила-5-семиальдегида, который спонтанно превращается в П5К. П5К восстанавливается до пролина при помощи П5К-редуктазы. Деградация пролина происходит в митохондриях в результате последовательных реакций ПДГ и П5К-дегидрогеназы. Ключевыми точками, лимитирующими скорость биосинтеза и деградации пролина, являются активности П5К-синтетазы и ПДГ соответственно [3].

Синтез пролина и его использование в качестве конечного акцептора электронов фотосинтетической электрон-транспортной цепи может снизить использование O_2 вместо НАД(Ф) в качестве акцептора электронов при фотосинтезе и, таким образом, снизить производство активных форм кислорода и обеспечить некоторую защиту от фотоингибирования при неблагоприятных условиях [8].

Метаболизм пролина напрямую связан с НАД(Ф)Н/НАД(Ф) окислительно-восстанови-

тельным балансом, а сам пролин может выполнять функцию редокс-переносчика [3], [23]. Поэтому увеличение синтеза пролина при стрессе может быть частью механизма, поддерживающего редокс-потенциал клетки на уровне, приемлемом для метаболизма [8]. Закрытие устьиц во время осмотического стресса ограничивает поглощение углерода, что впоследствии приводит к снижению потребления НАДФН в цикле Кальвина. Использование НАД(Ф)Н для синтеза пролина во время стресса, возможно, увеличивает соотношение НАД(Ф)/НАД(Ф)Н в клетке. Поскольку показано, что в условиях стресса пролин может быть синтезирован из глутамата в хлоропластах [27], регулирование НАД(Ф)/НАД(Ф)Н-отношения может образовать связь между биосинтезом пролина и восстановлением НАД(Ф) с участием двух дегидрогеназоокислительного пентозо-фосфатного пути (ОПФП), контролирующего преобразование глюкозо-6-фосфата в рибулозо-5-фосфат. В этом случае генерация CO_2 , образующегося при синтезе рибулозо-5-фосфата, может позволить продолжить процесс восстановления углерода в условиях дефицита экзогенного CO_2 , а НАД(Ф)Н может использоваться в биосинтезе пролина, предотвращая фотоингибирование и производство избытка активных форм кислорода в хлоропласте [3], [24].

С другой стороны, в нефотосинтетических пластидах окисление глюкозо-6-фосфата через ОПФП обеспечивает электроны для НиР и ферредоксин-ГОГАТ. В этом случае ферредоксин:НАДФ⁺-оксидоредуктаза (ФНР) опосредует восстановление ферредоксина посредством НАДФН, поступающего от ОПФП. Таким образом, ферредоксин и ФНР играют центральную роль при распределении редокс-эквивалентов в обоих типах пластид. Поскольку ФНР является изопротеином, переносящим электроны от НАДФН на нефотосинтетический тип ферредоксина, редокс-эквивалент поставляется на восстановление нитрата, по крайней мере, частично через ОПФП даже в фотосинтетических органах [22].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, углеродный и азотный метаболизмы тесно взаимосвязаны. При дефиците CO_2 активация азотного метаболизма может привести к дисбалансу системы, для предотвращения которого в первую очередь ингибируется НР с целью уменьшения количества субстрата для светозависимой метаболизации NO_2^- . Утилизация уже поглощенного NO_3^- происходит по глутаматному пути синтеза пролина, который в данном случае выступает в качестве побочного продукта «отвода» избыточной энергии поглощенных фотонов при фотосинтезе, а также запасания избыточного азота в метаболически относительно нейтральных веществах цикла пролина. То есть

образование пролина при стрессе имеет не целенаправленный характер, а служит средством детоксикации клеток от избытка азота, что согласуется с сообщением о возможности синтеза пролина из глутамата в хлоропластах [27]. В бесстрессовых условиях пролиновый цикл работает на «холостом ходу», но при стрессе цикл разрывается за счет ингибирования пролиндегидрогеназы. В результате наблюдается накопление

пролина. При этом меняются также назначение и функции данной аминокислоты. Эти функции зависят от баланса пространственного и временного регулирования синтеза и катаболизма пролина, связывания или освобождения восстановителя и энергии в нужном месте и времени для удовлетворения потребностей растения, что не подчиняется теории «чем больше, тем лучше» при накоплении пролина [24].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Abd-El Baki G. K., Siefert F., Man H. M., Weiner H., Kaldenhoff R., Kaiser W. M. Nitrate reductase in *Zea mays* L. under salinity // *Plant Cell Environ.* 2000. Vol. 23. P. 515–521.
2. Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water stress studies // *Plant Soil.* 1973. Vol. 39. № 1. P. 205–207.
3. Ben Rejeb K., Abdelly C., Savaury A. How reactive oxygen species and proline face stress together // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 80. P. 278–284.
4. Bil'K. Y., Fomina I. R., Tsenova E. N. Effects of nitrogen nutrition on photosynthetic enzyme activities, type of photosynthates and photosystem 2 activity in maize leaves // *Photosynthetica.* 1985. Vol. 19. № 2. P. 216–220.
5. Comichau F. M., Forchhammer K., Stülke J. Regulatory links between carbon and nitrogen metabolism // *Curr. Opin. Microbiol.* 2006. Vol. 9. № 2. P. 167–172.
6. Eichelmann H., Oja V., Peterson R. B., Laisk A. The rate of nitrite reduction in leaves as indicated by O₂ and CO₂ exchange during photosynthesis // *J. Exp. Bot.* 2011. Vol. 62. № 6. P. 2205–2215.
7. Fry I. V., Cammack R., Hucklesby D. P., Hewitt E. J. Kinetics of leaf nitrite reductase with Methyl Viologen and ferredoxin under controlled redox conditions // *Biochem. J.* 1982. Vol. 205. P. 235–238.
8. Hare P. D., Cress W. A., Van Staden J. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress // *Plant Cell Environ.* 1998. Vol. 21. P. 535–553.
9. Hewitt E. J. Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. 2nd ed. London: Commonwealth Agricultural Bureau, 1966. 547 p.
10. Ivanov A. A. Response of wheat seedlings to combined effect of drought and salinity // *Stress Responses in Plants. Mechanisms of Toxicity and Tolerance.* Springer International Publishing, 2015. P. 159–199.
11. Jonassen E. M., Sandmark B. A. A., Lillo C. Unique status of NIA2 in nitrate assimilation: NIA2 expression is promoted by HY5/HYH and inhibited by PIF4 // *Plant Signal Behav.* 2009. Vol. 4. P. 1084–1086.
12. Kaiser W. M., Förster J. Low CO₂ prevents nitrate reduction in leaves // *Plant Physiol.* 1989. Vol. 91. P. 970–974.
13. Kenis J. D., Rouby M. B., Edelman M. O., Silvente S. T. Inhibition of nitrate reductase by water stress and oxygen in detached oat leaves: A possible mechanism of action // *J. Plant Physiol.* 1994. Vol. 144. P. 735–739.
14. Lacuesta M., González-Moro B., González-Murua C., Muñoz-Rueda A. Temporal study of the effect of phosphinothricin on the activity of glutamine synthetase, glutamate dehydrogenase and nitrate reductase in *Medicago sativa* L. // *J. Plant Physiol.* 1990. Vol. 136. P. 410–414.
15. Li X., Yang Y., Jia L., Chen H., Wei X. Zinc-induced oxidative damage, antioxidant enzyme response and proline metabolism in roots and leaves of wheat plants // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 2013. Vol. 89. P. 150–157.
16. Magalhaes J. R., Ju G. C., Rich P. J., Rhodes D. Kinetics of Nitrogen-15-labeled ammonium ion assimilation in *Zea mays*. Preliminary studies with a glutamate dehydrogenase GDH1 null mutant // *Plant Physiol.* 1990. Vol. 94. P. 647–656.
17. Miller G., Honig A., Stein H., Suzuki N., Mittler R., Zilberstein A. Unraveling Δ¹-pyrroline-5-carboxylate-proline cycle in plants by uncoupled expression of proline oxidation enzymes // *J. Biol. Chem.* 2009. Vol. 284. P. 26482–26492.
18. Noctor G., Foyer C. H. A re-evaluation of the ATP: NADPH budget during C3 photosynthesis: a contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity? // *J. Exp. Bot.* 1998. Vol. 49. P. 1895–1908.
19. Osmond C. B. Photorespiration and photoinhibition. Some implications for the energetics of photosynthesis // *Biochim. Biophys. Acta.* 1981. Vol. 639. P. 77–98.
20. Robinson J. M. Carbon dioxide and nitrite photoassimilatory processes do not intercompete for reducing equivalents in spinach and soybean leaf chloroplasts // *Plant Physiol.* 1986. Vol. 80. P. 676–684.
21. Robredo A., Pérez-López U., Miranda-Apodaca J., Lacuesta M., Mena-Petite A., Muñoz-Rueda A. Elevated CO₂ reduces the drought effect on nitrogen metabolism in barley plants during drought and subsequent recovery // *Environ. Exp. Bot.* 2011. Vol. 71. P. 399–408.
22. Sakakibara H. Differential response of genes for ferredoxin and ferredoxin: NADP⁺ oxidoreductase to nitrate and light in maize leaves // *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 160. P. 65–70.
23. Sánchez-Rodríguez E., Rubio-Wilhelmi M. M., Rios J. J., Blasco B., Rosales M. A., Melgarejo R., Romero L., Ruiz J. M. Ammonia production and assimilation: its importance as a tolerance mechanism during moderate water deficit in tomato plants // *J. Plant Physiol.* 2011. Vol. 168. P. 816–823.
24. Sharma S., Villamor J. G., Verslues P. E. Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential // *Plant Physiol.* 2011. Vol. 157. P. 292–304.
25. Skopelitis D. S., Paranychianakis N. V., Paschalidis K. A., Pliakonis E. D., Delis I. D., Yakoumakis D. I., Kouvarakis A., Papadakis A. K., Stephanou E. G., Roubelakis-Angelakis K. A. Abiotic stress generates ROS that signal expression of anionic glutamate dehydrogenases to form glutamate for proline synthesis in tobacco and grapevine // *The Plant Cell.* 2006. Vol. 18. P. 2767–2781.
26. Stitt M., Müller C., Matt P., Gibon Y., Carillo P., Morcuende R., Scheible W.-R., Krapp A. Steps towards an integrated view of nitrogen metabolism // *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53. P. 959–970.
27. Székely G., Abrahám E., Cséplő A., Rigó G., Zsigmond L., Csiszár J., Ayaydin F., Strizhov N., Jásik J., Schmelzer E., Koncz C., Szabados L. Duplicated P5CS genes of *Arabidopsis* play distinct roles in stress regulation and developmental control of proline biosynthesis // *Plant J.* 2008. Vol. 53. P. 11–28.

28. Turano F. J., Dashner R., Upadhyaya A., Caldwell C. R. Purification of mitochondrial glutamate dehydrogenase from dark-grown soybean seedlings // *Plant Physiol.* 1996. Vol. 112. P. 1357–1364.
29. Wallsgrave R. M., Keys A. J., Eea P. J., Miecein B. J. Photosynthesis, photorespiration and nitrogen metabolism // *Plant Cell Environ.* 1983. Vol. 6. № 4. P. 301–309.
30. Zhang Y. H., Zhang G., Liu L. Y., Zhao K., Wu L. S., Hu C. X., Di H. J. The role of calcium in regulating alginate-derived oligosaccharides in nitrogen metabolism of *Brassica campestris* L. var. Tsen et Lee // *J. Plant Growth. Regul.* 2011. Vol. 64. № 2. P. 193–202.
31. Ziegler C., Feraud M., Jouglet T., Viret L., Spampinato A., Paganelli V., Hammouda M. B., Suzuki A. Regulation of promoter activity of ferredoxin-dependent glutamate synthase // *Plant Physiol. Biochem.* 2003. Vol. 41. P. 649–655.

Ivanov A. A., Institute of Fundamental Problems of Biology, RAN (Pushchino, Russian Federation)

PHOTOSYNTHESIS AND NITROGEN METABOLISM IN LEAVES OF WHEAT AT LOW ATMOSPHERIC CO₂ CONCENTRATION

The purpose of this research was to study changes in photosynthesis parameters, activity of nitrogen metabolism enzymes and proline content after incubating wheat plants at a low concentration of CO₂ in a sealed chamber for 10 days. Decrease of the CO₂ concentration in the atmosphere was accompanied by a change in a number of photosynthetic parameters when using CO₂ as an electron acceptor in the photosystem I. There was a decrease in the gas exchange rate on the plateau of the light curve, the magnitude of the light compensation point, and the intensity of light when the light curve saturates. On the contrary, when NO₂⁻ as an electron acceptor was used, the photosynthetic parameters in the analysis of light curves of the O₂ emission varied insignificantly both under natural CO₂ concentration conditions and in the case of its deficiency. Consequently, with a CO₂ deficit, the significance of NO₂⁻ as an acceptor of photosynthetic electrons increased, which could lead to a change in the C/N balance in the direction of enhancing nitrogen metabolism in plant cells. This was also indicated by the increase in the activity of glutamine synthetase, the key enzyme of this pathway. The increase in the activity of nitrogen metabolism enzymes at the deficit of carbon skeletons could lead to an excess of nitrogenous compounds and the need to withdraw them from the sphere of metabolic reactions. As a result, accumulation of proline as a conditionally reserve substance was observed, the limiting concentration of which, however, depended on the proline dehydrogenase activity.

Key words: photosynthesis, nitrogen metabolism, alternative electron acceptors, glutamine synthetase, proline

REFERENCES

1. Abd-El Baki G. K., Siefert F., Man H. M., Weiner H., Kaldenhoff R., Kaiser W. M. Nitrate reductase in *Zea mays* L. under salinity // *Plant Cell Environ.* 2000. Vol. 23. P. 515–521.
2. Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water stress studies // *Plant Soil.* 1973. Vol. 39. № 1. P. 205–207.
3. Ben Rejeb K., Abdelly C., Saviour A. How reactive oxygen species and proline face stress together // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 80. P. 278–284.
4. Bil' K. Y., Fomina I. R., Tsenova E. N. Effects of nitrogen nutrition on photosynthetic enzyme activities, type of photosynthates and photosystem 2 activity in maize leaves // *Photosynthetica.* 1985. Vol. 19. № 2. P. 216–220.
5. Commichau F. M., Forchhammer K., Stülke J. Regulatory links between carbon and nitrogen metabolism // *Curr. Opin. Microbiol.* 2006. Vol. 9. № 2. P. 167–172.
6. Eichelmann H., Oja V., Peterson R. B., Laisk A. The rate of nitrite reduction in leaves as indicated by O₂ and CO₂ exchange during photosynthesis // *J. Exp. Bot.* 2011. Vol. 62. № 6. P. 2205–2215.
7. Fry I. V., Cammack R., Hucklesby D. P., Hewitt E. J. Kinetics of leaf nitrite reductase with Methyl Viologen and ferredoxin under controlled redox conditions // *Biochem. J.* 1982. Vol. 205. P. 235–238.
8. Hare P. D., Cress W. A., Van Staden J. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress // *Plant Cell Environ.* 1998. Vol. 21. P. 535–553.
9. Hewitt E. J. Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. 2nd ed. London: Commonwealth Agricultural Bureau, 1966. 547 p.
10. Ivanov A. A. Response of wheat seedlings to combined effect of drought and salinity // *Stress Responses in Plants. Mechanisms of Toxicity and Tolerance.* Springer International Publishing, 2015. P. 159–199.
11. Jonassen E. M., Sandmark B. A. A., Lillo C. Unique status of NIA2 in nitrate assimilation: NIA2 expression is promoted by HY5/HYH and inhibited by PIF4 // *Plant Signal Behav.* 2009. Vol. 4. P. 1084–1086.
12. Kaiser W. M., Förster J. Low CO₂ prevents nitrate reduction in leaves // *Plant Physiol.* 1989. Vol. 91. P. 970–974.
13. Kenis J. D., Rouby M. B., Edelman M. O., Silvente S. T. Inhibition of nitrate reductase by water stress and oxygen in detached oat leaves: A possible mechanism of action // *J. Plant Physiol.* 1994. Vol. 144. P. 735–739.
14. Lacuesta M., González-Moro B., González-Murua C., Muñoz-Rueda A. Temporal study of the effect of phosphinothricin on the activity of glutamine synthetase, glutamate dehydrogenase and nitrate reductase in *Medicago sativa* L. // *J. Plant Physiol.* 1990. Vol. 136. P. 410–414.
15. Li X., Yang Y., Jia L., Chen H., Wei X. Zinc-induced oxidative damage, antioxidant enzyme response and proline metabolism in roots and leaves of wheat plants // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 2013. Vol. 89. P. 150–157.
16. Magalhaes J. R., Ju G. C., Rich P. J., Rhodes D. Kinetics of Nitrogen-15-labeled ammonium ion assimilation in *Zea mays*. Preliminary studies with a glutamate dehydrogenase GDH1 null mutant // *Plant Physiol.* 1990. Vol. 94. P. 647–656.
17. Miller G., Honig A., Stein H., Suzuki N., Mittler R., Zilberstein A. Unraveling Δ¹-pyrroline-5-carboxylate-proline cycle in plants by uncoupled expression of proline oxidation enzymes // *J. Biol. Chem.* 2009. Vol. 284. P. 26482–26492.

18. Noctor G., Foyer C. H. A re-evaluation of the ATP: NADPH budget during C3 photosynthesis: a contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity? // J. Exp. Bot. 1998. Vol. 49. P. 1895–1908.
19. Osmond C. B. Photorespiration and photoinhibition. Some implications for the energetics of photosynthesis // Biochim. Biophys. Acta. 1981. Vol. 639. P. 77–98.
20. Robinson J. M. Carbon dioxide and nitrite photoassimilatory processes do not intercompete for reducing equivalents in spinach and soybean leaf chloroplasts // Plant Physiol. 1986. Vol. 80. P. 676–684.
21. Robredo A., Píñez-López U., Miranda-Apodaca J., Lacuesta M., Mena-Petite A., Mucóz-Rueda A. Elevated CO₂ reduces the drought effect on nitrogen metabolism in barley plants during drought and subsequent recovery // Environ. Exp. Bot. 2011. Vol. 71. P. 399–408.
22. Sakakibara H. Differential response of genes for ferredoxin and ferredoxin: NADP⁺ oxidoreductase to nitrate and light in maize leaves // J. Plant Physiol. 2003. Vol. 160. P. 65–70.
23. Sánchez-Rodríguez E., Rubio-Wilhelmi M. M., Rios J. J., Blasco B., Rosales M. A., Melgarejo R., Romero L., Ruiz J. M. Ammonia production and assimilation: its importance as a tolerance mechanism during moderate water deficit in tomato plants // J. Plant Physiol. 2011. Vol. 168. P. 816–823.
24. Sharma S., Villamor J. G., Verslues P. E. Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential // Plant Physiol. 2011. Vol. 157. P. 292–304.
25. Skopelitis D. S., Paranychianakis N. V., Paschalidis K. A., Pliakonis E. D., Delis I. D., Yakoumakis D. I., Kouvarakis A., Papadakis A. K., Stephanou E. G., Roubelakis-Angelakis K. A. Abiotic stress generates ROS that signal expression of anionic glutamate dehydrogenases to form glutamate for proline synthesis in tobacco and grapevine // The Plant Cell. 2006. Vol. 18. P. 2767–2781.
26. Stitt M., Müller C., Matt P., Gibon Y., Carillo P., Morcuende R., Scheible W.-R., Krapp A. Steps towards an integrated view of nitrogen metabolism // J. Exp. Bot. 2002. Vol. 53. P. 959–970.
27. Székely G., Abrahám E., Cséplő A., Rigó G., Zsigmond L., Csiszár J., Ayaydin F., Strizhov N., Jásik J., Schmelzer E., Koncz C., Szabados L. Duplicated P5CS genes of Arabidopsis play distinct roles in stress regulation and developmental control of proline biosynthesis // Plant J. 2008. Vol. 53. P. 11–28.
28. Turano F. J., Dashner R., Upadhyaya A., Caldwell C. R. Purification of mitochondrial glutamate dehydrogenase from dark-grown soybean seedlings // Plant Physiol. 1996. Vol. 112. P. 1357–1364.
29. Wallsgrove R. M., Keys A. J., Eea P. J., Miecein B. J. Photosynthesis, photorespiration and nitrogen metabolism // Plant Cell Environ. 1983. Vol. 6. № 4. P. 301–309.
30. Zhang Y. H., Zhang G., Liu L. Y., Zhao K., Wu L. S., Hu C. X., Di H. J. The role of calcium in regulating alginate-derived oligosaccharides in nitrogen metabolism of *Brassica campestris* L. var. Tsen et Lee // J. Plant Growth. Regul. 2011. Vol. 64. № 2. P. 193–202.
31. Ziegler C., Feraud M., Jougllet T., Viret L., Spampinato A., Paganelli V., Hammouda M. B., Suzuki A. Regulation of promoter activity of ferredoxin-dependent glutamate synthase // Plant Physiol. Biochem. 2003. Vol. 41. P. 649–655.

Поступила в редакцию 13.04.2017

CONTENTS

GENERAL BIOLOGY

Nefedova Z. A., Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Nemova N. N.

CONTENT OF LIPID COMPONENTS IN JUVENILES OF *SALMO TRUTTA* L. FROM THE ORZEGA RIVER (ONEGA LAKE BASIN)
I. DYNAMICS OF FATTY ACIDS DURING THE PROCESS OF GROWTH AND DEVELOPMENT IN JUVENILES OF BROWN TROUT (AT THE AGE OF 1+, 2+, 3+) 7

Vasilevskaya N. V., Morozova D. A.

DYNAMICS OF FLORAL ORGANOGENESIS OF *SYRINGA JOSIKAEA* JACQ. AT THE TIME OF INTRODUCTION IN CONDITIONS OF THE ARCTIC MURMANSK CLIMATE 14

Danilova T. A., Pasynkova E. N., Arkhipov M. V.,
Sinititsyna S. M., Tyukalov Yu. A.

SCIENTIFIC SUPPORT TO IMPROVE FERTILITY OF THE NORTH-WESTERN LANDS OF RUSSIA. 22

Evstratova L. P., Sinkevich O. V., Evstratov I. V.

EXPANSION AND IDENTIFICATION OF THE POTATO CYST-FORMING NEMATODE IN AGRO-LANDSCAPES OF THE REPUBLIC OF KARELIA 29

Ilmast N. V., Kuchko Ya. A., Kuchko T. Yu.,
Belyaev D. S., Milyanchuk N. P.

MONITORING OF THE GIMOLY LAKE ECOSYSTEM, REPUBLIC OF KARELIA. 34

Evstratov I. V., Evstratova L. P., Nicolaeva E. V.

WAYS TO IMPROVE KARELIAN SORT-POPULATION *PHLEUM PRATENSE* L. OLONETSKAYA LOCAL 39

Lyabzina S. N., Lavrukova O. S., Prikhod'ko A. N.,
Popov V. L.,

GUIDANCE ON THE CORPSE'S FAUNA COLLECTION ON THE SCENE OF CRIME ... 44

Moseev D. S., Sergienko L. A.

FLORA OF THE ISLANDS OF FRANZ-JOSEPH ARCHIPELAGO AND OF THE NORTHERN PART OF NOVAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO (ANNOTATED SPECIES LIST). 48

Simakova V. S., Domracheva L. I.,
Fokina A. I.

A STUDY OF THE SYNTHETIC SURFACE ACTIVE SUBSTANCES' EFFECT ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF THE SOIL CYANOBACTERIUM *NOSTOC PALUDOSUM*. 65

Slukovskaya M. V., Novichonok E. V.,
Kremenetskaya I. P., Mosendz I. A.,
Drogobuzhskaya S. V., Markovskaya E. F.

APPLICATION OF *FESTUCA RUBRA* L. IN PHYTOREMEDIATION: COMPLEX EVALUATION OF THE TECHNOGENIC SOIL EFFECT ON THE PLANT 70

Chukina N. V., Lukina N. V., Borisova G. G.,
Yarina U. S.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL FEATURES OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS IN PYROLACEAE FAMILY PLANTS FROM TECHNOGENIC HABITATS 81

Pashkov A. N., Reshetnikov S. I.

A CASE OF CATCHING *VIMBA VIMBA* (LINNAEUS, 1758) (PISCES: CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) IN THE BLACK SEA COASTAL ZONE NEAR THE COASTS OF CAUCASUS 90

Yurkevich M. G.

THE CARBON CYCLE IN NATURAL AND ANTHROPOGENICALLY CHANGED ECOSYSTEMS OF TAIGA 95

PHYSICO-CHEMICAL BIOLOGY

Vapirov V. V., Feoktistov V. M., Vapirova N. V.,
Venskovich A. A.

PHYSICAL AND CHEMICAL JUSTIFICATION OF THE POSSIBILITY TO DEVELOP MEDICINE ON THE BASIS OF FLINTS' WATER INFUSIONS (PRELIMINARY DATA). 101

Ivanov A. A.

PHOTOSYNTHESIS AND NITROGEN METABOLISM IN LEAVES OF WHEAT AT LOW ATMOSPHERIC CO₂ CONCENTRATION 110