

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2022 15 (4)

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

2022 15(4)

Журнал Сибирского федерального университета Биология

Journal of Siberian Federal University Biology

Издание индексируется Scopus (Elsevier), «Russian Science Citation Index» и «Zoological Record» на платформе «Web of Science» (Clarivate Analytics), Российским индексом научного цитирования (НЭБ), представлено в международных и российских информационных базах: Ulrich's periodicals directory, ProQuest, EBSCO (США), Google Scholar, Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI), DOAJ, КиберЛенинка.

Включено в список Высшей аттестационной комиссии «Рецензируемые научные издания, входящие в международные реферативные базы данных и системы цитирования».

**Журнал Сибирского федерального университета. Биология.
Journal of Siberian Federal University. Biology.**

Учредитель: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский федеральный университет» (СФУ)

Главный редактор: *Е.С.Кравчук*. Редактор *И.А.Вейсиг*. Корректор *С.В.Хазаржан*.
Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 4. 30.12.2022. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

Адрес редакции и издательства: 660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 79, оф. 32-03.

Отпечатано в типографии Издательства БИК СФУ
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82а.

*Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС 77-28725 от 29.06.2007 г.,
выданное Федеральной службой по надзору в сфере массовых коммуникаций,
связи и охраны культурного наследия.*

<http://journal.sfu-kras.ru>

Подписано в печать 24.12.2022. Формат 84x108/16. Усл. печ. л. 10,2.

Уч.-изд. л. 9,7. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 15836.

Возрастная маркировка в соответствии с Федеральным законом № 436-ФЗ: 16+

CHIEF EDITOR

Michail Gladyshev, Corresponding Member of RAS, Professor, Institute of Biophysics SB RAS, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia.

SCIENCE EDITOR

Elena Kravchuk, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

EDITORIAL BOARD

- Sergey Bartsev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Andrey Degermendzhy, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Nikolay Gaevsky, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Viktor Glupov, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia
- Malcolm Hughes, University of Arizona, Tucson, USA
- Mikhail Karpinsky, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia
- Valentina Kratasyuk, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- John Lee, University of Georgia, Athens, USA
- Elena Muratova, Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Vitaliy Semenchenko, Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
- Nadezhda Sushchik, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Sabu Thomas, Mahatma Gandhi University, Kottayam, India
- Aristidis Tsatsakis, University of Crete, Heraklion, Greece
- Eugene Vaganov, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Tatiana Volova, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Egor Zadereev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

CONTENTS

Pavel P. Silkin, Alexander V. Kirilyanov, Paul J. Krusic, Mikhail V. Ekimov, Valentin V. Barinov, Ulf Büntgen A New Approach to Measuring Tree-Ring Density Parameters	441
Andrey A. Grigoriev, Denis V. Tishin, Nelli A. Chizhikova and Irina V. Zhuravleva Growth Characteristics of Annual Rings of <i>Juniperus sibirica</i> Burgsd. in the Highlands of the Southern Urals.....	456
Svetlana M. Kayugina, Dmitry I. Eremin Physicochemical Properties of Gray Forest Soils on the Eastern Outskirts of the Trans-Ural Plateau	471
Pavel Yu. Andrushchenko, Ivan V. Zuev, Nadezhda I. Kislytsina, Nikita O. Yablokov Summer Time Distribution of Sedentary and Migratory Individuals of the Baikal Grayling <i>Thymallus baicalensis</i> in the Tributaries of the Thermally Altered Section of the Yenisei River.....	491
Irina A. Demina, Svetlana P. Shulepina, Alexandr V. Ageev and Nadezhda N. Sushchik Characterization of Zoobenthos and Export of Biomass and Polyunsaturated Fatty Acids due to Emergence of Midges (Diptera, Chironomidae) from Three Saline Lakes of South Siberia.....	507
Vjacheslav V. Lidvanov, Vladimir V. Shnar, Tamara G. Korolkova Mesozooplankton of the Coastal Waters of Senegal and Guinea-Bissau.....	529
Elena Yu. Babaeva, Ifrat N. Zilfikarov, Valentina A. Sagaradze, Olga A. Semkina, Janna V. Dayronas Determining the Amount of Phenylpropanoids in Belowground Organs of Purple Coneflower (<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench., Asteraceae)	552

СОДЕРЖАНИЕ

П. П. Силкин, А. В. Кирдянов, П. Дж. Крусик, М. В. Екимов, В. В. Баринов, У. Бюнтген Новый метод измерения денситометрических параметров годичных колец древесных растений.....	441
А. А. Григорьев, Д. В. Тишин, Н. А. Чижикова, И. В. Журавлева Особенности роста годичных колец <i>Juniperus sibirica</i> Burgsd. в высокогорьях Южного Урала.....	456
С. М. Каюгина, Д. И. Ерёмин Физико-химические свойства серых лесных почв восточной окраины Зауральского Плато.....	471
П. Ю. Андрущенко, И. В. Зуев, Н. И. Кислицина, Н. О. Яблоков Распределение оседлых и мигрирующих особей байкальского хариуса <i>Thymallus baicalensis</i> в притоках термически измененного участка реки Енисей в летний период.....	491
И. А. Демина, С. П. Шулепина, А. В. Агеев, Н. Н. Суцник Характеристика зообентоса и экспорта биомассы и полиненасыщенных жирных кислот при вылете хирономид (Diptera, Chironomidae) из трех соленых озер Южной Сибири.....	507
В. В. Лидванов, В. Н. Шнар, Т. Г. Королькова Мезозoopланктон прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау.....	529
Е. Ю. Бабаева, И. Н. Зилфикаров, В. А. Сагарадзе, О. А. Семкина, Ж. В. Дайронас Определение суммы фенилпропаноидов в подземных органах эхинацеи пурпурной (<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench., Asteraceae).....	552

DOI 10.17516/1997-1389-0397

EDN JVDWMC

УДК 630*561.24:57.087

A New Approach to Measuring Tree-Ring Density Parameters

Pavel P. Silkin^{*a}, **Alexander V. Kirilyanov**^{b, c},
Paul J. Krusic^d, **Mikhail V. Ekimov**^e,
Valentin V. Barinov^c, **Ulf Büntgen**^d

*^aBranch of the Institute of Natural and Technical Systems in Sochi
Sochi, Russian Federation*

*^bSukachev Institute of Forest SB RAS
FRC “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^cSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^dUniversity of Cambridge
Cambridge, United Kingdom*

*^eSochi State University
Sochi, Russian Federation*

Received 30.06.2022, received in revised form 15.08.2022, accepted 05.09.2022, published online 24.10.2022

Abstract. Tree rings are the most reliable high-resolution proxy archive for past climate and environmental changes, and X-ray densitometry is an important tool, which significantly expands the possibilities of dendroecology and dendroclimatology. The classic X-ray densitometric laboratory DENDRO 2003 with all its advantages, however, has a number of drawbacks, such as its high price, installation size, requirement of X-ray films and experienced technical staff, etc., which forces one to look for alternatives. The paper presents a new methodological approach to measuring wood density, developing tree-ring density profiles, and constructing tree-ring density chronologies. The proposed method – pixel-contrast densitometry (PiC densitometry) – is based on the pixel contrast in a high-resolution image of tree-ring structures. Initial experimental tests using a specially developed demonstrator showed the strength and functionality of our approach, which produced results comparable to those derived by the traditional

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: ppsilk@rambler.ru

ORCID: 0000-0001-7042-822X (Silkin P.); 0000-0002-6797-4964 (Kirilyanov A.); 0000-0001-5358-9697 (Krusic P.); 0000-0001-8650-7459 (Ekimov M.); 0000-0002-3582-3440 (Barinov V.); 0000-0002-3821-0818 (Büntgen U.)

X-ray DENDRO 2003 technique. This new methodology is capable of replacing traditional DENDRO 2003 applications in a wide range of dendroecological and dendroclimatic studies.

Keywords: PiC densitometry, anatomical densitometry, x-ray densitometry, tree-rings, density profile.

Acknowledgements. The study was supported by Russian Science Foundation (Project No. 18-14-00072-P). Equipment purchased under the projects of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation No. 2020-0010 and No. 2020-0014 was used for sample preparation.

Citation: Silkin P.P., Kirilyanov A. V., Krusic P.J., Ekimov M. V., Barinov V. V., Büntgen U. A new approach to measuring tree-ring density parameters. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2022, 15(4), 441–455. DOI: 10.17516/1997-1389-0397



Новый метод измерения денситометрических параметров годичных колец древесных растений

**П. П. Силкин^а, А. В. Кирдянов^{б, в}, П. Дж. Крустик^г,
М. В. Екимов^а, В. В. Баринов^б, У. Бюнтген^г**

*^аФилиал ФГБНУ «Институт природно-технических систем»
Российская Федерация, Сочи*

*^бИнститут леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск*

*^вСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск*

*^гКембриджский университет
Великобритания, Кембридж*

*^дСочинский государственный университет
Российская Федерация, Сочи*

Аннотация. Древесные кольца являются одними из наиболее достоверных источников информации об условиях окружающей среды и климата в прошлом. Рентгеновская денситометрия как один из важнейших инструментов дендрэкологии и дендроклиматологии существенно расширяет возможности исследований по реконструкции различных природных процессов. Классический рентгеновский денситометрический комплекс DENDRO 2003, обладая общепризнанными достоинствами, тем не менее имеет ряд существенных недостатков, таких как высокая стоимость, громоздкость, использование рентгеновских плёнок и т.д., что вынуждает искать альтернативные пути развития денситометрии годичных колец. В работе представлен новый методический подход к измерению профиля плотности годичных колец деревьев и построению хронологий параметров плотности древесных

колец, основанный на разделении точек изображения клеточной структуры колец по их контрастности, получивший название пиксель-контрастной денситометрии (Pixel Contrast Densitometry, PiC densitometry). Проведена экспериментальная апробация разработанных методов PiC денситометрии при помощи демонстратора, реализованного в виде программного обеспечения, позволяющего выполнять измерения профиля плотности годовых колец и получать хронологии различных его параметров. Сравнительный анализ результатов измерений и функциональных характеристик рентгеновской и PiC денситометрии показал, что денситометрический комплекс, построенный на базе разработанных методов и программного обеспечения PiC денситометрии, позволяет получать результаты, идентичные результатам рентгеновской денситометрии, обладает большей функциональностью, меньшей стоимостью и способен полностью заменить собой рентгеновский денситометрический комплекс DENDRO 2003 в широком спектре дендроэкологических и дендроклиматических исследований.

Ключевые слова: PiC денситометрия, анатомическая денситометрия, рентгеновская денситометрия, годовые кольца, профиль плотности.

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ (проект № 18-14-00072-П). При подготовке образцов использовалось оборудование, приобретенное в рамках проектов Министерства образования и науки РФ № 2020-0010 и № 2020-0014.

Цитирование: Силкин, П. П. Новый метод измерения денситометрических параметров годовых колец древесных растений / П. П. Силкин, А. В. Кирдянов, П. Дж. Крустик, М. В. Екимов, В. В. Баринов, У. Бюнтген // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 441–455. DOI: 10.17516/1997-1389-0397

Введение

За последние шестьдесят лет рентгеновская денситометрия стала фактически стандартом измерений плотности годовых колец деревьев при решении широкого круга задач, связанных с исследованиями структуры древесных колец (Polge, 1978; Schweingruber, 1988, 1996; Björklund et al., 2019). Пошаговое измерение плотности годового кольца вдоль направления его роста позволяет построить его профиль плотности, имеющий ключевое значение в денситометрии. Поскольку ксилема годовых колец формируется под влиянием совокупности всех экологических факторов, действующих на древесное растение в течение вегетационного периода, то профиль плотности годового кольца является интегральной характеристикой клеточной

структуры в каждой точке ксилемы, и хронологии его параметров служат индикаторами изменений условий роста. Так, в изменчивости максимальной плотности поздней древесины у деревьев, произрастающих на северной и верхней границе леса, содержится информация о вариациях температуры летнего периода (например, Briffa et al., 1998, 2004; Ваганов и др., 1999; Vaganov et al., 1999; Kirdyanov et al., 2003, 2007; Knorre et al., 2006; Schneider et al., 2015; Churakova et al., 2020), а минимальная плотность ранней древесины хвойных лесостепной зоны Евразии отражает изменения количества осадков начала сезона роста (Camarero et al., 2014, 2017).

Классическим примером аппаратной реализации подхода с использованием рентгеновской пленки в денситометрии является

комплекс, разработанный швейцарской фирмой Walesch Electronics, включающий лабораторию подготовки образцов древесины, рентгеновскую лабораторию и компьютеризованную установку для измерения плотности годичных колец DENDRO 2003 (Official website of Walesch Electronic). В настоящее время во всём мире эксплуатируется всего 14 таких комплексов (Bjorklund et al., 2019). Дороговизна и громоздкость комплекса, необходимость рентгеновского оборудования, требующего сертификации и отдельного защищённого помещения, использование рентгеновских плёнок, у которых на качество изображения сильно влияет технология проявки и производство которых сворачивается ввиду вытеснения их цифровыми технологиями, громоздкость проекционной оптико-электромеханической системы DENDRO 2003 – все это заставляет исследователей искать альтернативные методы измерения плотности годичных колец.

Критический обзор существующих методов денситометрических исследований, основанных на разных физических принципах, и их технической реализации (Jacquin et al., 2017; Bjorklund et al., 2019) позволяет заключить, что широкому применению того или иного метода препятствуют четыре основные причины, встречающиеся в разных комбинациях для рассмотренных методов. Это, прежде всего, высокая стоимость (вызванная сложностью, уникальностью технического решения), низкое пространственное разрешение, большая трудоёмкость измерения и, наконец, относительность значений измеряемой величины (измеряемая физическая величина связана с плотностью многомерной функциональной или корреляционной связью, на которую влияет ряд трудно поддающихся учёту факторов).

Развитие компьютерных технологий последнего десятилетия создаёт предпосылки для полного исключения при получении

данных по плотности древесных колец как рентгеновских технологий, так и сложных проекционно-измерительных систем, с уклоном в область анализа изображений клеточной структуры годичных колец. Структура ксилемы годичных колец, как голосеменных, так и покрытосеменных, несмотря на кардинальные различия в принципах организации водопроводящих и структурных элементов, тем не менее, с точки зрения принципа распределения вещества клеточных стенок, похожи. Фактически участки с высокой плотностью вещества (клеточная стенка) чередуются с полным его отсутствием в сосудах и проsvетах паренхимных клеток или люменах трахеид. Таким образом, отношение объёмов вещества клеточных стенок и объёмов пустот определяет вариабельность плотности ксилемы годичных колец. Несмотря на то что клеточная стенка растительных клеток гетерогенна как по структуре, так и по химическому составу, с точки зрения измерения средней плотности участка годичного кольца клеточную стенку можно считать гомогенной и имеющей постоянную плотность, приблизительно равную $1,5 \cdot 10^3 \text{ кг/м}^3$ (Kellogg et al., 1975). Таким образом, для измерения плотности участка годичного кольца достаточно найти отношение суммы площадей поперечного сечения клеточных стенок к площади данного участка и умножить её на плотность клеточной стенки. Данный подход к измерению плотности годичных колец является базовым в представленной работе.

Денситометрия, построенная на анализе анатомии годичных колец, кроме очевидных плюсов в виде меньшей стоимости, отсутствия необходимости рентгеновской лаборатории и аппаратуры по проявке рентгеновских плёнок с сопутствующим набором химических реактивов, упрощения пробоподготовки, компактности, имеет дополнительные

плюсы в виде возможности измерения плотности годовых колец с сильно изменённым химическим составом, например, у окаменевшей древесины или рассыпающейся от старости, когда невозможно сделать тонкие спилы образцов. Также классическая рентгеновская денситометрия не позволяет измерить плотность очень узких годовых колец, ширина которых немногим отличается от разрешающей способности рентгеновского денситометра (10 мкм), в отличие от предлагаемого подхода, который имеет разрешающую способность в доли микрометра.

Идея использования клеточной структуры для денситометрических измерений остаётся актуальной не одно десятилетие, и здесь можно выделить два основных направления. Первое – пошаговое измерение интенсивности отражённого света от поверхности образца. Полученный профиль интенсивности будет близок к обратному профилю плотности, так как клеточные стенки поглощают свет и более плотному участку будет соответствовать меньшее альбедо (Спириков, Терсков, 1973; Yanosky, Robinove, 1986; Sheppard et al., 1996; Bjorklund et al., 2019). Этот метод можно было бы назвать идеальным, так как он имеет относительно низкую стоимость, пространственное разрешение на уровне рентгеновского денситометра (зависит от модели планшетного сканера) и, следовательно, высокую скорость измерения, но, к сожалению, даже в пределах одного образца клеточные стенки меняют свой цвет в зависимости от вариаций их химического состава, и при этом трудно обеспечить одинаковое альбедо у клеточных пустот, что в совокупности обесценивает измерение. Кроме того, из-за этого большой проблемой будет калибровка такого денситометра, так как не представляется возможным стандартизировать альбедо люменов и клеточных стенок. Развитие идеи данного метода вылилось в ме-

тод измерения интенсивности отражённого синего цвета (Campbell et al., 2007, 2011; Bjorklund et al., 2019; Kaczka, Wilson, 2021), который стал самостоятельной дисциплиной, косвенно связанной с денситометрией. Второе направление связано с прямым измерением клеточных параметров каждой клетки и вычислением ее плотности или плотности отдельного участка кольца (Park, Telewski, 1993; Silkin, Kirdyanov, 2003; Decoux et al., 2004; Rathgeber et al., 2006; Силкин, 2010; Silkin, Ekimova, 2012; Bjorklund et al., 2017, 2019, 2021), считая плотность клеточной стенки постоянной (Kellogg et al., 1975). Данный подход также имеет относительно низкую стоимость реализации, и он наиболее корректен и точен, но, к сожалению, связан с измерением клеточных параметров у больших массивов клеток и поэтому крайне трудозатратен. Это, а также высокие требования к обработке и хранению больших массивов графической информации не способствовало широкому распространению данного подхода.

В данной статье предлагается третий путь развития анатомической денситометрии, совмещающий положительные стороны первых двух. В нём используются изображения клеточной структуры годовых колец с высоким разрешением, что позволило разделить точки изображения клеточных стенок и пустот, исключив влияние вариаций цвета клеточных стенок и просветов на результаты измерения. Это сняло все проблемы, связанные с калибровкой, с одной стороны, а с другой – позволило на порядки ускорить процедуру измерения из-за отказа от детального измерения и анализа целого набора параметров каждой клетки. В силу того что метод разделения отдельных точек изображения базируется на анализе их контрастности, метод получил название пиксель-контрастной денситометрии (Pixel Contrast Densitometry, PiC densitometry).

Целью данной работы являлась разработка методического подхода измерения профиля плотности годовых колец и построения хронологий денситометрических параметров, основанного на анализе изображения их клеточной структуры без использования рентгеновских технологий. Главным критерием приемлемости разработанных методов было получение достоверных значений основных характеристик профиля плотности годовых колец, сравнимых с данными рентгеновского денситометрического комплекса DENDRO 2003. Экспериментальная апробация результатов проведена с использованием специально разработанного демонстратора (PiC денситометра), реализованного в виде программного обеспечения, позволяющего выполнять измерение профиля плотности годовых колец и получать хронологии его характеристик.

Материал и методы

В основе разработанной концепции измерения профиля плотности годовых колец лежит выражение (1), устанавливающее связь между плотностью выделенного участка годового кольца и его анатомическими характеристиками. Среднюю плотность произвольного участка годового кольца площадью S можно выразить как:

$$\rho = \frac{M}{V} = \frac{\rho_{wall} V_{wall}}{SL} = \frac{\rho_{wall} S_{wall} L}{SL} = \rho_{wall} \frac{S_{wall}}{S}, \quad (1)$$

где ρ – средняя плотность выделенного участка годового кольца, M – масса выделенного участка, V – объём выделенного участка, ρ_{wall} – плотность клеточной стенки, V_{wall} – объём клеточной стенки в выделенном участке кольца, S – площадь поперечного сечения выделенного участка кольца, L – толщина образца, S_{wall} – площадь поперечного сечения клеточной стенки выделенного участка кольца.

Цифровое изображение состоит из набора точек одинаковой площади. Следовательно, если выделенную площадь сузить до ширины одной точки, т.е. выделенной площадью S считать линию, которую можно назвать линией сканирования изображения (рис. 1), то выражение (1) можно упростить:

$$\rho = \rho_{wall} \frac{N_{wall} S_p}{N S_p} = \rho_{wall} \frac{N_{wall}}{N}, \quad (2)$$

где S_p – площадь точки изображения, N_{wall} – количество точек на линии сканирования, принадлежащих клеточной стенке, N – общее количество точек на линии сканирования.

Плотность клеточной стенки ρ_{wall} считается константой для всего образца и определяется особенностями строения слоёв клеточной стенки и их химическим составом. Таким образом, плотность клеточной стенки может несколько варьировать в зависимости от вида древесного растения, т.е. этот параметр является видоспецифичным и должен быть уточнён для каждого вида древесного растения. Нахождение плотности клеточной стенки для каждого вида древесных растений и является, собственно, калибровкой в данном методе денситометрических измерений.

Программная реализация и алгоритм измерения профиля плотности годового кольца имеет много общего с алгоритмом, используемым в рентгеновской денситометрии, и выглядит следующим образом. Оператор накладывает на изображение годовых колец прямоугольник области измерения (ПОИ, рис. 1) необходимого размера и ориентации. Количество прямоугольников и их размеры ограничиваются только размером изображения и доступной для программы оперативной памятью компьютера. Средняя линия ПОИ является линией измерения профиля плотности. Перпендикулярно средней линии располагается линия сканирования изображения

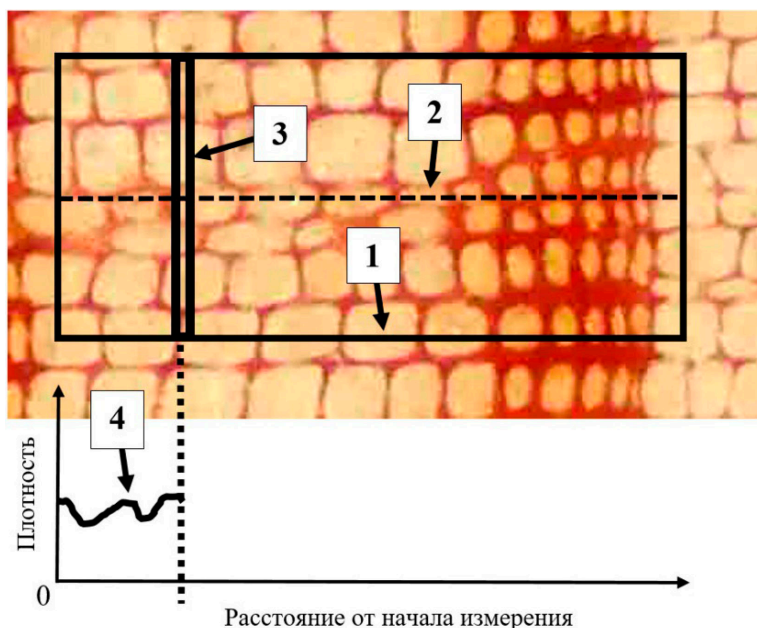


Рис. 1. Принципиальная схема измерения профиля плотности методом PiC денситометрии. 1 – периметр прямоугольной области измерения (ПОИ), 2 – средняя линия ПОИ, 3 – линия сканирования (виртуальный сенсор), 4 – измеренный профиль плотности участка годичного кольца. При измерении, линия сканирования (3) движется вдоль средней линии (2) слева направо, при этом рассчитываются точки профиля плотности (4). Линия сканирования (3) показана в виде щели. В реальности её толщина равна пикселу изображения

Fig. 1. Schematic diagram of density profile measurements by PiC densitometry. 1 – perimeter of the rectangular area of measurement (RAM), 2 – middle line of the RAM, 3 – scanning line (virtual sensor), 4 – density profile of measured tree-ring area. During the measurement, the scanning line (3) moves along the center line (2) from left to right, and the points of the density profile (4) are calculated. Scanning line (3) is shown as a slit. In reality, its thickness is equal to one pixel of the image

(рис. 1), которая играет роль фоточувствительного сенсора, как в денситометре DENDRO 2003, и которую можно назвать виртуальным сенсором. Программа опрашивает каждую точку линии сканирования и строит вдоль неё профиль обратной величины яркости. Таким образом, пики на графике профиля яркости соответствуют клеточной стенке, а минимальные значения – люмену. В качестве пороговой функции, отделяющей точки люмена от точек клеточной стенки на профиле яркости, выступает линейное уравнение, коэффициенты которого рассчитываются методом наименьших квадратов. Точки профиля яркости, оказавшиеся выше пороговой функции, принадлежат клеточной стенке, ниже – люмену. Для визу-

альной оценки корректности распознавания клеточных стенок программное обеспечение обозначает синим цветом (или другим, по выбору) те точки годичного кольца, которые она распознала как принадлежащие к клеточной стенке (рис. 2). После этого рассчитывается отношение количества точек, принадлежащих клеточной стенке к общему количеству точек линии сканирования. Вычисление плотности в точке линии измерения профиля плотности (средней линии прямоугольника) проводится по формуле (2). Данная процедура повторяется для каждой точки линии измерения в пределах текущего прямоугольника, и в результате появляется профиль плотности годичного кольца выделенного участка (рис. 1, 2). Затем

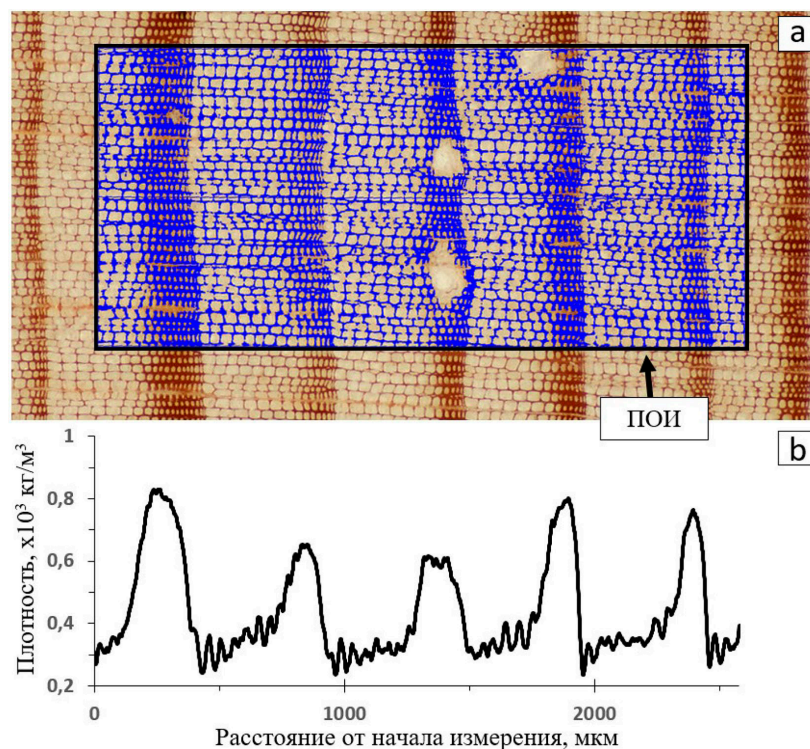


Рис. 2. Примеры измерения профилей плотности методом PiC денситометрии нормально развитых годовичных колец. Ниже изображения нескольких годовичных колец с выделенной областью измерений (a) показаны полученные профили плотности годовичных колец (b). ПОИ – прямоугольник области измерения

Fig. 2. Tree-ring sample image with the rectangular area of measurements by PiC densitometry (a) the measured tree-ring density profiles (b). ПОИ – the rectangular area of measurement

профили плотности выделенных прямоугольниками участков последовательно объединяются в общий профиль плотности образца. Для корректного сравнения с результатами рентгеновской денситометрии построенные профили плотности сглаживаются скользящей средней шириной 10 мкм, которая сравнима с разрешающей способностью оптической системы DENDRO 2003.

В работе использовались образцы древесины сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., произрастающей в условиях прохладного и влажного климата зоны бореальных лесов вблизи северной границы леса на северо-востоке Финляндии (68.9° с.ш., 28.2° в.д., 200 м над уровнем моря). Из дисков стволов были выпилены узкие полоски древесины прямоу-

гольного сечения вдоль радиального направления в стволе, от сердцевины ствола до коры. Поверхность образца в плоскости поперечного сечения трахеид была обработана на шлифовальном станке с использованием наждачной бумаги зернистостью до P1000. В результате была получена поверхность с четко различимыми структурными элементами годовичных колец. Изображение клеточной структуры годовичных колец было получено с помощью автоматизированной системы GIGAmacro Magnify2 Robotic Imaging System (Griffin et al., 2021; Official website of GIGAmacro). Данная система в автоматическом режиме последовательно фотографирует участки годовичного кольца в пределах, указанных оператором. Затем набор изображений компилируется

специализированным программным модулем системы в единое изображение поверхности образца. Разрешающая способность системы может меняться в широких пределах, и в нашем случае размер точки изображения составил 0,92 мкм, что достаточно, чтобы проводить измерение минимальных структурных элементов ксилемы годичных колец, таких как клеточная стенка трахеид.

Для других образцов тех же деревьев сосны обыкновенной были проведены денситометрические измерения, согласно стандартной методике для рентгеновской денситометрии (Schweingruber et al., 1978; Schweingruber, 1988; Briffa et al., 2004), с помощью рентгеновского денситометрического комплекса DENDRO 2003 Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, г. Красноярск.

Программное обеспечение для измерения профиля плотности годичных колец (PiC денситометр) написано на языке Delphi, обладающем развитой библиотекой визуальных компонентов, что существенно ускоряет создание программного обеспечения с дружественным интерфейсом.

Для экспериментальной проверки предложенной концепции денситометрических измерений с помощью разработанного программного обеспечения были проведены измерения профилей плотности для 158 годичных колец. Плотность клеточной стенки, которая выполняет роль калибровочного коэффициента, принималась равной $1,5 \cdot 10^3$ кг/м³. После измерения были рассчитаны средние и экстремальные параметры профиля плотности, такие как минимальная и максимальная плотность, средние плотности ранней и поздней древесины, ширина всего годичного кольца и ширина ранней и поздней древесины, хронологии которых являются конечным результатом денситометрических измерений и используются в дальнейших ден-

дрозкологических и дендроклиматических исследованиях.

Для оценки погрешности метода применялось базовое выражение для абсолютной погрешности косвенного измерения (3):

$$\Delta y = \sqrt{\sum_{i=1}^N \left(\frac{\partial y}{\partial x_i} \Delta x_i \right)^2}. \quad (3)$$

Выражение для оценки абсолютной погрешности измерения профиля плотности было получено с использованием выражений (2) и (3):

$$\Delta \rho = \sqrt{\left(\frac{N_w}{N} \Delta \rho_w \right)^2 + \left(\frac{\rho_w}{N} \Delta N_w \right)^2}, \quad (4)$$

где $\Delta \rho$, $\Delta \rho_w$, ΔN_w – абсолютные погрешности точки профиля плотности годичного кольца, плотности клеточной стенки и количества точек, принадлежащих клеточным стенкам, соответственно; ρ_w – плотность клеточной стенки, N_w – количество точек текущей линии сканирования, принадлежащих клеточной стенке, N – количество точек линии сканирования.

Статистическая обработка данных проводилась с помощью статистического пакета Statistica 10 (StatSoft).

Результаты

Проведённые исследования корректности работы алгоритма распознавания клеточных стенок показали, что алгоритм одинаково хорошо и устойчиво распознаёт клеточные структуры в годичных кольцах любой ширины и плотности (рис. 2), а также артефакты конкретного образца годичных колец, например, смоляные ходы, разрывы, трещины, посторонние микроскопические объекты и т.п., включение которых в область измерения влияет на измерение плотности.

Измеренные профили плотности годовых колец, полученные методом PiC денситометрии, имеют типичную форму для профилей плотности, полученных методом рентгеновской денситометрии (рис. 2, 3). Можно видеть, что профили плотности у нормально развитых годовых колец имеют разделение на зоны ранней и поздней древесины, высокие значения плотности в поздней древесине, минимальные величины в ранней древесине и наличие периодических флуктуаций плотности в ней, обусловленных периодичностью её структуры и радиальным размером трахеид, значительно превышающих ширину окна усреднения 10 мкм (рис. 2, 3). Профили плотности аномально развитых годовых колец также имеют характерную для такого типа колец форму, которую даёт рентгеновская денситометрия, с нечётким делением на зоны кольца, а иногда и его отсутствием, малыми максимальными значениями плотности последних клеток в ряду, соответствующих зоне поздней древесины.

Результаты сравнительного анализа профилей плотности PiC денситометрии с про-

филями плотности рентгеновской денситометрии для одних и тех же годовых колец одного образца (разные радиусы ствола одного дерева) показали практически полную их идентичность (рис. 3). Вместе с тем можно наблюдать и некоторые отличия в значениях плотности на отдельных участках профиля при общем сохранении схожести их форм.

Из равенства профилей плотности, полученных разными методами, следует и равенство их экстремальных и интегральных характеристик. Результаты корреляционного анализа показали высокую значимую линейную связь между ними, за исключением хронологий минимальной плотности. Наибольший коэффициент корреляции Пирсона наблюдался для хронологий ширины годового кольца и ширины ранней древесины ($r=0,93$, $p<0,05$). Несколько ниже, но тоже высокий коэффициент корреляции наблюдался для хронологий ширины поздней древесины ($r=0,87$, $p<0,05$).

Экстремальными характеристиками профиля плотности являются его минимальная и максимальная плотность. Коэф-

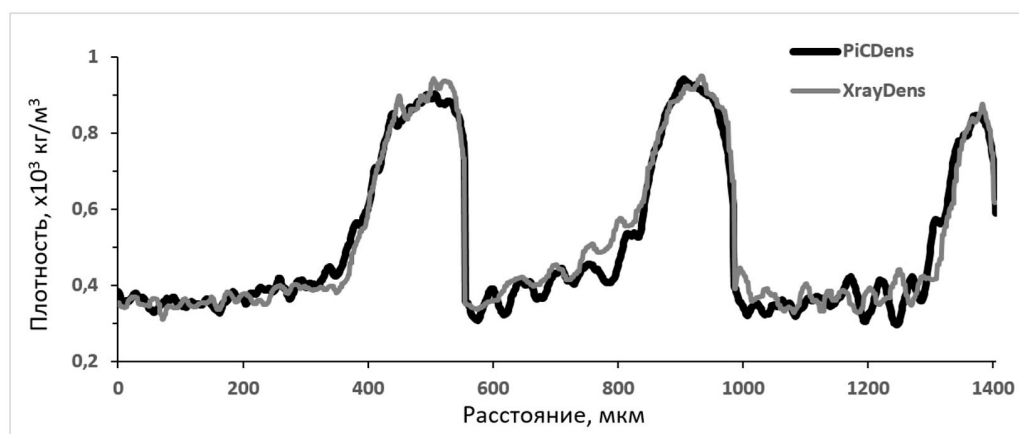


Рис. 3. Профили плотности одних и тех же годовых колец, измеренных на разных радиусах дерева методами PiC денситометрии (PiCDens, толстая линия) и рентгеновской денситометрии (XrayDens, тонкая линия)

Fig. 3. Density profiles of the same growth rings measured along different tree radii by PiC densitometry (PiCDens, black line) and X-ray densitometry (XrayDens, gray line)

коэффициент корреляции для хронологий максимальной плотности высок и равен $r=0,83$, $p<0,05$. Для хронологий минимальной плотности наблюдается слабая незначимая связь ($r=0,18$, $p>0,05$). Для интегральных характеристик профиля плотности, а именно хронологий средней плотности ранней древесины и средней плотности поздней древесины, также можно видеть значимую корреляционную связь, равную $r=0,47$, $p<0,05$ и $r=0,81$, $p<0,05$ соответственно. Среди всех параметров профиля плотности наибольшее практическое значение в задачах дендроклиматологии и дендроэкологии имеет ширина годичного кольца и его максимальная плотность как наиболее чувствительные к изменению факторов внешней среды, поэтому на рис. 4 показаны хронологии этих параметров, полученные обоими методами. Можно видеть высокую синхронность их изменений, определяющую высокие коэффициенты корреляции между ними. Тем не менее необходимо отметить, что в некоторые годы, особенно для хронологий поздней древесины, абсолютные величины параметров заметно

отличаются друг от друга при сохранении синхронности изменений.

Оценка погрешности проводилась отдельно для зон ранней и поздней древесины, так как они имеют разную величину отношения количества точек, принадлежащих клеточным стенкам к общему количеству точек сканирования. В среднем величины этого отношения оказались равны для зон ранней и поздней древесины 0,12 и 0,3 соответственно. Плотность клеточной стенки принималась одинаковой для всех зон кольца и равной $1,5 \cdot 10^3 \text{ кг/м}^3$, а количество точек линии сканирования равной шестистам, что примерно соответствует двадцати рядам трахеид. Абсолютная погрешность плотности клеточной стенки принималась равной $0,15 \cdot 10^3 \text{ кг/м}^3$, что соответствует десятипроцентной относительной погрешности и отражает оценку плотности клеточной стенки разными исследователями. Абсолютная погрешность Δ_{N_w} оценивалась как количество точек, принадлежащих к клеточной стенке, но ошибочно отнесённых к люменам. Для каждой трахеиды количество таких точек принималось

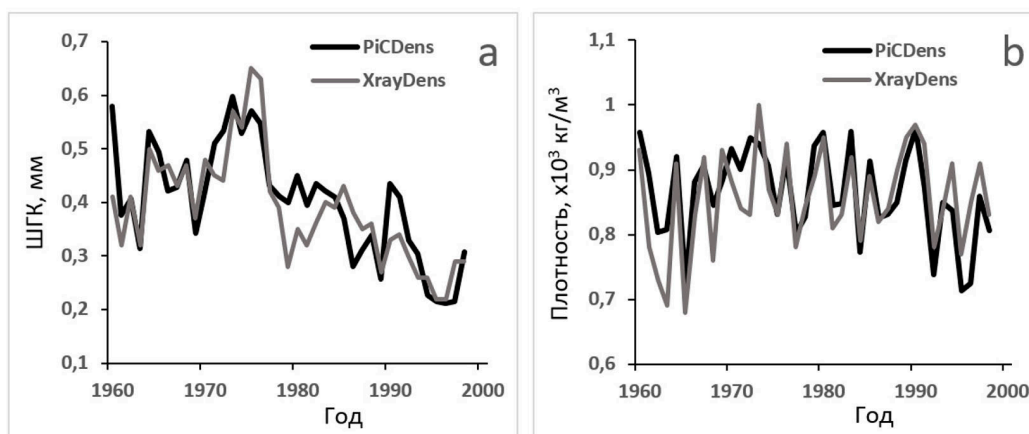


Рис. 4. Хронологии ширины годичных колец (ШГК) (а) и максимальной плотности годичных колец (б), измеренные методами PiC денситометрии (PiCDens) и рентгеновской денситометрии (XrayDens)

Fig. 4. Tree-ring width (TRW) (a) and maximum tree-ring density (b) chronologies measured by PiC densitometry (PiCDens) and X-ray densitometry (XrayDens)

равным единице, поэтому для всей линии сканирования погрешность равна двадцати (двадцать рядов трахеид), для данных измерений с $N=600$ точек. Оценка абсолютной погрешности профиля плотности с помощью выражения (4) дала значения $0,05 \cdot 10^3$ кг/м³ для ранней древесины и $0,07 \cdot 10^3$ кг/м³ для поздней, что составило 13 и 10 % для относительной погрешности измерения в этих зонах соответственно. Таким образом, для оценки относительной погрешности метода следует принять наибольшее из этих значений, а именно 13 %, что сопоставимо с погрешностью рентгеновского денситометрического комплекса DENDRO 2003 (10 %).

Обсуждение результатов

Результаты денситометрических измерений, полученные с помощью разработанных методов и программного обеспечения для PiC денситометрии, оказались в подавляющем большинстве идентичными результатам измерений рентгеновским денситометрическим комплексом, с учётом погрешностей этих методов и их аппаратно-программной реализации, которые в совокупности могут дать разницу измеренных величин до 20 %. Другой причиной некоторых наблюдаемых различий в данных, полученных двумя методами, кроме погрешностей измерения, является то, что измерения были проведены на разных участках ствола одного дерева. Ствол древесного растения в поперечном сечении далёк от идеальной окружности, часто имеет эксцентриситет, как следствие неравномерного роста и развития на разных радиусах, что приводит к различию как в ширине одного и того же годовичного кольца, так и в его структуре, а следовательно, и в денситометрических характеристиках. Например, в работе Силкина П.П. (2010) показано, что наблюдается связь размеров трахеид с шириной годовичного кольца при

его малых размерах, что, безусловно, окажет влияние на профиль плотности. Кроме того, по данным (Силкин, 2010; Silkin, Ekimova, 2012), вариации химического состава клеточных стенок влияют на результаты рентгеновской денситометрии, особенно в зоне ранней древесины, что также может внести различие в форму профилей плотности, полученных методами анатомической и рентгеновской денситометрии.

Из всей совокупности полученных результатов только хронологии минимальной плотности показали отсутствие значимой корреляционной связи, что не может быть полностью объяснено приведёнными выше доводами. Основная причина отсутствия связи в данном случае, кроме указанных выше, заключается в большой амплитуде флуктуаций плотности ранней древесины, измеренной методом PiC денситометрии, в профиле плотности (рис. 3). Эти флуктуации носят случайный характер и обусловлены периодичностью и особенностью клеточной структуры ранней древесины, в которой трахеиды имеют большие радиальные размеры пустот (люмены) и тонкие клеточные стенки. Радиальный размер люменов в разы превышает ширину виртуального сенсора (ширину окна усреднения профиля плотности) PiC денситометра, что и вызывает колебания плотности. Это подтверждает значимая корреляционная связь хронологий средней плотности ранней древесины ($0,47$, $p < 0,05$), так как расчёт средних значений нивелирует флуктуации плотности. Подобные флуктуации плотности наблюдаются и при измерении рентгеновским денситометром в случае, если оператор проводит измерение по небольшому количеству рядов трахеид. При измерении методами PiC денситометрии также достаточно увеличить количество измеряемых рядов, чтобы сгладить эти флук-

туации. Впрочем, хронологии минимальной плотности имеют небольшое практическое значение, скорее, более важны хронологии средней плотности ранней древесины, при этом они будут обладать большей устойчивостью к режимам измерения.

Основные преимущества PiC денситометрии были описаны во введении статьи. Далее обсуждаются некоторые дополнительные её положительные моменты. Прежде всего, разработанный подход кардинально упростил процедуру пробоподготовки, при проведении которой отпала необходимость в использовании специализированного дорогостоящего оборудования. Существенно упростился и процесс калибровки. Для PiC денситометра он сводится к указанию в программе физической величины, имеющей биологический смысл, – плотности клеточной стенки, величину которой можно корректировать и после измерений, что является серьёзным преимуществом по сравнению с другими методами. Также большим плюсом является простота и высокая скорость измерения для операто-

ра, сравнимые с временными и трудовыми затратами при процессе измерения такой базовой характеристики в дендрохронологии, как ширина годичных колец. Кроме того, реализация измерительной процедуры в виде компьютерной программы, а не в виде громоздкой прецизионной компьютеризированной оптико-электромеханической системы, которой является собственно денситометр DENDRO 2003, позволяет проводить одновременно денситометрические измерения на любом количестве компьютеров, существенно ускоряя исследования.

В целом, обобщая полученные результаты, можно заключить, что денситометрический комплекс, построенный на базе разработанных методов и программного обеспечения PiC денситометрии, позволяет получать результаты, идентичные результатам рентгеновской денситометрии, и способен полностью заменить собой рентгеновский денситометрический комплекс DENDRO 2003 в широком спектре дендроэкологических и дендроклиматических исследований.

Список литературы / References

Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Силкин П. П. (1999) Значение раннелетней температуры и сроков схода снежного покрова для роста деревьев в субарктической зоне Сибири. *Лесоведение*, 6: 3–13 [Vaganov E. A., Kirdyanov A. V., Silkin P. P. (1999) Significance of early summer temperature and snow cover melting dates for tree growth in the subarctic zone of Siberia. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 6: 3–13 (in Russian)]

Силкин П. П. (2010) *Методы многопараметрического анализа структуры годичных колец хвойных*. Красноярск, Сибирский федеральный университет, 335 с. [Silkin P. P. (2010) *Methods for multiparametric analysis of the coniferous tree-ring structure*. Krasnoyarsk, Siberian Federal University, 335 p. (in Russian)]

Спиров В. В., Терсков И. А. (1973) Микрофотометрический анализатор древесины. *Лесоведение*, 5: 63–68 [Spirov V. V., Terskov I. A. (1973) Microphotometric wood analyzer. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 5: 63–68 (in Russian)]

Björklund J., Seftigen K., Schweingruber F., Fonti P., Von Arx G., Bryukhanova M. V., Cuny H. E., Carrer M., Castagneri D., Frank D. C. (2017) Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers. *New Phytologist*, 216(3): 728–740

Björklund J., von Arx G., Nievergelt D., Wilson R., Van den Bulcke J., Günther B., Loader N. J., Rydval M., Fonti P., Scharnweber T., Andreu-Hayles L., Büntgen U., D'Arrigo R., Davi N., De Mil T., Esper J., Gärtner H., Geary J., Gunnarson B. E., Hartl C., Hevia A., Song H., Janecka K., Kaczka R. J., Kirilyanov A. V., Kochbeck M., Liu Y., Meko M., Mundo I., Nicolussi K., Oelkers R., Pichler T., Sánchez-Salguero R., Schneider L., Schweingruber F., Timonen M., Trouet V., Van Acker J., Verstege A., Villalba R., Wilmking M., Frank D. (2019) Scientific merits and analytical challenges of tree-ring densitometry. *Reviews of Geophysics*, 57(4): 1224–1264

Björklund J., Fonti M. V., Fonti P., Van den Bulcke J., von Arx G. (2021) Cell wall dimensions reign supreme: cell wall composition is irrelevant for the temperature signal of latewood density/blue intensity in Scots pine. *Dendrochronologia*, 65: 125785

Briffa K. R., Schweingruber F. H., Jones P. D., Osborn T. J., Shiyatov S. G., Vaganov E. A. (1998) Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature*, 391(6668): 678–682

Briffa K. R., Osborn T. J., Schweingruber F. H. (2004) Large-scale temperature inferences from tree rings: A review. *Global and Planetary Change*, 40(1–2): 11–26

Campbell R., McCarroll D., Loader N. J., Grudd H., Robertson I., Jalkanen R. (2007) Blue intensity in *Pinus sylvestris* tree-rings: Developing a new palaeoclimate proxy. *Holocene*, 17(6): 821–828

Campbell R., McCarroll D., Robertson I., Loader N. J., Grudd H., Gunnarson B. (2011) Blue intensity in *Pinus sylvestris* tree rings: a manual for a new palaeoclimate proxy. *Tree-Ring Research*, 67(2): 127–134

Camarero J. J., Rozas V., Olano J. M. (2014) Minimum wood density of *Juniperus thurifera* is a robust proxy of spring water availability in a continental Mediterranean climate. *Journal of Biogeography*, 41(6): 1105–1114

Camarero J. J., Fernandez-Perez L., Kirilyanov A. V., Shestakova T. A., Knorre A. A., Kukarskih V. V., Voltas J. (2017) Minimum wood density of conifers portrays changes in early season precipitation at dry and cold Eurasian regions. *Trees*, 31(5): 1423–1437

Churakova O. V., Fonti M. V., Kirilyanov A. V., Myglan V. S., Barinov V. V., Sviderskaya I. V., Naumova O. V., Ovchinnikov D. V., Shashkin A. V., Saurer M., Guillet S., Corona C., Fonti P., Panyushkina I. P., Büntgen U., Hughes M. K., Siegwolf R. T. W., Stoffel M., Vaganov E. A. (2020) Eco-physiological response of conifers from high-latitude and -altitude eurasian regions to stratospheric volcanic eruptions. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 13(1): 5–24 (in Russian)

Decoux V., Varcin É., Leban J. M. (2004) Relationships between the intra-ring wood density assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. Consequences for the cell wall apparent density determination. *Annals of Forest Science*, 61(3): 251–262

Griffin D., Porter S. T., Trummer M. L., Carlson K. E., Crawford D. J., Schwalen D., McFadden C. H. (2021) Gigapixel macro photography of tree rings. *Tree-Ring Research*, 77(2): 86–94

Jacquin P., Longuetaud F., Leban J.-M., Mothe F. (2017) X-ray microdensitometry of wood: A review of existing principles and devices. *Dendrochronologia*, 42: 42–50

Kaczka R. J., Wilson R. (2021) I-BIND: International Blue intensity network development working group. *Dendrochronologia*, 68: 125859

Kellogg R. M., Sastry C. B. R., Wellwood R. W. (1975) Relationships between cell-wall composition and cell-wall density. *Wood and Fiber Science*, 7(3): 170–177

Kirilyanov A., Hughes M., Vaganov E., Schweingruber F., Silkin P. (2003) The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in Siberian Subarctic. *Trees*, 17(1): 61–69

Kirilyanov A. V., Vaganov E. A., Hughes M. K. (2007) Separating the climatic signal from tree-ring width and maximum latewood density records. *Trees*, 21(1): 37–44

Knorre A. A., Kirilyanov A. V., Vaganov E. A. (2006) Climatically induced interannual variability in aboveground production in forest-tundra and northern taiga of central Siberia. *Oecologia*, 147(1): 86–95

Official website of GIGAmacro. URL: <https://www.gigamacro.com/gigapixel-macro-imaging-system/>

Official website of Walesch Electronic. URL: <https://walesch.ch/index.php?segment=dendro&group=walesch&product=dendro2003>

Park W. K., Telewski F. W. (1993) Measuring maximum latewood density by image analysis at the cellular level. *Wood and Fiber Science*, 25(4): 326–332

Polge H. (1978) Fifteen years of wood radiation densitometry. *Wood Science and Technology*, 12(3): 187–196

Rathgeber C. B. K., Decoux V., Leban J. M. (2006) Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Annals of Forest Science*, 63(7): 699–706

Schweingruber F. H., Fritts H. C., Bräker O. U., Drew L. G., Schär E. (1978) The X-ray technique as applied to dendroclimatology. *Tree-Ring Bulletin*, 38: 61–91

Schweingruber F. H. (1988) *Tree rings: Basics and applications of dendrochronology*. Dordrecht, Netherlands; Boston, Massachusetts, USA, Kluwer Academic Publishers, 276 p.

Schweingruber F. H. (1996) *Tree-rings and Environment. Dendroecology*. Berne; Stuttgart; Vienna, Paul Haupt: Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, 609 p.

Schneider L., Smerdon J. E., Büntgen U., Wilson R. J. S., Myglan V. S., Kirilyanov A. V., Esper J. (2015) Revising midlatitude summer temperatures back to A.D. 600 based on a wood density network. *Geophysical Research Letters*, 42(11): 4556–4562

Sheppard P. R., Graumlich L. J., Conkey L. E. (1996) Reflected-light image analysis of conifer tree rings for reconstructing climate. *Holocene*, 6(1): 62–68

Silkin P. P., Ekimova N. V. (2012) Relationship of strontium and calcium concentrations with the parameters of cell structure in Siberian spruce and fir tree-rings. *Dendrochronologia*, 30(2): 189–194

Silkin P. P., Kirilyanov A. V. (2003) The relationship between variability of cell wall mass of earlywood and latewood tracheids in larch tree-rings, the rate of tree-ring growth and climatic changes. *Holzforschung*, 57(1): 1–7

Vaganov E. A., Hughes M. K., Kirilyanov A. V., Schweingruber F. H., Silkin P. P. (1999) Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature*, 400(6740): 149–151

Yanosky T. M., Robinove C. J. (1986) Digital image measurement of the area and anatomical structure of tree rings. *Canadian Journal of Botany*, 64(12): 2896–2902

DOI 10.17516/1997-1389-0388

EDN XXQCEE

УДК 630*56:582.47:551

Growth Characteristics of Annual Rings of *Juniperus sibirica* Burgsd. in the Highlands of the Southern Urals

**Andrey A. Grigoriev^{a, b}, Denis V. Tishin^{*c},
Nelli A. Chizhikova^c and Irina V. Zhuravleva^c**

^a*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
Ekaterinburg, Russian Federation*

^b*«Taganay» National Park
Zlatoust, Russian Federation*

^c*Kazan Federal University
Kazan, Russian Federation*

Received 03.03.2022, received in revised form 23.05.2022, accepted 17.06.2022

Abstract. Juniper is one of the most common shrubs, and the study of the radial growth of its growth rings will help elucidate the processes of plant response and adaptation to climate change in the mountain ecosystems of the Urals. The article presents the analysis of the radial growth dynamics in Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Burgsd.) growing in the forest-tundra ecotone on Dalniy Taganai Mountain, the Southern Urals. The ring width of most of the study plants (75 %) increased by 2019. The tree-ring chronology created covers the period from 1983 to 2019. Analysis revealed a positive response of the radial growth of shrubs to the temperature of the summer period (June, July) and a negative response to the summer precipitation (June). The seasonal cell growth was used to estimate the main phenological dates of xylogenesis in 2018: the first cells formed on June 9, the growth rate reached a maximum on July 8–10, and the last cells formed on August 18–29. The findings obtained can be useful for studying the dynamics of mountain ecosystems in the Southern Urals. The present work expands the knowledge about the radial growth of plants of the shrub life form, which are seldom the focus of dendrochronological studies compared to plants of the single-stem growth form.

Keywords: Siberian juniper, climatic boundary, radial growth, xylogenesis, temperature, Southern Urals.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: dtishin@kpfu.ru

ORCID: 0000-0002-7446-0654 (Grigoriev A.); 0000-0002-4790-2840 (Tishin D.); 0000-0002-9969-9207 (Chizhikova N.)

Acknowledgements. This study was supported by the Kazan Federal University Strategic Academic Leadership Program (PRIORITY-2030).

Citation: Grigoriev A. A., Tishin D. V., Chizhikova N. A., Zhuravleva I. V. Growth characteristics of annual rings of *Juniperus sibirica* Burgsd. in the highlands of the Southern Urals. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(4), 456–470. DOI: 10.17516/1997-1389-0388



Особенности роста годичных колец

Juniperus sibirica Burgsd.

в высокогорьях Южного Урала

А. А. Григорьев^{а, б}, Д. В. Тишин^в,
Н. А. Чижикова^в, И. В. Журавлева^в

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН
Российская Федерация, Екатеринбург

^бНациональный парк «Таганай»

Российская Федерация, Златоуст

^вКазанский федеральный университет
Российская Федерация, Казань

Аннотация. Можжевельник – один из самых распространенных кустарниковых видов. Изучение радиального прироста его годичных колец позволит лучше понять процессы реакции (адаптации) растений на современное изменение климата в горных экосистемах Урала. Приведены результаты анализа динамики радиального прироста можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.), произрастающего в лесотундровом экотоне на г. Дальний Таганай на Южном Урале. Большая часть изученных растений (75 %) демонстрирует увеличение ширины годичных колец к 2019 г. Построена одна древесно-кольцевая хронология длиной с 1983 по 2019 г. Установлены положительный отклик радиального прироста *J. sibirica* на температуру летнего периода (июнь, июль) и отрицательная связь с суммой осадков летнего периода (июнь). Установлены основные периоды ксилогенеза 2018 г. на основании исследования сезонного роста числа клеток: дата появления первых клеток 9 июня, кульминации скорости роста 8–10 июля и дата формирования последних клеток 18–29 августа. Полученные результаты могут быть полезны для исследования динамики экосистем гор Южного Урала. Работа расширяет знания о радиальном росте растений жизненной формы кустарник, которые редко выступают объектом дендрохронологических исследований по сравнению с растениями одноствольной формы роста.

Ключевые слова: *Juniperus sibirica* Burgsd., высокогорья, радиальный прирост, ксилогенез, температура, Южный Урал.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030).

Цитирование: Григорьев, А. А. Особенности роста годичных колец *Juniperus sibirica* Burgsd. в высокогорьях Южного Урала / А. А. Григорьев, Д. В. Тишин, Н. А. Чижикова, И. В. Журавлева // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 456–470. DOI: 10.17516/1997-1389-0388

Введение

Дендрохронологические исследования позволяют получить ответы на вопросы, связанные с динамикой лесных экосистем, реконструкцией и прогнозированием будущих климатических изменений, что становится особенно актуальным в период глобальных перестроек среды (Ваганов и др., 1996; Шиятов и др., 2000). В настоящее время в горах Урала одним из самых распространенных кустарниковых видов является *Juniperus sibirica* Burgsd., произрастающий на всем протяжении Уральского хребта и играющий важную фитоценотическую роль в сложении высокогорных растительных сообществ. Наиболее распространен *J. sibirica* в горах Южного и Северного Урала, где он формирует полосу растительности, расположенную в редколесьях, редианах и нижней части горных тундр и лугов, часто образуя труднопроходимые заросли. Недавние наши исследования показали, что на фоне современных изменений климата в последнее столетие (особенно после 1970-х гг.) происходила интенсивная экспансия *J. sibirica* в горно-тундровые и редколесные сообщества в горах Южного (Шиятов и др., 2020) и Северного (Grigoriev et al., 2021) Урала. В связи с этим исследование закономерностей роста данного кустарникового вида в высокогорьях приобретает чрезвычайную актуальность. Определенный вклад в решение данной проблемы внес Р. М. Хантемиров с коллегами (Hantemirov et al., 2011).

На Полярном Урале ими была установлена высокая связь между величиной прироста древесины *J. sibirica* и температурой летних месяцев, а также получен положительный опыт использования патологических структур в годичных кольцах *J. sibirica* с целью реконструкции экстремальных климатических событий (Hantemirov et al., 2000). Шетти с соавторами (Shetti et al., 2018) на основе традиционных методов провели исследование синхронности роста *J. sibirica* по длине ветвей в широтном градиенте Уральских гор. Было показано, что один поперечный спил не полностью отражает реакцию роста куста на климатические переменные.

Для верификации и полного понимания полученных оценок связи радиального прироста и климатических факторов необходимы наблюдения за сезонным ростом клеток и динамикой условий среды (Vaganov et al., 2006; Shishov et al., 2016). Исследования ксилогенеза позволяют более полно оценить особенности динамики роста и основные факторы, влияющие на размер годичных колец (Фонти, 2020). Это дает возможность сформулировать и уточнить гипотезы об отклике радиального роста на климатическую составляющую. Полученная информация может быть использована для оценки изменения климата и изменения реакции растений на климатическую составляющую за последние десятки или сотни лет, а также для дальнейшей реконструкции периода вегетации в районе исследований. Специальных работ, посвященных

изучению сезонного роста в ценопопуляциях и сообществах с господством *J. sibirica*, на Урале и в других горных регионах России до сих пор не проводилось.

Целью настоящего исследования явилась оценка влияния природно-климатических факторов на сезонный и годичный рост колец у кустарников *J. sibirica*, произрастающих выше климатической границы леса в высокогорьях Южного Урала, на примере г. Дальний Таганай.

Материал и методы

Район исследований

Дальний Таганай – плоскообразная вершина высотой 1112 м над ур.м. (N 55°22'10"; E 59°54'27"), составляющая хр. Бол. Таганай, расположенный в северной части гор Южного Урала (рис. 1). В тектоническом отношении она слагается устойчивыми к выветриванию толстыми плитчатыми кварцитами

(таганаитами), которым подчинены слюдяные и слюдяно-гранатовые сланцы. Средняя температура января в горной части минус 15 °С. Годовое количество осадков превышает 800 мм. Средняя скорость ветра составляет от 9 до 13 м/с, зимой – до 40 м/с. Температура промерзания почвы на открытых участках (горной тундре) опускается (в январе) до минус 20,4 °С и летом (в августе) повышается до 15,6 °С. Высота снега на открытых участках составляет от 5 до 20 см, в сомкнутом лесу – до 2 м, в надувах может достигать 4 м (Моисеев и др., 2016). На вершине в местах накопления мелкозема развиты горно-тундровые и дерновые горно-луговые почвы. Низкорослые и разреженные леса подгольцового пояса произрастают на дерновых горно-лесных почвах (Субботина, 1976). Доминирующий древесный вид – *Picea obovata* Ledeb., на отдельных участках *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* Ledeb. Выше границы леса на открытых участках

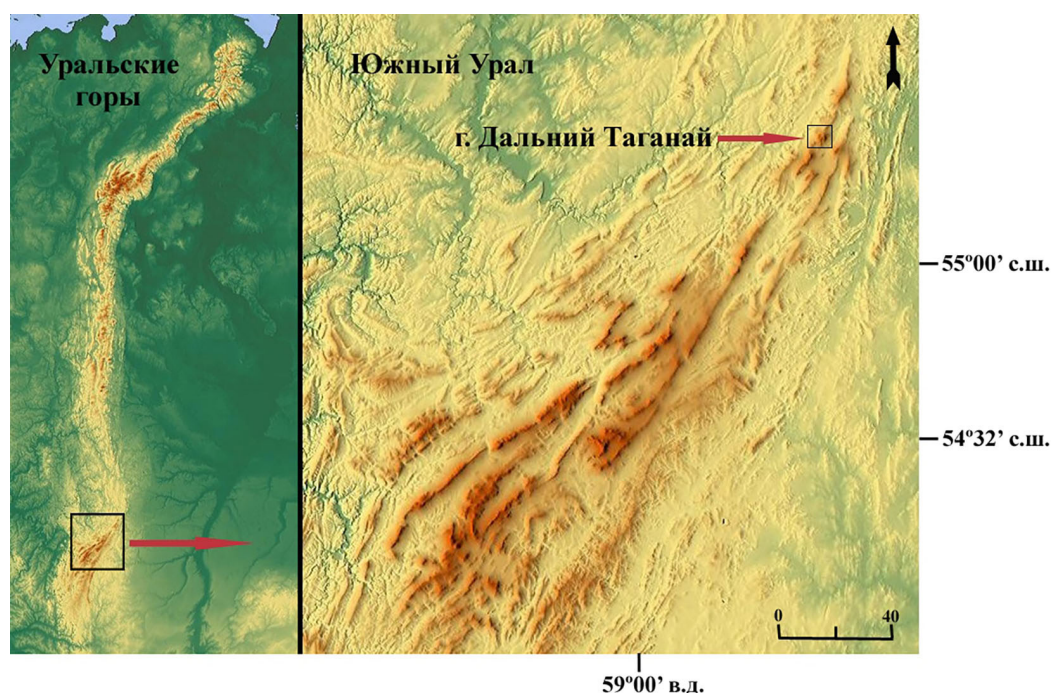


Рис. 1. Карта-схема района исследования

Fig. 1. Schematic map of the study area



Рис. 2. Куртины *J. sibirica* на г. Дальний Таганай

Fig. 2. *J. sibirica* shrubs on Dalniy Taganay Mountain

в тундре произрастает *J. sibirica* (рис. 2), местами формируя сомкнутые заросли.

Дендроклиматические исследования

В 2019 г. на г. Дальний Таганай в условиях лесотундрового экотона были взяты радиальные спилы древесины с 16 кустов *J. sibirica*. Предпочтение отдавалось кустарникам без видимых признаков повреждений, наиболее взрослым, прямостоячим и растущим в свободном состоянии вдали от деревьев. Работу проводили по методике, принятой в дендрохронологических исследованиях (Шиятов и др., 2000). Полученные спилы шлифовались на полировальной машине. Для лучшей визуализации годичных колец радиальные спилы древесины забеливались зубным порошком. Ширина годичных колец (ШГК) измерялась на полуавтоматической установке Lintab с точностью до 0,01 мм. Измерения проводились вдоль предварительно нанесенной извилистой линии, совпадающей с направлением максимального прироста (Горланова, 2009). С целью выявления ложных и выпада-

ющих колец была использована обобщенная древесно-кольцевая хронология по ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) для района исследования, построенная по специально взятым для этой цели радиальным кернам древесины в количестве 30 штук.

Вычисление индексов прироста и вычисление мастер-хронологии выполнено с помощью пакета dplR (Bunn, 2008; Bunn et al., 2021) в среде статистического анализа R (R Core Team, 2021). Качество хронологий оценивалось путем расчета показателя выраженного сигнала популяции EPS (Expressed Population Signal), средней межсерийной корреляции R_{bar} и средней корреляции индексов с мастер-хронологией R_m .

Для большинства построенных индивидуальных индексов прироста характерна низкая согласованность, что связано с чрезвычайной сложностью перекрестной датировки, наличием выпавших и ложных колец. Для построения мастер-хронологии DTJS 01 была отобрана когорта из шести наиболее коррелированных друг с другом серий ширины

годовых колец *J. sibirica*. Длину этих серий в работе ограничили периодом 1983–2019 гг., так как все они содержали морозобойные кольца, датированные 1983 и 1992 гг., что повышает надежность перекрестной датировки. За рассмотренный период 1983–2019 гг. средняя межсерийная корреляция выбранных индивидуальных индексов прироста $R_{\text{bar}} = 0,47$, средняя корреляция индексов с мастер-хронологией $R_m = 0,56$, а EPS построенной мастер-хронологии составил 0,83.

Для выявления реакции прироста на климат использовали данные максимальной суточной и среднемесячной температуры воздуха, суммарного суточного и суммарного месячного количества осадков метеостанции «Златоуст» (WMO ID 28630), расположенной в 27 км от объектов исследования. Данные покрывают исследуемый временной промежуток с 1983 по 2019 г. Связь радиального роста с температурой воздуха и осадками оценивалась с помощью коэффициента корреляции мастер-хронологии и обобщенной характеристики погодных условий (среднее, сумма), вычисленной в скользящем окне эволюционирующего размера на временном ряде суточных измерений (Jevsenak, Levanic, 2018). Метод позволяет найти период (его начало и длительность), с которым наиболее связана мастер-хронология, а именно с погодными условиями которого достигается максимально высокая корреляция по модулю. Вычисления были выполнены с помощью пакета dendroTools (Jevsenak, Levanic, 2018) в среде статистического анализа R.

Методика исследования сезонного роста клеток

С 4 июня по 2 сентября 2018 г. с четырех *J. sibirica* отбирали пробы с интервалом каждые пять дней. Срезы коротких веток (второго-третьего года жизни) делали с помо-

щью секатора, каждый раз с нового побега. Данный способ отбора мы предложили называть как метод «пальчиков». Если в начале вегетационного периода на вершине веточки имелся молодой неодревесневший побег салатного цвета, то это свидетельствовало о росте в текущем году. Образцы древесины фиксировались в растворе спирта, воды и глицерина (1:1:1). Параметры формирующихся годовых колец *J. sibirica* измеряли на тонких (20–30 мкм) поперечных срезах, полученных с помощью санного микротомы GSL-1. Срезы окрашивали красителями (сафранин, астраблю) для контрастного разграничения нелигнифицированных и лигнифицированных тканей по методике, описанной в работе (Gartner, Schweingruber, 2013). Окрашенные и промытые срезы помещали в каплю глицерина на предметное стекло. Количество и размеры клеток измеряли в пяти повторностях с помощью системы анализа изображений и программного пакета AxioVision 4.8.2. (Carl Zeiss, Германия).

В течение всего 2018 г. в кроне кустов *J. sibirica* были установлены автономные термодатчики DS 1921 F5G (Termochron iButton) для регистрации температуры воздуха с интервалом каждые 4 часа. Статистическая обработка полученных данных, визуализация и моделирование сезонного роста в его взаимосвязи с метеорологическими условиями проведены с помощью авторских скриптов и готовых пакетов программ в среде статистического анализа R (R Core Team, 2021).

Результаты и обсуждение

Анализ ширины годовых колец

Все временные серии ширины годовых колец можно разделить на три типа (рис. 3). Первый тип роста годовых колец, когда к 2019 г. формируется тренд на увеличение годовых колец, ширина которых становится

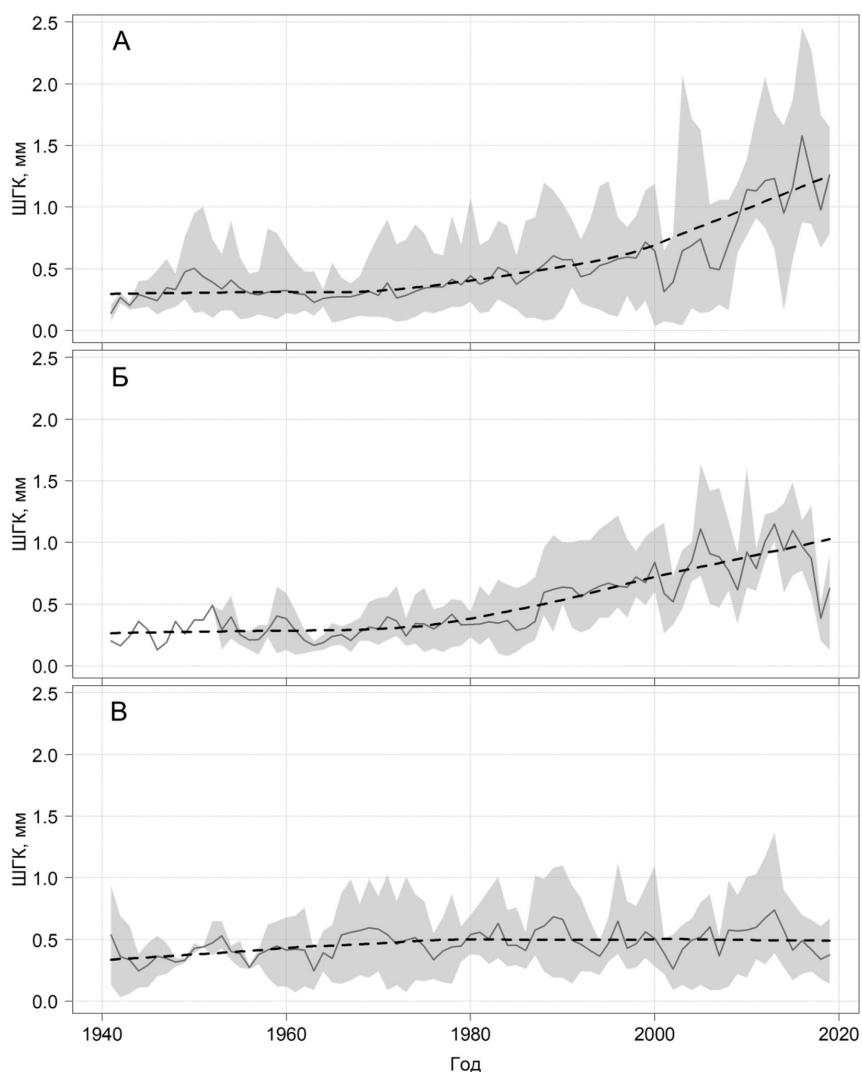


Рис. 3. Три типа временных серий ширины годичных колец *J. sibirica*: с непрерывным трендом увеличения ШГК (А), с трендом увеличения ширины годичных колец, но стабилизацией ШГК к 2019 г. (Б), без выраженного тренда (В). По горизонтали: год формирования кольца; по вертикали: ШГК, мм. Сплошная линия – средняя ШГК, утолщенная пунктирная линия – тренд; серая заливка – амплитуда ШГК

Fig. 3. Three types of time series of *J. sibirica* tree ring width: with a continuous trend of increasing TRW (tree-ring width) (A), with a trend of increasing width of tree rings but TRW stabilization by 2019 (B), without a pronounced trend (B). The horizontal axis: year of formation of the ring; the vertical axis: TRW, mm. The solid line is the average TRW, the thick dotted line is the trend of TRW; the gray filled polygon – amplitude of TRW

более 1 мм (рис. 3А). Первый тип роста демонстрируют 44 % всех временных серий. Второй тип роста годичных колец демонстрирует 31 % временных серий, когда тренд на увеличение размеров годичных колец к 2019 г. стабилизируется, а размер колец на конец изучаемого периода в среднем не превышает

1 мм (рис. 3Б). К третьему типу роста можно отнести 25 % временных серий, которые не содержат растущего тренда (рис. 3В). Ширина колец временных серий третьего типа характеризует, вероятно, рост угнетенных *J. sibirica*, не превышает 1 мм и в среднем составляет 0,5 мм. В целом, большая часть

хронологий (75 %) демонстрирует увеличение ширины годичных колец к 2019 г., что может быть связано с увеличивающимися ресурсами питания (влагообеспеченности, минеральных веществ) и улучшением условий для роста *J. sibirica* из-за регионального изменения климата (Моисеев и др., 2016).

На основании хронологий прироста модельных кустов *J. sibirica* была получена одна обобщенная древесно-кольцевая хронология DTJS 01 (1983–2019 гг.), длительность ряда составила 37 лет (рис. 4). Годы минимального прироста по мастер-хронологии: 1986, 1992, 2001, 2007, 2014, 2018. Годы максимального прироста: 1989, 1995, 2013.

Для выявления основных климатических факторов, определяющих прирост *J. sibirica* исследуемого района, был проведен корреляционный анализ индексов прироста со среднемесячной температурой воздуха и осадками за период с сентября предыдущего года по август текущего включительно. Установ-

лена статистически значимая положительная связь радиального прироста *J. sibirica* с температурой июля $r = 0,4$, $p < 0,05$. С осадками статистически достоверная связь не была выявлена. Таким образом, радиальный прирост годичных колец *J. sibirica* в большей степени реагирует на температурный режим летнего периода текущего года.

Для уточнения периодов, с погодными условиями которых наиболее связана ширина годичных колец *J. sibirica*, был проведен корреляционный анализ в скользящем окне эволюционирующего размера. В качестве характеристики температурных условий радиального роста можжевельника была выбрана максимальная суточная температура как показатель теплого периода суток. На рис. 5 представлены результаты поиска периода, с максимальными суточными температурами которого наиболее связан отклик радиального роста. Максимальная корреляция мастер-хронологии 1983–2019 гг. с максимальной

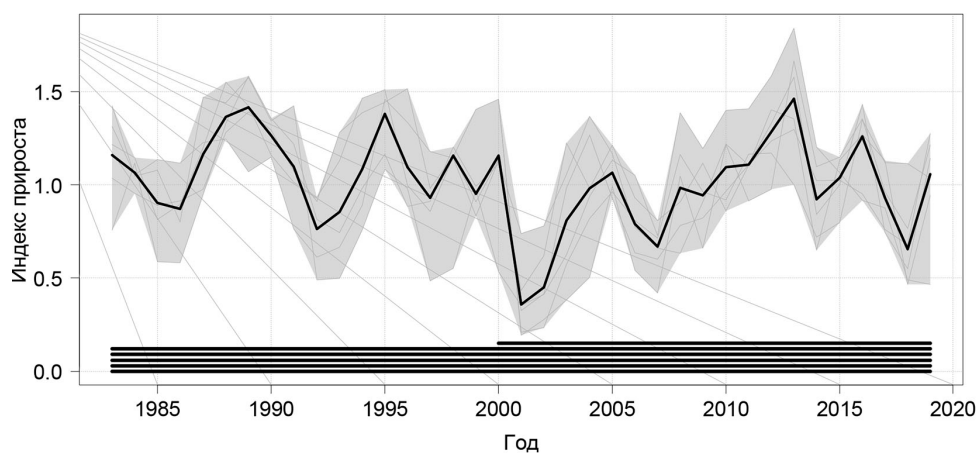


Рис. 4. Мастер-хронология DTJS 01 *J. sibirica* (утолщенная линия). По горизонтали: год формирования кольца, по вертикали: индекс прироста. Полигон с серой заливкой показывает минимальные и максимальные значения индивидуальных индексов прироста. Горизонтальные линии в нижней части показывают количество индивидуальных серий разных временных периодов, использованных для мастер-хронологии

Fig. 4. Master chronology DTJS 01 of *J. sibirica* (thick line). The horizontal axis: year of formation of the ring; the vertical axis: TRI (tree-ring index). The gray polygon shows the minimum and maximum values of individual growth indices. The horizontal lines at the bottom of the figure show the number of individual series of different time periods used for the master chronology

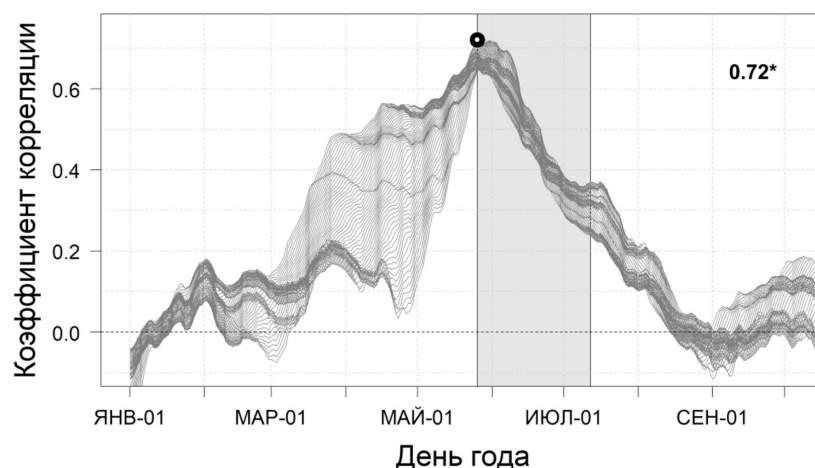


Рис. 5. Множество корреляций (серые линии) мастер-хронологии 1983–2019 гг. с максимальной суточной температурой воздуха, усредненной в скользящих окнах эволюционирующего размера. Каждая точка на графике соответствует достигаемой корреляции и положению левой границы скользящего окна некоторого размера. Полной точкой на графике отмечена наибольшая по модулю корреляция. Серой заливкой показано окно, для температуры которого достигается наибольшая по модулю корреляция. Размер окна 47 дней, с 26 мая по 11 июля. В правом верхнем углу рисунка указан достигаемый коэффициент корреляции, * означает статистически значимый коэффициент

Fig. 5. A set of correlations (gray lines) of the 1983–2019 master chronology with the maximum daily air temperature averaged over sliding windows of evolving size. Each point on the graph corresponds to the achieved correlation and the position of the left border of the sliding window of some size. The hollow dot on the graph marks the highest absolute value of the correlation. Gray shading shows the window for the temperature of which the highest absolute correlation is achieved. Window of 47 days was allocated, from May 26 to July 11. The achieved correlation coefficient is indicated in the upper right corner of the figure, * indicates statistical significance

суточной температурой воздуха была достигнута при усреднении максимальной температуры в окне длительностью 47 дней, приходящемся на период с 26 мая по 11 июля, и составила $r = 0,72$ ($p < 0,01$).

Результаты поиска периода, с суммой осадков которого наиболее связан отклик радиального роста *J. sibirica*, представлены на рис. 6. Максимальная по модулю корреляция мастер-хронологии 1983–2019 гг. $r = -0,49$, $p < 0,01$ была получена при использовании осадков, просуммированных в окне длительностью 30 дней, приходящемся на период с 30 мая по 28 июня, что свидетельствует об отрицательной реакции радиального роста *J. sibirica* на осадки вегетационного сезона. Объяснением полученных закономерностей может быть то, что

J. sibirica предпочитает более сухие местообитания. На избыточно переувлажненных участках *J. sibirica* не произрастает, так как обилие влаги губительно для него (Шиятов и др., 2020). Отрицательная связь прироста с осадками мая-июня в современный период также может быть связана с кратковременными похолоданиями. Как известно, в летний период связь осадков и температуры характеризуется отрицательной корреляцией. Прохладное дождливое лето может тормозить рост растений в горных условиях. В данной работе было сделано наблюдение, что *J. sibirica* может пропадать на отдельных уже освоенных им участках из-за возрастающей конкуренции с деревьями и высокой травянистой растительностью, усиление давления на можжевельник также может

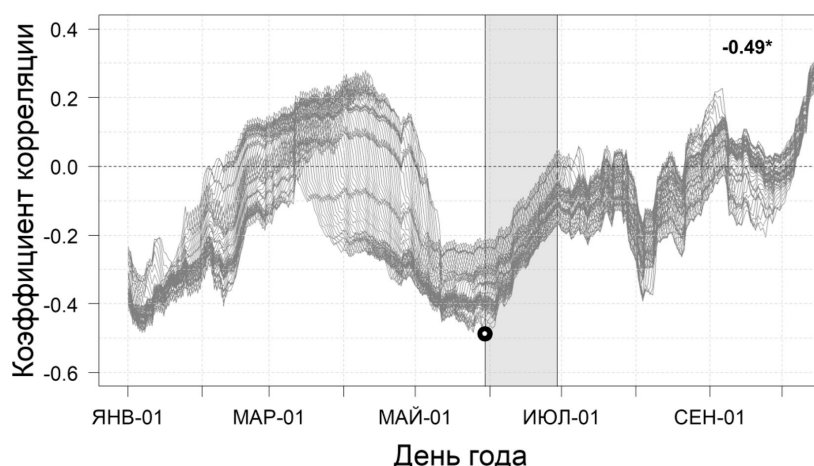


Рис. 6. Множество корреляций (серые линии) мастер-хронологии с суммой осадков, вычисленной в скользящих окнах эволюционирующего размера. Обозначения как на рис. 5. Размер окна 30 дней, с 30 мая по 28 июня

Fig. 6. A set of correlations (gray lines) of the 1980–2019 master chronology with the amount of precipitation calculated in sliding windows of evolving size. Symbol designations correspond to Fig. 5. A window of 30 days was allocated, from May 30 to June 28

быть связано с большей влагообеспеченностью.

Ксилогенез *J. sibirica*

Исследования ксилогенеза были проведены в 2018 г. По данным температурных датчиков, средняя температура воздуха за весь сезон наблюдений (03.06–15.09) составила 10,8 °С. Середина июня характеризовалась достаточно прохладными температурными условиями, тогда как самые высокие температуры достигались в начале и конце июля. Максимальное значение температуры наблюдалось 4 июля (24,5 °С), минимальное – 10 июня (1,0 °С). По осадкам информация отсутствовала.

В результате микротомирования образцов древесины было получено 76 временных микропрепаратов, у которых были измерены количество клеток в годичном кольце 2018 г. Результаты измерения сезонного нарастания клеток ксилемы у *J. sibirica* представлены на рис. 7.

Динамика сезонного нарастания слоя древесины выражена классической сигмовидной формой (рис. 8А). Наблюдения показали, что появление первых клеток ксилемы приходится на начало июня (9.06). Кульминация скорости роста числа клеток отмечалась 8–10 июля (рис. 8Б). Конец деления клеток наблюдался во второй половине августа (18.08–29.08). Общий ход сезонного радиального прироста (начало, кульминация, конец) соответствует ходу изменения температуры воздуха (рис. 9). Появление первых клеток наблюдается, когда минимальная суточная температура воздуха достигает 4 °С, а среднесуточная – 6,9 °С. Кульминация скорости роста числа клеток наблюдалась в середине июля при средней суточной температуре 13,3 °С, а конец роста числа клеток происходил на фоне снижения среднесуточной температуры до 5,9 °С.

Процесс формирования новых клеток, его начало и конец, очевидно, приурочены к сезонному повышению температуры, одна-

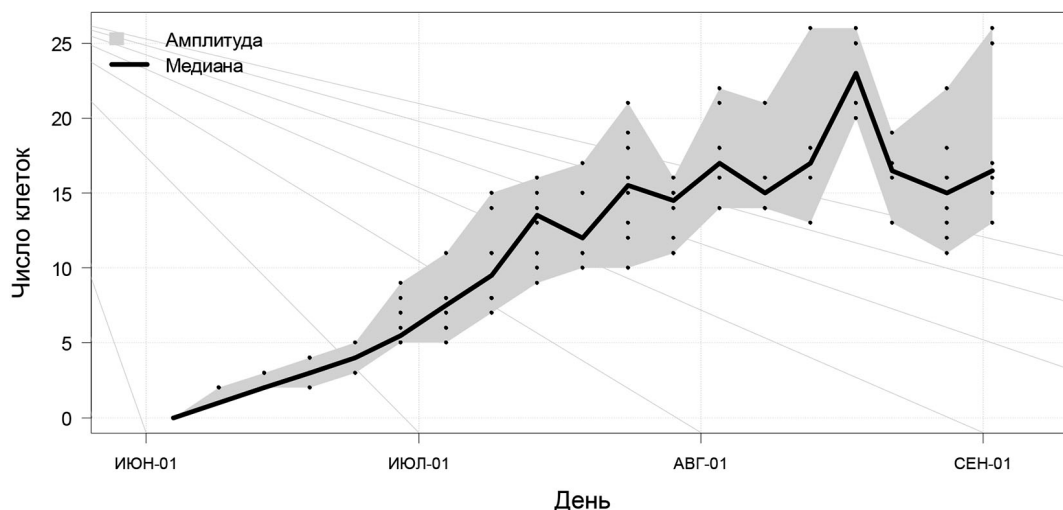


Рис. 7. Динамика формирования клеток в течение вегетационного периода 2018 г. По горизонтали: календарный день, по вертикали: число клеток

Fig. 7. The dynamics of cell formation in the growing season of 2018. The horizontal axis: calendar day, the vertical axis: number of cells

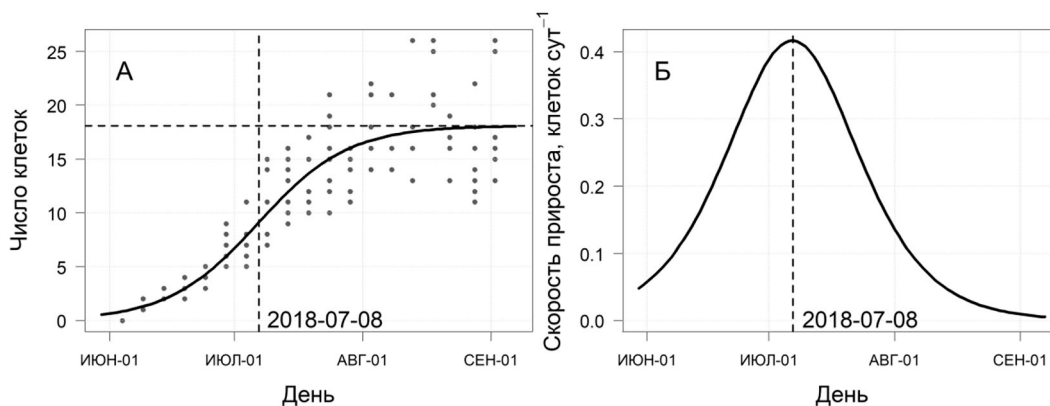


Рис. 8. Изменение числа клеток растущего кольца в 2018 г.: А – логистическая модель роста числа клеток; вертикальная пунктирная линия показывает точку перегиба; горизонтальная пунктирная линия показывает асимптоту. Б – скорость роста как производная логистической модели роста, число клеток*сут⁻¹. Горизонтальная ось соответствует календарному дню

Fig. 8. Change in the number of cells in the growing ring in 2018. А – logistic model of growth of the number of cells; the vertical dotted line shows the inflection point; the horizontal dotted line shows the asymptote. Б – growth rate as a derivative of the logistic growth model, cell count * day⁻¹. The horizontal axis corresponds to the calendar day

ко корреляция скорости роста числа клеток с максимальной дневной температурой невысока, хотя и значима: $r=0,27$, $p<0,01$. Связь скорости роста и температуры осложнена тем, что рост числа клеток ксилемы в течение вегетационного периода шел скачкообразно,

что, вероятно, вызвано вариабельностью метеорологических условий. На рис. 9А волны скорости роста и максимальной температуры, измеренной с помощью логгера на горе Дальний Таганай, находятся скорее в противофазе, что при наличии в целом слабой положитель-

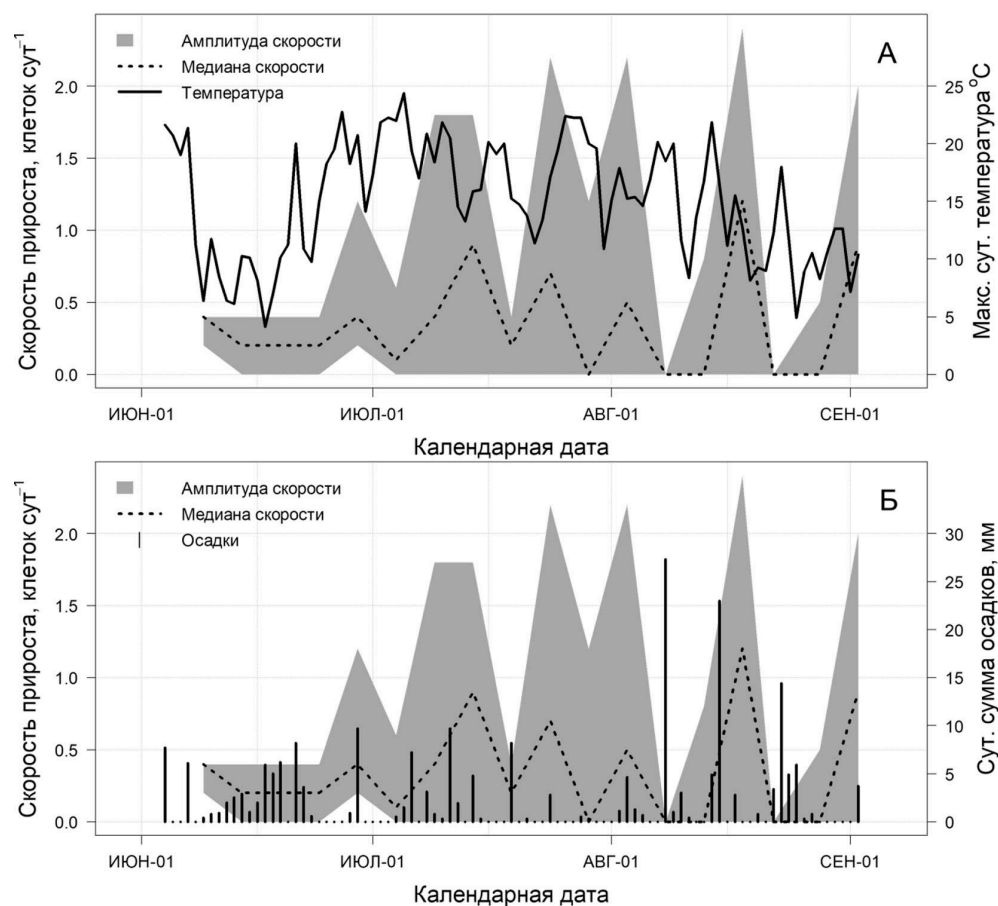


Рис. 9. Скорость роста клеток ксилемы, число клеток*сут⁻¹ (левая вертикальная ось) и А – средняя суточная температура, полученная с помощью логгера на г. Дальний Таганай, °С (правая вертикальная ось); Б – суммарные суточные осадки по данным метеостанции Златоуст, мм (правая вертикальная ось). Горизонтальная ось: календарный день. Полигон с серой заливкой показывает амплитуду скорости роста клеток. Пунктирная линия – медиана скорости роста числа клеток; сплошная линия – средняя суточная температура, столбцы – суммарные суточные осадки

Fig. 9. The growth rate of xylem cells, cell count * day⁻¹ (the left vertical axis) and А – average daily temperature obtained with a data logger for Dalniy Taganay, °C (the right vertical axis); Б – total daily precipitation according to the Zlatoust weather station, mm (the right vertical axis). The horizontal axis: calendar day. The polygon with a gray fill shows the amplitude of the cell growth rate. The dashed line is the median of the cell number growth rate; the solid line is the average daily temperature; the bars are the total daily precipitation

ной связи между скоростью роста и температурой может свидетельствовать и об отложенном влиянии температуры на скорость прироста.

Суточные осадки в 2018 г. не были измерены на горе Дальний Таганай, поэтому для сопоставления скорости роста с осадками были использованы суточные данные по метеостанции г. Златоуст (рис. 9Б). Дождевые

периоды (несколько последовательных дней с дождями), отмеченные по наблюдениям метеостанции г. Златоуст, вероятно, связаны с обложными дождями, покрывающими большие территории, и с высокой вероятностью захватывали и г. Дальний Таганай. Такие дождевые периоды предваряют пики скорости роста (см. волны скорости роста в середине июля, середине августа на рис. 9Б), по завер-

шению обложных дождей скорость роста идет на спад. При этом обложные дожди в середине июня 2018 г. не привели к скачку радиального роста, скорость роста поддерживалась на минимальном уровне и, вероятно, ограничивалась низкой температурой. Кратковременные одиночные дожди середины июля, отмечаемые на станции Златоуст, вероятно, связаны с локальными грозовыми явлениями и не отражают осадки на г. Дальний Таганай.

Обзор литературы показал, что аналогичные исследования ксилогенеза у можжевельника проводились только для одного вида *Juniperus przewalskii* Kom. (Ren et al., 2018; Zhang et al., 2018; Zeng et al., 2020). В этих работах были представлены основные результаты изучения сезонного роста годичных колец в засушливых высокогорных районах Тибетского нагорья. Установлено, что начало роста ксилемы в холодных и сухих климатических условиях наблюдалось при средней минимальной температуре 1,5 °C в течение 12 дней (Ren et al., 2018). Завершение роста и деления клеток наблюдалось с конца июля до начала августа. Кроме температуры воздуха, рост годичного кольца также зависел и от влажности почвы в летний период (Zeng et al., 2020). В данных работах рассматриваются растения *Juniperus* с жизненной формой дерево. Поэтому наша работа является пионерной по изучению ксилогенеза *J. sibirica*, жизненная форма которого кустарник.

Заключение

Анализ динамики радиального прироста *J. sibirica*, произрастающего на верхнем пределе своего распространения в высоко-

горьях Южного Урала, показал, что большая часть модельных растений (75 %) демонстрирует увеличение ширины годичных колец к 2019 г., что может быть связано с улучшением условий роста *J. sibirica*, в частности с более благоприятным температурным режимом и с изменением сроков начала ростовых процессов из-за регионального изменения климата (Моисеев и др., 2016).

Дендроклиматический анализ построенной древесно-кольцевой хронологии (1983–2019 гг.) показал положительный отклик радиального прироста на температуру летнего периода и отрицательную связь с осадками вегетационного сезона (мая-июня). Впервые для *J. sibirica*, произрастающего в высокогорьях Урала, установлены основные фенологические даты ксилогенеза 2018 г. на основании исследования сезонного роста клеток: дата появления первых клеток 9 июня, кульминации скорости роста 8–10 июля и дата формирования последних клеток 18–29 августа. В течение вегетационного периода скорость роста числа клеток изменялась скачкообразно, однако связь волн роста клеток со среднесуточной температурой низка, и в целом появление клеток начиналось при достижении минимальной суточной температурой отметки в 4,0 °C.

Результаты нашего исследования показали, что *J. sibirica* является интересным и перспективным объектом для исследования реакции и адаптации древесных растений в горных условиях на фоне меняющегося климата. Для создания общей модели роста *J. sibirica* необходимо проведение многолетних исследований особенностей ксилогенеза.

Список литературы / References

Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С. (1996) *Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике*. Новосибирск, Наука, 246 с. [Vaganov E. A., Shiyatov S. G., Mazepa V. S. (1996) *Dendroclimatic studies in the Ural-Siberian Subarctic Region*. Novosibirsk, Nauka, 246 p. (in Russian)]

Горланова Л. А. (2009) *Дендроклиматический анализ можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Bergsd.) на Полярном Урале*. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук, 22 с. [Gorlanova L. A. (2009) *Dendroclimatic analysis of Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Bergsd.) in the Polar Urals*. Abstract of the thesis of a candidate of biological sciences, 22 p. (in Russian)]

Моисеев П. А., Шиятов С. Г., Григорьев А. А. (2016) *Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие*. Екатеринбург, ООО «Издательство УМЦ УПИ», 136 с. [Moiseev P. A., Shiyatov S. G., Grigoriev A. A. (2016) *Climatogenic dynamics of woody vegetation at the upper limit of its distribution on the Bolshoi Taganai ridge over the last century*. Yekaterinburg, LLC "Publishing house UMC UPI", 136 p. (in Russian)]

Субботина О. А. (1976) Почвенная карта. *Атлас Челябинской области*. М. [Subbotina O. A. (1976) *Soil map. Atlas of the Chelyabinsk Region*. Moscow (in Russian)]

Фонти М. В. (2020) *Климатический сигнал в параметрах годовичных колец (плотности древесины, анатомической структуре и изотопном составе) хвойных и лиственных видов деревьев в различных природно-климатических зонах Евразии*. Автореф. дисс. док. биол. наук, 45 с. [Fonti M. V. (2020) *Climatic signal in the parameters of annual rings (wood density, anatomical structure and isotopic composition) of coniferous and deciduous tree species in various natural and climatic zones of Eurasia*. Abstract of the thesis of a doctor of biological sciences, 45 p. (in Russian)]

Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М. (2000) *Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации*. Красноярск, КрасГУ, 80 с. [Shiyatov S. G., Vaganov E. A., Kirdyanov A. V., Kruglov V. B., Mazepa V. S., Naurzbaev M. M., Khantemirov R. M. (2000) *Methods of dendrochronology. Part I. Fundamentals of dendrochronology. Collection and receipt of tree-ring information*. Krasnoyarsk, KrasGU, 80 p. (in Russian)]

Шиятов С. Г., Моисеев П. А., Григорьев А. А. (2020) *Фотомониторинг древесной и кустарниковой растительности в высокогорьях Южного Урала за последние 100 лет*. Екатеринбург, Издательство УМЦ УПИ, 191 с. [Shiyatov S. G., Moiseev P. A., Grigoriev A. A. (2020) *Photomonitoring of tree and shrub vegetation in the highlands of the Southern Urals over the past 100 years*. Yekaterinburg, Publishing house UMC UPI, 191 p. (in Russian)]

Bunn A. G. (2008) A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2): 115–124

Bunn A., Korpela M., Biondi F., Campelo F., Mérian P., Qeadan F., Zang C. (2021) *dplR: Dendrochronology Program Library in R*. R package version 1.7.2, <https://CRAN.R-project.org/package=dplR>

Gartner H., Schweingruber F. H. (2013) *Microscopic preparation techniques for plant stem analysis*. Verlag Dr. Kessel, Remagen, 78 p.

Grigoriev A. A., Shalaumova Yu.V., Balakin D. S. (2021) Current expansion of *Juniperus sibirica* Burgsd. to the mountain tundras of the Northern Urals. *Russian Journal of Ecology*, 52(5): 376–382

Hantemirov R. M., Gorlanova L. A., Shiyatov S. G. (2000) Pathological tree-ring structures in Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Burgsd.) and their use for reconstructing extreme climatic events. *Russian Journal of Ecology*, 31(3): 167–173

Hantemirov R., Shiyatov S., Gorlanova L. (2011) Dendroclimatic study of Siberian juniper. *Dendrochronologia*, 29(2): 119–122

Jevsenak J., Levanić T. (2018) dendroTools: R package for studying linear and nonlinear responses between tree-rings and daily environmental data. *Dendrochronologia*, 48: 32–39

R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

Ren P., Rossi S., Camarero J. J., Ellison A. M., Liang E., Peñuelas J. (2018) Critical temperature and precipitation thresholds for the onset of xylogenesis of *Juniperus przewalskii* in a semi-arid area of the north-eastern Tibetan Plateau. *Annals of Botany*, 121(4): 617–624

Shetti R., Buras A., Smiljanic M., Wilmking M. (2018) Climate sensitivity is affected by growth differentiation along the length of *Juniperus communis* L. shrub stems in the Ural Mountains. *Dendrochronologia*, 49: 29–35

Shishov V. V., Tychkov I. I., Popkova M. I., Ilyin V. A., Bryukhanova M. V., Kirilyanov A. V. (2016) VS-oscilloscope: A new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions. *Dendrochronologia*, 39: 42–50

Vaganov E. A., Hughes M. K., Shashkin A. V. (2006) *Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments*. Springer, Berlin-Heidelberg, 358 p.

Zhang J., Gou X., Pederson N., Zhang F., Niu H., Zhao S., Wang F. (2018) Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region. *Tree Physiology*, 38(6): 840–852

Zeng Q., Rossi S., Yang B., Qin C., Li G. (2020) Environmental drivers for cambial reactivation of Qilian junipers (*Juniperus przewalskii*) in a semi-arid region of northwestern China. *Atmosphere*, 11(3): 232

DOI 10.17516/1997-1389-0399

EDN YOCLPO

УДК 631.41

Physicochemical Properties of Gray Forest Soils on the Eastern Outskirts of the Trans-Ural Plateau

Svetlana M. Kayugina^{*a}, Dmitry I. Eremin^b

^a*Northern Trans-Ural State Agricultural University
Tyumen, Russian Federation*

^b*Tyumen Research Centre, Siberian Branch of the RAS
Tyumen, Russian Federation*

Received 04.03.2021, received in revised form 11.02.2022, accepted 05.10.2022

Abstract. Gray forest soils are the most promising for expanding the arable area in Northern Trans-Urals. The diversity of landscape and soil-forming rocks and human impact resulted in a wide range of their properties. The aim of the research is to examine the physicochemical properties of gray forest soils and determine the nature of their variability. The object of research is virgin gray forest soils (Luvic Retic Greyzemic Phaeozems). Three hundred and thirty full-profile sections were laid, their morphological description was provided, soil samples for laboratory analysis were selected according to genetic horizons. The results of the research show that gray forest soils on the eastern outskirts of the Trans-Ural Plateau have physical and chemical properties relatively favorable from an agronomic perspective. As the intensity of podzolization decreases, the total amount of exchangeable bases in humus horizons increases from 17.2 to 25.3 mmol (eq)/100 g in light gray and dark gray soils, respectively. A high degree of variation in the values of hydrolytic acidity of dark gray forest soils in Northern Trans-Urals, from 1.1 to 13.0 mmol (eq)/100 g of soil, was revealed (the variation coefficient in the humus horizon is 43 %). In light gray and gray forest soils, hydrolytic acidity is characterized by lower values: 4.6 and 5.2 mmol (eq)/100 g of soil, respectively. The absorption capacity of all gray forest soils is relatively high, even in the light gray subtype, where it varies in a wide range – from 12.2 to 31.0 mmol (eq)/100 g of soil. In dark gray soils of Northern Trans-Urals, the average cation exchange capacity is 32.1 mmol (eq)/100 g of soil, decreasing with depth. The degree of humus horizon saturation with bases in dark gray forest soils reaches 79 % of the cation exchange capacity varying from 67 to 95 %. Similar physical and chemical properties of light gray and gray forest soils make it possible to place them into one agricultural production group to develop a unified farming system

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: kayugina@yandex.ru

ORCID: 0000-0002-3934-835X (Kayugina S.); 0000-0002-3672-6060 (Eremin D.)

that provides enhanced restoration of soil fertility. In the agricultural use of dark gray forest soils, it is necessary to take into account immensely high variability of their physicochemical properties.

Keywords: soil formation, gray forest soils, virgin land, Trans-Ural Plateau, cation exchange capacity, degree of saturation with bases, leaching, variation.

Citation: Kayugina S. M., Eremin D. I. Physicochemical properties of gray forest soils on the eastern outskirts of the Trans-Ural Plateau. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2022, 15(4), 471–490. DOI: 10.17516/1997-1389-0399



Физико-химические свойства серых лесных почв восточной окраины Зауральского Плато

С. М. Каюгина^а, Д. И. Ерёмин^б

^аГосударственный аграрный университет Северного Зауралья
Российская Федерация, Тюмень

^бТюменский научный центр СО РАН
Российская Федерация, Тюмень

Аннотация. Серые лесные почвы наиболее перспективны для расширения пахотного фонда Северного Зауралья. Разнообразие ландшафта, почвообразующих пород, влияние антропогенного фактора стали причинами варьирования их свойств в широком диапазоне. Целью исследования являлось изучение физико-химических свойств серых лесных почв и установление характера их изменчивости. Объект исследования – целинные серые лесные почвы (Luvic Retic Greyzemic Phaeozems). Было заложено 330 полнопрофильных разрезов, выполнено их морфологическое описание, отобраны по генетическим горизонтам почвенные образцы для лабораторных анализов. Результаты исследований показали, что серые лесные почвы восточной окраины Зауральского Плато в агрономическом отношении имеют сравнительно благоприятные физико-химические свойства. По мере снижения интенсивности оподзоливания сумма обменных оснований в гумусовых горизонтах возрастает от 17,2 в светло-серых до 25,3 ммоль(экв)/100 г в темно-серых почвах. Выявлена высокая степень варьирования значений гидролитической кислотности темно-серых лесных почв Северного Зауралья от 1,1 до 13,0 ммоль(экв)/100 г почвы (коэффициент вариации в гумусовом горизонте равен 43 %). В светло-серых и собственно серых лесных почвах гидролитическая кислотность характеризуется меньшими значениями – 4,6 и 5,2 ммоль(экв)/100 г почвы соответственно. Поглотительная способность серых лесных почв относительно высока, даже у подтипа светло-серых, где она варьирует в широком диапазоне – от 12,2 до 31,0 ммоль(экв)/100 г почвы. В темно-серых почвах Северного Зауралья емкость катионного обмена в гумусовом горизонте в среднем составляет 32,1 ммоль(экв)/100 г почвы, уменьшаясь с глубиной. Степень насыщенности основаниями гумусового горизонта в темно-серых лесных почвах достигает 79 % от емкости катионного обмена с варьированием значений от 67 до 95 %. Схожие физико-химические

свойства светло-серых и собственно серых лесных почв позволяют объединить их в одну агропроизводственную группу для разработки единой системы земледелия, обеспечивающей расширенное воспроизводство плодородия. При сельскохозяйственном использовании темно-серых лесных почв необходимо учитывать очень высокую вариабельность их физико-химических свойств.

Ключевые слова: почвообразование, серые лесные почвы, целина, Зауральское Плато, ёмкость катионного обмена, степень насыщенности основаниями, выщелачивание, вариация.

Цитирование: Каюгина, С.М. Физико-химические свойства серых лесных почв восточной окраины Зауральского Плато / С.М. Каюгина, Д.И. Ерёмин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 471–490. DOI: 10.17516/1997-1389-0399

Введение

Северное Зауралье выделяется на территории Сибири своим разнообразным ландшафтом, почвообразующими породами. Основополагающим фактором формирования серых лесных почв, по мнению ученых, является рельеф, который начал формироваться еще в начале мезозойской эры. В последующие периоды происходили неоднократные трансгрессии и регрессии моря. К началу четвертичного периода рельеф и гидрографическая сеть Северного Зауралья приняли современный вид. В результате совместного действия ледников и трансгрессии моря на территории Северного Зауралья образовались террасы и окончательно сформировались покровные отложения, которые и являются почвообразующими породами. Наиболее распространены аллювиальные, озерные и озерно-аллювиальные, а также субаэральные покровные отложения. В лесостепной зоне Зауралья почвообразующие породы представлены современными аллювиальными отложениями разного гранулометрического состава, покровными и лессовидными суглинками и глинами. На территории Северного Зауралья почвообразующие породы преимущественно карбонатные, однако часто встречаются выщелоченные или изначально

не содержащие карбонат кальция. Почвообразующие породы и современный педогенез стали причиной почвенного разнообразия и высокой вариабельности свойств, проявляющейся в рамках видовой принадлежности, не говоря о подтипах почв.

Серые лесные почвы распространены в подтайге и лесостепи Зауралья. Они формируются на наиболее дренированных участках – водоразделах и верхней части склонов под березовыми или березово-осиновыми лесами. Различная степень освещенности лесов определяет формирование травостоя с широко варьирующей биомассой, что становится причиной разного уровня плодородия серых лесных почв. Необходимо отметить роль антропогенного фактора, оказывающего довольно сильное влияние на свойства почв. Активная вырубка хвойных и смешанных лесов, под которыми сформировались подзолистые почвы, привела к смене растительных сообществ и резкому усилению дернового процесса (Sorokina, 2010). Это способствовало увеличению вариабельности их свойств.

Очень высокая изменчивость свойств серых лесных почв Западной Сибири отражается на количестве и качестве сельскохозяйственной продукции. Для современного агропромышленного комплекса это считает-

ся недопустимым и требует оптимизации как механической обработки почвы, так и системы удобрений (Kuhling et al., 2017; Остапенко, Тоболова, 2013; Sherstobitov, 2019; Чикишев и др., 2020; Kazak, Loginov, 2020; Киселева, Рзаева, 2021).

Таким образом, учитывая, что для развития сельского хозяйства Сибири необходимы знания о свойствах почв, поставлена цель исследования: изучить физико-химические свойства серых лесных почв и установить характер их неоднородности.

Материалы и методы

В период с 1965 по 2019 г. сотрудниками кафедры почвоведения и агрохимии Государственного аграрного университета Северного Зауралья было заложено 330 полнопрофильных разрезов, охватывающих все подтипы серых лесных почв (Классификация..., 1977) подтаежной и лесостепной зоны Зауралья. В качестве объекта исследований были выбраны целинные серые лесные почвы, которые никогда не использовались в пашне. Морфологические описания почвенных раз-

резов проводили почвоведы А. Г. Карякина, Н. М. Сулимова, Л. Н. Каретин и Д. И. Ерёмин. Одновременно с морфологическим описанием были отобраны почвенные образцы по генетическим горизонтам для более детального изучения и лабораторных анализов.

Гидролитическую кислотность определяли по методу Каппена в модификации ЦИНАО (ГОСТ 26121); сумму обменных оснований – по Каппену-Гильковицу (ГОСТ 27821). Емкость катионного обмена (ЕКО) и степень насыщенности основаниями рассчитывали по общепринятым формулам. Все анализы делали в кафедральной агрохимической лаборатории. Обработку результатов исследований проводили с помощью математических методов вариационной статистики на кафедре математики и информатики ГАУ Северного Зауралья. Вариабельность физико-химических свойств серых почв оценивалась в ходе анализа статистических данных, за основу взята оценка варьирования, предложенная В. И. Савичем (1971) (табл. 1).

Ниже описаны формулы генетического профиля и соответствующие морфологиче-

Таблица 1. Шкала, используемая для оценки уровня варьирования показателей по величине коэффициента вариации, C_v , % (Савич, 1971)

Table 1. The scale used to assess the level of variation of indicators by the value of the variation coefficient, C_v , % (Savich, 1971)

Коэффициент вариации	Варьирование	Балл
0–5	Незначительное	10
6–10		9
11–15	Небольшое	8
16–20		7
21–30	Среднее	6
31–40		5
41–45	Высокое	4
46–50		3
51–60	Очень высокое	2
>60		1

ские признаки изучаемых серых лесных почв. Названия подтипов приводятся по (Классификация..., 1977).

*Почва – светло-серая лесная
тяжелосуглинистая*

A₀ 0–1 см. Лесная подстилка сильной степени разложения. Состоит из опада листьев березы, редко – осины, мелких веточек. Встречаются единичные остатки травянистой растительности.

A₁ 1–15 см. Светло-серый (по шкале Манселла: Hue 10YR 7/1), сухой, тяжелосуглинистый, комковато-пылеватый, слоится, рыхлый, много корней. Переход постепенный.

A₂B 15–20 см. Белесоватый (Hue 10YR 7/2), сухой, среднесуглинистый, слегка уплотнен, пластинчатый, тонкопористый, корни. Переход заметный.

B 20–70 см. Темно-бурый (Hue 10YR 3/3), свежий, тяжелосуглинистый, ореховатый, плотный, тонкопористый, корни. Переход ясный.

BC 70–150 см. Светло-бурый (Hue 10YR 6/6), свежий, легкосуглинистый, неясно выраженной структуры, уплотнен, переход в почвообразующую породу постепенный.

C >150 см. Желто-светло-бурый (Hue 10YR 7/4), среднесуглинистый, уплотнен, бесструктурный, редкие корни.

*Почва – собственно серая лесная
среднесуглинистая*

A₀ 5 см. Лесная подстилка сильной степени разложения, состоит из опада листьев березы, остатков травянистых растений и кустарничков.

A₁ 5–23 см. Серый (по шкале Манселла: Hue 10YR 6/2), в нижней части горизонта светло-серый (Hue 0N 7/0). Свежий, среднесуглинистый, комковато-ореховатый, слегка уплотнен, много корней, переход постепенный.

A₁A₂ 23–32 см. Буровато-светло-серый (Hue 10YR 6/2), свежий, среднесуглинистый, ореховатый, уплотнен, пористый, кремнеземистая присыпка, много корней.

B 32–120 см. Бурый (Hue 10YR 8/5), свежий, тяжелосуглинистый, ореховатый, плотный, корни. Переход постепенный, по наличию карбонатов – ясный.

B_k 120–170 см. Светло-бурый (Hue 10YR 7/6), свежий, среднесуглинистый, непрочно-ореховатый, тонкопористый, уплотнен, редко корни, вскипает от соляной кислоты, карбонаты в виде прожилок. Переход постепенный.

C_k>170 см. Желто-палевый (Hue 5Y 8/3), влажный, среднесуглинистый, бесструктурный, тонкопористый, уплотнен, вскипает от соляной кислоты.

*Почва – темно-серая лесная
тяжелосуглинистая*

A_d 0–3 см. Хорошо развитая дернина, лесной опад листьев березы, остатки надземных частей травянистых растений.

A₁ 3–27 см. Темно-серый (по шкале Манселла: Hue 10YR 3/1), в нижней части становится светлее, свежий, тяжелосуглинистый, комковатый, в нижней части – комковато-ореховатый, рыхлый, много корней. Переход постепенный.

B₁ 27–60 см. Серый с хорошо выраженным буроватым оттенком (Hue 10YR 5/2), свежий, тяжелосуглинистый, плотный, в верхней части комковато-ореховатой структуры, в нижней – ореховатой, с хорошо выраженными по граням структурных отдельностей иллювиальными темно-серыми гляцевыми гумусово-глинистыми пленками, много корней. Переход постепенный.

B₂ 60–120 см. Бурый (Hue 7.5YR 5/3), увлажнен, тяжелосуглинистый, ореховатый, плотный, тонкопористый, корни, переход по-

степенный, по наличию карбонатов ясный по линии вскипания.

V_k 120–170 см. Светло-бурый (Hue 10YR 6/4), свежий, тяжелосуглинистый, структура непрочной-ореховатая, в нижней части – выражена плохо, тонкопористый, уплотнен, редкие корни, вскипает от соляной кислоты, карбонаты в виде прожилок и твердых скоплений. Переход постепенный.

$C_k > 170$ см. Желто-палевый (Hue 5Y 8/3), свежий, тяжелосуглинистый, бесструктурный, тонкопористый, уплотнен, бурно вскипает от соляной кислоты.

Результаты и обсуждение

Серые лесные почвы Зауралья характеризуются в агрономическом отношении сравнительно благоприятными физико-химическими свойствами. Это обусловлено особенностями почвообразующих пород региона, которые преимущественно представлены лёссовидными и покровными суглинками и глинами. В отличие от Европейской части материка, почвообразующие породы изначально содержат карбонаты кальция, препятствующие сильному развитию подзолистого процесса, ограничивая почвообразование выщелачиванием солей и катионов щелочноземельных металлов. Разнообразие рельефа и гранулометрического состава почвообразующих пород способствовало проявлению неоднородности свойств почв Северного Зауралья.

Анализ 96 образцов в подтипе светло-серых лесных почв показал, что сумма обменных оснований варьирует по профилю от 13,6 до 17,7 ммоль(экв)/100 г почвы и зависит в большей степени от содержания физической глины (<0,01 мм). Этим и объясняются более высокие значения в переходном горизонте (BC). В составе поглощенных катионов преобладают катионы кальция, доля которых

составляет 95 %. Остальная часть приходится на катионы магния.

В гумусовом горизонте A_1 светло-серых лесных почв сумма обменных оснований в среднем по выборке составила 17,2 ммоль(экв)/100 г почвы (табл. 2). Отрицательное значение эксцесса (E_x) указывает на то, что распределение значений в выборке ближе к плосковершинному. Поскольку медиана ($Med=18,1$) превышает среднее, а коэффициент асимметрии (A) ниже нуля, следовательно, более половины исследуемых почвенных образцов имеют значение суммы обменных оснований выше среднего. Анализ таких статистических показателей как дисперсия ($\sigma^2=13,7$), размах ($max-min=14,6$) и коэффициент вариации ($Cv=22$ %) позволяет сделать вывод о неоднородности распределения суммы обменных оснований в рассматриваемом генетическом горизонте.

Элювиально-иллювиальный горизонт (A_2B) характеризуется минимальной суммой обменных оснований в профиле светло-серой лесной почвы. Причиной этого является процесс оподзоливания, при котором не только выщелачиваются катионы кальция и магния, но и идет разрушение органоминеральной матрицы, отвечающей за почвенно-поглощающий комплекс. В среднем по выборке сумма обменных оснований ниже, чем в гумусовом горизонте и составляет 13,6 ммоль(экв)/100 г почвы. Величина эксцесса ($E_x = -1,2$) указывает на плосковершинное распределение. Вариабельность средняя – коэффициент вариации достигает 21 % (6 баллов).

В верхней части иллювиального горизонта (B_1) сумма обменных оснований возрастает относительно вышележащего горизонта. В среднем по исследуемым почвенным образцам данный показатель составляет 16,4 ммоль(экв)/100 г почвы. Отклонение

Таблица 2. Статистические характеристики суммы обменных оснований серых лесных почв Северного Зауралья, ммоль(экв)/100 г почвы

Table 2. Statistical characteristics of the total of exchangeable bases of gray forest soils in Northern Trans-Urals, mmol (eq)/100 g of soil

Горизонты	m	Med	Mo	s	σ^2	Ex	A	max-min	min	max	Cv, %
Светло-серая (n=96)											
A ₁	17,2	18,1	15,3	3,7	13,7	-0,9	-0,3	14,6	10,0	24,6	22
A ₂ B	13,6	13,9	10,2	2,9	8,4	-1,2	0,0	12,3	8,1	20,4	21
B ₁	16,4	17,3	17,2	4,2	17,3	-0,6	-0,3	18,0	7,8	25,8	25
B ₂	17,7	18,4	18,6	4,2	17,4	-0,8	-0,1	15,8	10,0	25,8	24
Собственно серая (n=111)											
A ₁	20,8	20,2	17,3	4,8	23,3	1,7	1,1	24,1	13,2	37,3	23
A ₁ A ₂	18,1	17,7	18,0	5,0	25,0	3,5	1,6	25,4	10,2	35,6	28
B ₁	20,5	20,3	20,3	3,7	13,6	-0,3	0,3	17,9	12,2	30,1	18
B ₂	21,7	21,2	24,3	3,6	12,8	-0,5	0,2	17,2	13,5	30,7	17
Темно-серая (n=123)											
A ₁	25,3	25,5	20,3	4,2	18,1	0,7	0,4	23,0	17,2	40,2	17
B ₁	20,0	20,0	20,3	3,6	13,0	0,0	0,7	19,3	12,3	31,6	18
B ₂	18,1	17,5	17,0	2,9	8,6	0,6	0,9	15,3	12,2	27,5	16

Примечание: n – количество разрезов; m – средние значения; Med – медиана; Mo – мода; s – стандартное отклонение; σ^2 – дисперсия выборки; Ex – эксцесс; A – коэффициент асимметрии; min – минимум; max – максимум; Cv – коэффициент вариации, %.

от среднего довольно высокое ($s=4,2$), коэффициент вариации составляет 25 %. В нижней части иллювиального горизонта (B₂) сумма обменных оснований варьирует в очень широком диапазоне – от 10,0 до 25,8 при среднем значении 17,7 ммоль(экв)/100 г. Вариабельность данного показателя средняя (Cv=24 %).

Подтип собственно серых лесных почв, в отличие от светло-серых, развивался под осветленными лиственными лесами с хорошо выраженным травянистым покровом. Оподозливание в этом подтипе проявляется в меньшей степени, однако процесс выщелачивания по-прежнему остается по причине периодически промывного типа водного режима (Sorokina, 2010; Serbari et al., 2017; Kayugina, Eremin, 2022). Сумма обменных оснований в целом по профилю собственно серой лесной почвы варьирует от 18,1 до 21,7 ммоль(экв)/100 г по-

чвы. В верхней части профиля высокие показатели обусловлены содержанием гумусовых веществ, тогда как в иллювиальном горизонте – аккумуляцией физической глины.

В гумусовом горизонте A₁ собственно серых почв сумма обменных оснований максимально составляет 37,3 ммоль(экв)/100 г почвы при среднем значении 20,8 ммоль(экв)/100 г. Положительное значение эксцесса (Ex=1,7) соответствует островершинному распределению. Показатели медиана (Med=20,2) и мода (Mo=17,3), а также положительный коэффициент асимметрии указывают на наличие правого «хвоста», то есть более половины значений в выборке ниже среднего. Наблюдается средняя вариабельность исследуемого показателя (Cv=23 %).

В горизонте A₁A₂ собственно серых лесных почв сумма обменных осно-

ваний в среднем по выборке составляет 18,1 ммоль(экв)/100 г почвы. Распределение островершинное ($E_x=3,5$). Асимметрия правосторонняя ($A=1,6$) – более половины значений в выборке ниже среднего. Высокая дисперсия ($\sigma^2=25$), значительный размах ($\max-\min=25,4$) и коэффициент вариации равный 28 % указывают на среднюю вариабельность.

Сумма обменных оснований верхней части иллювиального горизонта B_1 незначительно выше относительно вышележащего горизонта и в среднем по выборке равна 20,5 ммоль(экв)/100 г почвы с варьированием от 12,2 до 30,1 ммоль(экв)/100 г. Распределение близко к нормальному. Коэффициент вариации значительно ниже, чем в верхних слоях и равен 18 %, что соответствует небольшому варьированию. В нижней части иллювиального горизонта (B_2) сумма обменных оснований в среднем достигает 21,7 ммоль(экв)/100 г почвы. Горизонт B_2 характеризуется меньшей неоднородностью – коэффициент вариации равен 17 %, что соответствует небольшому варьированию (7 баллов).

Темно-серые лесные почвы восточной окраины Зауральского Плато по сумме обменных оснований и составу почвенных катионов сравнимы с лесостепными черноземами, несмотря на проявление процесса иллювиирования и меньшее содержание гумуса (Eremin, 2016; Eremin и др., 2018). В отличие от предыдущих подтипов, в темно-серых лесных почвах максимальная сумма обменных оснований отмечается в гумусовом горизонте (A_1). В среднем по выборке – 25,3 ммоль(экв)/100 г почвы, что обусловлено высоким содержанием гумуса и биогенной аккумуляцией катионов кальция и магния при разложении травянистой растительности (Mikhееva, 2009). Снижение интенсивности промывного режима в темно-серых лесных почвах значительно уменьшает выщелачива-

ние катионов щелочноземельных металлов и вымывание илистых частиц вглубь. Темно-серые лесные почвы преимущественно развиваются на высоких пологоволнистых террасах крупных рек, а также в долинах с хорошо развитой овражно-балочной сетью. Наличие уклонов различной степени крутизны, локальных понижений рельефа и лесистость оказывают существенное влияние на водный режим территории, тем самым увеличивая размах вариации суммы обменных оснований, которая изменяется в диапазоне от 17,2 до 40,2 ммоль(экв)/100 г почвы. Распределение значений в выборке ближе к нормальному, стандартное отклонение не велико ($s=4,2$), вариабельность небольшая ($C_v=17$ %).

В горизонте B_1 , где еще сохраняются признаки оподзоливания в виде кремнеземистой присыпки на гранях почвенных отдельностей, сумма обменных оснований в среднем уменьшается до 20,0 ммоль(экв)/100 г почвы при размахе вариации 19,3 ммоль(экв)/100 г. Максимальное значение в выборке составило 31,6 ммоль(экв)/100 г почвы, что сопоставимо со значениями чернозема выщелоченного лесостепной зоны Зауралья (Eremina, Eremin, 2019). В горизонте B_2 сумма обменных оснований уменьшается до 18,1 ммоль(экв)/100 г почвы, что обусловлено очень низким содержанием гумуса. Показатели медианы, моды и положительный коэффициент асимметрии указывают на то, что более половины значений ниже среднего. Вариабельность показателя небольшая ($C_v=16$ %).

Таким образом, подтипы светло-серых и собственно серых лесных почв характеризуются относительно высокой суммой обменных оснований, однако имеют среднюю степень неоднородности. Данный показатель в гумусовом слое темно-серых лесных почв варьирует от 17,2 до 40,2 ммоль(экв)/100 г при незначительной степени неоднородности.

Минимальная сумма обменных оснований характерна для легкосуглинистых разновидностей темно-серых лесных почв, сформировавшихся преимущественно в западной части Зауралья (Каюгина, 2021).

В составе почвенно-поглощающего комплекса, помимо катионов щелочных и щелочноземельных металлов, находятся алюминий и ионы водорода, которые обуславливают гидролитическую кислотность (H_f) почвы. По данным Каличкина и Павловой (Kalichkin, Pavlova, 2011), ее основу составляет алюминий, доля ионов водорода гораздо меньше (не более 10 %). Гидролитическая кислотность – довольно стабильный показатель относительно других ее видов (актуальной и обменной). Она формируется в результате длительного выщелачивания и оподзоливания. Также она зависит от гранулометрического состава, гумусированности, глубины залегания иллювиально-карбонатного горизонта. Гидролитическая кислотность не оказывает прямого воздействия на рост и развитие растений, в том числе и сельскохозяйственных культур (Eremin, Eremina, 2018). Однако имеется сильная корреляционная связь между значением гидролитической кислотности и кислотностью почвенного раствора (Медведев, Мельник, 2010; Котченко и др., 2019). Поэтому принято считать, что H_f показывает способность почвы к подкислению.

Серые лесные почвы по своей природе изначально характеризуются высокой гидролитической кислотностью, поэтому их принято относить к категории кислых земель. В Западной Сибири, по причине своеобразного почвообразования, серые лесные почвы имеют очень широкий диапазон значений физико-химических свойств (Котченко, Еремина, 2020), что затрудняет их рациональное использование в сельском хозяйстве. В Европейской части России и Белоруссии варьиро-

вание свойств не столь существенное (Дабахова, Кузнецов, 2010; Клебанович и др., 2019).

Многолетние исследования кафедры почвоведения и агрохимии Государственного аграрного университета Северного Зауралья показали, что гидролитическая кислотность в гумусовом горизонте (A_1) светло-серых лесных почв в среднем по выборке составляет 4,6 ммоль(экв)/100 г почвы (табл. 3). Варьирование значений находится в пределах от 2 до 8,5 ммоль(экв)/100 г. Коэффициент вариации, равный 25 %, указывает на среднюю изменчивость показателя. Данный факт отличает светло-серые лесные почвы Западной Сибири от аналогичных почв Европейской части России (Осипов, 2019). Причиной столь высокой изменчивости признака ($C_v=25$ %) является совокупность таких факторов почвообразования, как рельеф и климат, обеспечивающих возможность роста лесов на возвышенностях и карбонатных почвообразующих породах (Degefe et al., 2014). В Европейской части России такие возвышения обычно занимает травянистая растительность, под которой формируются черноземные почвы (Яковлева и др., 2016). На равнинных участках складываются благоприятные условия для промывного типа водного режима, который усиливает выщелачивание и тем самым способствует повышению гидролитической кислотности современных светло-серых лесных почв. В случае формирования почвы на бескарбонатных почвообразующих породах, наличие которых в Западной Сибири неоднократно отмечали ученые (Груздева, Еремин, 2019), усиливается подзолистый процесс, при котором потенциальная кислотность гумусового горизонта увеличивается.

В Северном Зауралье преобладают светло-серые лесные почвы, у которых гидролитическая кислотность в горизонте A_1 находится в интервале от 3,5 до 4,9 ммоль(экв)/100 г

Таблица 3. Статистические характеристики гидролитической кислотности серых лесных почв Северного Зауралья, ммоль(экв)/100 г почвы

Table 3. Statistical characteristics of hydrolytic acidity of gray forest soils in Northern Trans-Urals, mmol (eq)/100 g of soil

Горизонты	m	Med	Mo	s	σ^2	Ex	A	max-min	min	max	Cv, %
Светло-серая (n=96)											
A ₁	4,6	4,5	4,5	1,1	1,3	0,8	0,7	6,5	2,0	8,5	25
A ₂ B	4,1	4,1	3,8	0,9	0,8	0,0	-0,4	4,5	1,3	5,8	21
B ₁	3,5	3,7	3,8	0,9	0,8	-0,5	0,0	3,7	1,8	5,5	25
B ₂	2,9	2,7	2,4	1,0	0,9	-0,4	0,4	4,3	1,2	5,5	33
Собственно серая (n=111)											
A ₁	5,2	5,1	4,2	1,3	1,7	-0,6	0,2	5,5	2,5	8,0	25
A ₁ A ₂	5,6	5,7	5,7	1,2	1,3	-0,2	0,3	5,3	3,3	8,6	21
B ₁	3,9	4,0	3,8	0,8	0,7	0,3	-0,2	4,2	1,6	5,8	21
B ₂	3,0	2,8	2,8	0,9	0,9	0,5	0,7	4,3	1,1	5,4	31
Темно-серая (n=123)											
A ₁	6,8	7,0	10,4	3,0	8,7	-1,0	0,0	11,9	1,1	13,0	43
B ₁	5,8	6,0	2,3	2,9	8,2	-0,9	0,2	11,9	0,8	12,7	49
B ₂	4,5	4,3	5,0	2,6	6,5	-0,2	0,6	11,2	0,9	12,1	57

Примечание: n – количество разрезов; m – средние значения; Med – медиана; Mo – мода; s – стандартное отклонение; σ^2 – дисперсия выборки; Ex – эксцесс; A – коэффициент асимметрии; min – минимум; max – максимум; Cv – коэффициент вариации, %.

почвы (рис. 1а). Это 60 % исследованных образцов. Горизонт A₂B светло-серых лесных почв характеризуется максимальным проявлением подзолистого процесса. В среднем по выборке гидролитическая кислотность равна 4,1 ммоль(экв)/100 г почвы, что на 11 % ниже значений гумусового горизонта. Размах вариации меньше, чем в вышележащем горизонте и составляет 4,5 ммоль(экв)/100 г в диапазоне от 1,3 до 5,8 ммоль(экв)/100 г почвы. Изменчивость гидролитической кислотности оценивается как средняя (Cv=21 %). В верхней части иллювиального горизонта (B₁) H₊ уменьшается относительно горизонта A₂B. В среднем по исследуемым образцам равна 3,5 ммоль(экв)/100 г почвы при стандартном отклонении 0,9 ммоль(экв)/100 г. Размах вариации составляет 3,7 в диапазоне от 1,8 до 5,5 ммоль(экв)/100 г почвы. Варьирова-

ние гидролитической кислотности в горизонте B₁ выше, чем в верхней части профиля (Cv=25 %).

В нижней части иллювиального горизонта (B₂) среднее значение гидролитической кислотности снижается до 2,9 ммоль(экв)/100 г почвы при стандартном отклонении 1,0 ммоль(экв)/100 г и коэффициенте вариации 33 %, что соответствует средней степени изменчивости (5 баллов).

Собственно серые лесные почвы имеют схожие со светло-серыми морфогенетические признаки. Однако отличительной особенностью подтипа собственно серых почв является более высокое содержание гумуса (Еремин и др., 2018), обусловленное формированием их при преобладающем воздействии дернового процесса над элювиальным в силу благоприятного химического состава

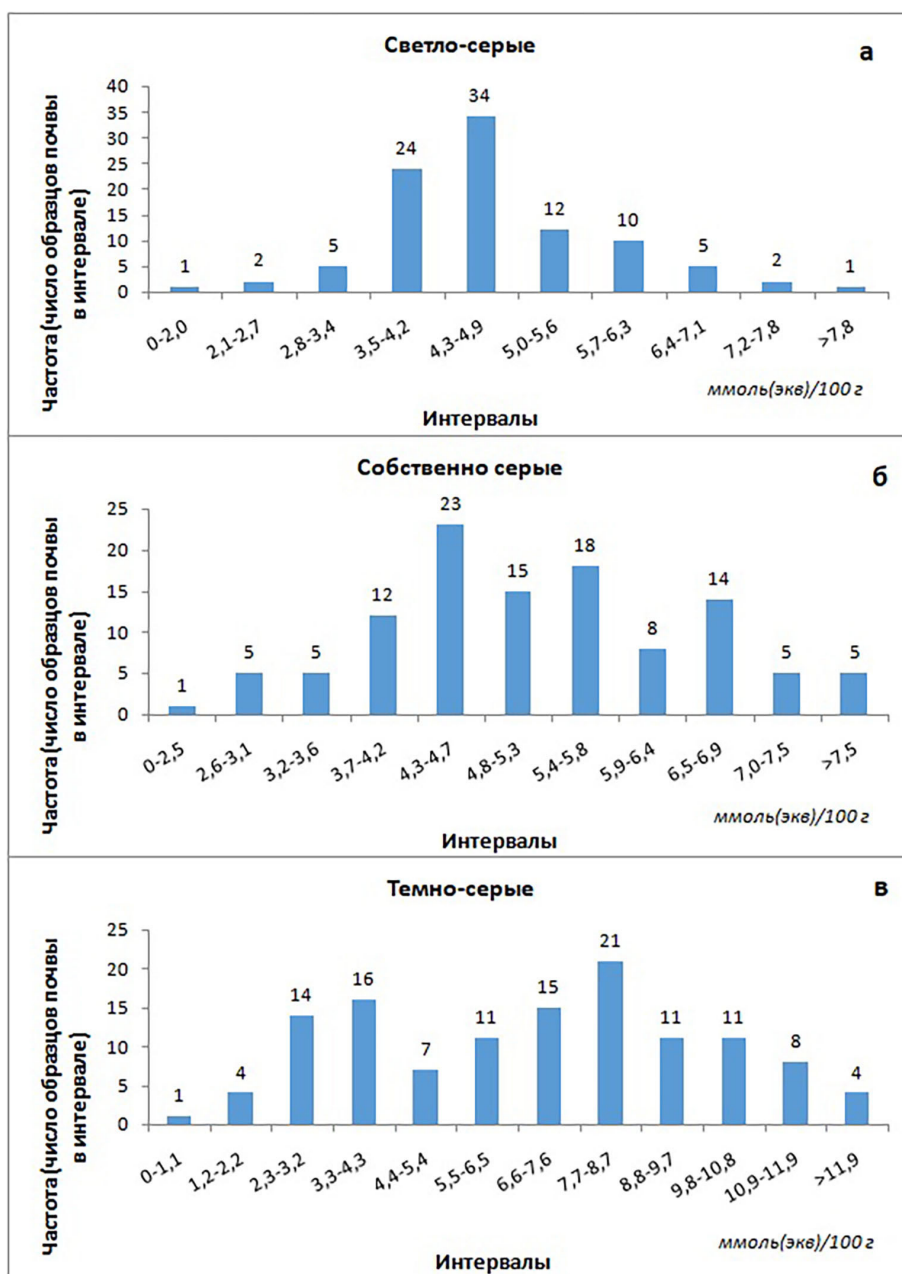


Рис. 1. Гистограммы распределения гидролитической кислотности в горизонте A_1 разных подтипов серых лесных почв

Fig. 1. Histograms of distribution of hydrolytic acidity in the A_1 horizon of different subtypes of gray forest soils

продуктов разложения лесного опада. В отличие от черноземов, серые лесные почвы Зауралья развиваются в условиях промывного, редко периодически промывного типа водного режима (Каретин, 1990). Это усиливает

процесс выщелачивания катионов кальция и магния из почвенно-поглощающего комплекса серых лесных почв путем замещения их ионами водорода, а позже – катионами алюминия, образующимися при разрушении

алюмосиликатной части почвы. Таким образом, увеличение емкости катионного обмена серой лесной почвы происходит за счет проявления дернового процесса, но в условиях сильного выщелачивания почвенно-поглощающий комплекс насыщается катионами алюминия, что приводит к повышению гидролитической кислотности. Несмотря на меньшую степень оподзоливания, гидролитическая кислотность гумусового горизонта собственно серой лесной почвы выше значений светло-серых лесных почв: A_1 –5,2; A_1A_2 –5,6 ммоль(экв)/100 г. Значение H_r в гумусовом горизонте (A_1) изменяется в широком диапазоне – от 2,5 до 8,0 ммоль(экв)/100 г почвы. Отрицательный коэффициент эксцесса указывает, что значения рассеяны относительно среднего, асимметрия незначительна. Анализ таких показателей вариационной статистики как стандартное отклонение, равное 1,3 ммоль(экв)/100 г, значительный размах вариации, составляющий 5,5 ммоль(экв)/100 г, а также значение коэффициента вариации 25 %, позволяет сделать вывод о средней изменчивости гидролитической кислотности в верхней части почвенного профиля. Более чем у половины исследованных образцов собственно серых лесных почв гидролитическая кислотность в горизонте A_1 выше среднего по выборке ($m=5,2$ ммоль(экв)/100 г почвы) (рис. 1б).

В горизонте A_1A_2 собственно серых лесных почв гидролитическая кислотность варьирует в пределах 3,3–8,6 ммоль(экв)/100 г почвы при коэффициенте вариации 21 %, что соответствует средней степени изменчивости. В верхней части иллювиального горизонта (B_1) среднее значение гидролитической кислотности составляет 3,9 ммоль(экв)/100 г почвы. Неоднородность H_r выражается в широком диапазоне значений от 1,6 до 5,8 ммоль(экв)/100 г почвы при коэффици-

енте вариации 21 %. В нижней части иллювиального горизонта (B_2) средний показатель гидролитической кислотности по выборке снижается до 3,0 ммоль(экв)/100 г почвы при коэффициенте варьирования 31 %, что соответствует 5 баллам.

Темно-серые лесные почвы, обладая высокой гумусированностью и минимальным проявлением процессов оподзоливания, внешне схожи с черноземами лесостепной зоны (Kuznetsova et al., 2009). Тем не менее физико-химические свойства темно-серых лесных почв варьируют в широком диапазоне. В гумусовом горизонте (A_1) гидролитическая кислотность в среднем по выборке равна 6,8 ммоль(экв)/100 г почвы при стандартном отклонении 3 ммоль(экв)/100 г почвы. Размах значений составляет 11,9 ммоль(экв)/100 г почвы при максимальном значении 13,0 ммоль(экв)/100 г почвы. В лесостепной зоне Зауралья встречаются участки темно-серых лесных почв, где гидролитическая кислотность практически отсутствует (1,1 ммоль(экв)/100 г почвы). Это указывает на полное отсутствие способности почвы подкислять раствор. Коэффициент вариации достигает рекордных значений – 43 % (высокая степень изменчивости). В Северном Зауралье преобладают темно-серые почвы с гидролитической кислотностью в горизонте A_1 свыше 6,5 ммоль(экв)/100 г почвы (рис. 1в).

В горизонте B_1 гидролитическая кислотность в среднем по выборке составляет 5,8 ммоль(экв)/100 г почвы при стандартном отклонении 2,9 ммоль. Размах значений не отличается от вышележащего горизонта. Неоднородность выборки по гидролитической кислотности высокая – коэффициент варьирования достигает 49 %, что по шкале В.И. Савича (1971) соответствует высокой степени изменчивости (3 балла). При изучении 123 почвенных разрезов также было вы-

явлено существенное варьирование глубины залегания карбонатов кальция. В тех разрезах, где линия вскипания максимально приближалась к гумусовому слою, гидролитическая кислотность в горизонтах A_1 и B_1 была минимальной, достигая 0,8 ммоль(экв)/100 г почвы. В почвах, где H_r достигала максимальных значений (до 13 ммоль(экв)/100 г почвы), карбонаты кальция обнаруживались только в материнской породе на глубине 2 и более метров.

Близость карбонатов к иллювиальному горизонту (B_2) обусловила общее понижение гидролитической кислотности. В среднем для темно-серых лесных почв она составляет 4,5 ммоль(экв)/100 г почвы при варьировании в пределах от 0,9 до 12,1 ммоль(экв)/100 г почвы. Вариабельность очень высокая ($C_v=57\%$).

Ёмкость катионного обмена (ЕКО) один из важнейших показателей физико-химических свойств, который зависит от гранулометрического состава и гумусированности почвы. С ЕКО связаны также физические свойства, которые могут быть благоприятными или неблагоприятными для растений в зависимости от состава катионов, насыщающих почвенно-поглощающий комплекс (Гедройц, 1975; Кленов, Якутин, 2017).

В гумусовом горизонте A_1 светло-серых лесных почв ёмкость катионного обмена (ЕКО) варьирует в пределах от 12,2 до 31 ммоль(экв)/100 г почвы, в среднем по выборке она равна 21,9 ммоль(экв)/100 г (табл. 4). Показатели медианы ($Med=22,1$) и моды ($Mo=24,8$) указывают на то, что большая часть значений в выборке выше среднего. Это позволяет утверждать, что светло-серые

Таблица 4. Статистические характеристики ёмкости катионного обмена серых лесных почв Северного Зауралья, ммоль(экв)/100 г почвы

Table 4. Statistical characteristics of the cation exchange capacity of gray forest soils in Northern Trans-Urals, mmol (eq)/100 g of soil

Горизонты	m	Med	Mo	s	σ^2	Ex	A	max-min	min	max	C_v , %
Светло-серая (n=96)											
A_1	21,9	22,1	24,8	4,2	17,4	-0,7	-0,2	18,8	12,2	31,0	19
A_2B	17,7	18,2	21,5	3,4	11,7	-1,3	-0,2	13,0	10,8	23,8	19
B_1	19,9	21,0	21,0	4,3	18,7	-0,7	-0,4	18,4	10,2	28,6	22
B_2	20,6	20,7	24,6	4,2	17,7	-0,9	-0,1	16,7	12,3	29,0	20
Собственно серая (n=111)											
A_1	26,0	25,7	24,9	5,6	31,6	1,1	0,8	28,4	15,8	44,2	22
A_1A_2	23,6	23,3	24,6	5,6	31,6	2,4	1,2	29,3	13,5	42,8	24
B_1	24,5	24,1	21,5	3,8	14,4	-0,4	0,3	17,6	16,2	33,8	16
B_2	24,7	24,2	23,4	4,0	15,9	-0,6	0,2	19,0	15,9	34,9	16
Темно-серая (n=123)											
A_1	32,1	32,2	34,7	5,7	32,9	0,0	0,3	27,7	20,1	47,9	18
B_1	25,8	25,1	22,7	5,2	27,6	0,2	0,6	25,8	13,7	39,4	20
B_2	22,6	22,3	22,8	4,4	19,1	0,3	0,8	21,4	15,2	36,6	19

Примечание: n – количество разрезов; m – средние значения; Med – медиана; Mo – мода; s – стандартное отклонение; σ^2 – дисперсия выборки; Ex – эксцесс; A – коэффициент асимметрии; min – минимум; max – максимум; C_v – коэффициент вариации, %.

лесные почвы Северного Зауралья обладают хорошей поглотительной способностью. Вариабельность ЕКО небольшая – коэффициент вариации составляет 19 % (7 баллов).

В элювиально-иллювиальном горизонте (A₂B) средний показатель ЕКО по выборке снижается до 17,7 ммоль(экв)/100 г почвы. Отмечается разброс значений относительно среднего, что соответствует плосковершинному распределению с эксцессом равным –1,3. Вариабельность значений емкости катионного обмена небольшая (C_v=19 %). В иллювиальном горизонте (B₁) средняя по выборке емкость катионного обмена повышается до 19,9 ммоль(экв)/100 г почвы. Значения медианы и моды показывают, что большая часть значений в выборке выше среднего. Коэффициент вариации, равный 22 %, указывает на среднее варьирование ЕКО в пределах рассматриваемого генетического горизонта. В нижней части иллювиального горизонта (B₂) наблюдается незначительное повышение средней ЕКО до 20,6 ммоль(экв)/100 г почвы с варьированием значений в диапазоне от 12,3 до 29 ммоль(экв)/100 г. Распределение плосковершинное (E_x= –0,9), асимметрия незначительна. Коэффициент вариации равен 20 %, что соответствует небольшой изменчивости емкости катионного обмена.

Подтип серых лесных почв характеризуется более высоким содержанием гумуса в верхней части профиля, поэтому емкость катионного обмена у них выше, чем в светло-серых лесных почвах. Анализ выборки из 111 почвенных разрезов показал, что величина емкости катионного обмена в среднем составляет 26 ммоль(экв)/100 г почвы с варьированием в диапазоне от 15,8 до 44,2 ммоль(экв)/100 г. Анализ показателей вариации позволяет сделать вывод о средней изменчивости ЕКО в гумусовом горизонте. В горизонте A₁A₂ емкость катионного обмена

на снижается до 23,6 ммоль(экв)/100 г почвы в среднем по выборке. Причиной этого является меньшая гумусированность и обеднение горизонта элементарными почвенными частицами, размеры которых меньше 0,01 мм (Mikheeva, Kuz'mina, 2000). Коэффициент эксцесса, равный 2,4, указывает на островершинное распределение. Более половины почвенных образцов в выборке имеют ЕКО ниже среднего, поскольку асимметрия правосторонняя (среднее больше медианы). Вариабельность средняя (C_v=24 %), что соответствует 6 баллам.

Емкость катионного обмена в иллювиальных горизонтах (B₁ и B₂) в среднем по выборке равна 24,5–24,7 ммоль(экв)/100 г и по статистическим параметрам горизонт является однородным. Коэффициент варьирования составляет 16 %, что соответствует небольшому уровню изменчивости (7 баллов).

Темно-серые лесные почвы отличаются от других подтипов высоким плодородием и благоприятными, с агрономической точки зрения, физико-химическими свойствами. Данный подтип в Западной Сибири наиболее изучен, поскольку именно он использовался при расширении пахотного фонда после распашки черноземов. В настоящее время целинных темно-серых лесных почв в Северном Зауралье осталось крайне мало. Сгруппированные данные основных свойств, охватывающих большую территорию, считаются наиболее ценными, поскольку по ним можно судить о региональных особенностях почвообразования и рационального землепользования.

Темно-серые лесные почвы имеют более высокую емкость катионного обмена в верхней части почвенного профиля в сравнении со светло-серыми и собственно серыми лесными почвами. В гумусовом горизонте ЕКО изменяется в пределах от 20,1

до 47,9 ммоль(экв)/100 г почвы, при среднем значении 32,1 ммоль(экв)/100 г. Поскольку коэффициент эксцесса равен нулю, а значение коэффициента асимметрии чуть выше нуля ($A=0,3$), значения в выборке распределены симметрично относительно среднего. Вариабельность небольшая ($Cv=18\%$). С глубиной содержание гумуса в темно-серых лесных почвах уменьшается, что отражается на величине емкости катионного обмена. В среднем по выборке она составляет 25,8 ммоль(экв)/100 г почвы. Значения изменяются в диапазоне от 13,7 до 39,4 ммоль(экв)/100 г почвы при небольшой вариабельности ($Cv=20\%$). В нижней части иллювиального горизонта емкость катионного обмена продолжает снижаться, достигая в среднем по выборке 22,6 ммоль(экв)/100 г почвы. Основная часть почвенных образцов имеет ЕКО ниже среднего, на что указывают положительный коэффициент асимметрии, а также значение медианы ниже среднего. Вариабельность небольшая ($Cv=19\%$, 7 баллов).

Степень насыщенности почв основаниями является комплексным показателем физико-химических свойств, поскольку для его расчета используют сумму обменных оснований, гидролитическую кислотность и емкость катионного обмена. С агрохимической точки зрения она также важна. В определенной мере степень насыщенности основаниями характеризует буферную способность почвы, ее кислотно-щелочную характеристику и устойчивость к техногенному воздействию (Motorin et al., 2018). В аграрном секторе по этому показателю принимается решение об известковании почвы, поскольку известно, что при снижении степени насыщенности основаниями менее 75 % от емкости катионного обмена в почве начинается процесс оподзоливания (Kalichkin, Pavlova, 2011), который нельзя допускать на пахотных

землях, особенно в Западной Сибири (Самсонова и др., 2019).

Степень насыщенности основаниями гумусового горизонта (A_1) светло-серой лесной почвы в среднем по выборке равна 79 % от ЕКО (табл. 5). Данный показатель изменяется в диапазоне от 70 до 89 % с размахом значений 19 % от ЕКО. Степень насыщенности основаниями горизонта A_1 незначительно изменяется в пределах выборки, о чем свидетельствует минимальный коэффициент варьирования (6 %; 9 баллов).

В горизонте (A_2B) насыщенность поглощающего комплекса катионами щелочноземельных металлов снижается незначительно. В среднем она составляет 77 % от ЕКО в том же диапазоне варьирования, что и у вышележащего горизонта. В целом можно отметить однородность верхнего слоя светло-серой лесной почвы по степени насыщенности основаниями, что делает возможным смешивания горизонтов A_1 и A_2B при формировании полноценного пахотного горизонта. Коэффициент вариабельности равен 5 %, что соответствует незначительной изменчивости.

Верхняя часть иллювиального горизонта (B_1) не подвержена выщелачиванию, поэтому степень насыщенности основаниями в среднем по выборке достигает 82 % от емкости катионного обмена. В нижней части (B_2) данный показатель возрастает до 86 %, что соответствует высокому уровню насыщения основаниями почвенно-поглощающего комплекса. Размах значений по всему иллювиальному горизонту достигает 24 % в абсолютных величинах. Необходимо отметить, что в выборке присутствуют разрезы светло-серых лесных почв, где очень высокая степень насыщенности основаниями в иллювиальном горизонте, достигающая максимальных значений 95 % от ЕКО, что делает их наиболее перспектив-

Таблица 5. Статистические характеристики степени насыщенности основаниями серых лесных почв Северного Зауралья, %

Table 5. Statistical characteristics of the degree of base saturation of gray forest soils in Northern Trans-Urals, %

Горизонты	m	Med	Mo	s	σ^2	Ex	A	max-min	min	max	Cv, %
Светло-серая (n=96)											
A ₁	79	79	81	5	22	-0,8	0,1	19	70	89	6
A ₂ B	77	76	73	4	14	0,6	0,7	19	70	89	5
B ₁	82	82	89	5	28	-0,8	-0,1	23	71	94	7
B ₂	86	86	90	5	28	-0,5	-0,4	24	71	95	6
Собственно серая (n=111)											
A ₁	80	79	78	4	12	-0,7	0,1	16	72	88	4
A ₁ A ₂	76	76	72	4	15	0,2	0,5	19	67	86	5
B ₁	84	84	81	4	14	-0,2	-0,1	19	75	94	5
B ₂	88	88	92	3	10	0,0	-0,5	16	79	95	4
Темно-серая (n=123)											
A ₁	79	78	70	7	53	-1,1	0,3	28	67	95	9
B ₁	78	75	70	9	72	-1,3	0,3	30	65	95	11
B ₂	81	80	92	9	73	-1,3	-0,1	30	65	95	11

Примечание: n – количество разрезов; m – средние значения; Med – медиана; Mo – мода; s – стандартное отклонение; σ^2 – дисперсия выборки; Ex – эксцесс; A – коэффициент асимметрии; min – минимум; max – максимум; Cv – коэффициент вариации, %.

ными для вовлечения в пахотный фонд Северного Зауралья.

Собственно серые лесные почвы по степени насыщенности основаниями не отличаются от светло-серых лесных. Средняя величина в гумусовом горизонте (A₁) по выборке составляет 80 % от емкости катионного обмена с варьированием в диапазоне от 72 до 88 % от ЕКО. Вариабельность степени насыщенности в рамках собственно серых лесных почв незначительная – коэффициент вариации не превышает 5 %. В более глубоких слоях существенной разницы относительно светло-серых лесных почв не обнаружено, что позволяет объединить два подтипа в одну агропроизводственную группу.

Несмотря на высокую гумусированность, темно-серые лесные почвы по степени насыщенности основаниями отличаются от черноземов (Котченко, Еремина, 2020). В среднем

по выборке она в горизонте A₁ составляет 79 % от ЕКО, что соответствует уровню предыдущих подтипов. В ходе анализа было выявлено, что часть темно-серых лесных почв характеризуется средней степенью насыщенности поглощающего комплекса основаниями – 67 % от ЕКО, что свойственно подзолистым почвам Северного Зауралья. Такие почвы – изначально кислые и их вовлечение в сельскохозяйственный оборот потребует серьезных капиталовложений для нейтрализации кислотности. Максимальная степень насыщенности основаниями была на отметке 95 % от ЕКО, что указывает на наличие в Северном Зауралье почв с очень высоким содержанием кальция и магния в поглощающем комплексе. Такие почвы обычно формируются при близком залегании карбонатов кальция.

В иллювиальном горизонте степень насыщенности основаниями в среднем по вы-

борке возрастает до 81 % от емкости катионного обмена. Несмотря на значительный размах значений (от 65 до 95 %), варьирование оценивается как небольшое ($C_v=11$ %).

Заключение

Серые лесные почвы восточной окраины Зауральского Плато имеют сравнительно благоприятные физико-химические свойства в агрономическом отношении. По мере уменьшения интенсивности выщелачивания сумма обменных оснований в гумусовых горизонтах возрастает от 17,2 в светло-серых до 25,3 ммоль(экв)/100 г почвы в темно-серых.

Выявлена высокая степень варьирования гидролитической кислотности в гумусовом горизонте темно-серых лесных почв Северного Зауралья от 1,1 до 13,0 ммоль(экв)/100 г почвы (коэффициент вариации равен 43 %, что соответствует высокой изменчивости). В светло-серых и собственно серых подтипах гидролитическая кислотность характеризуется меньшими значениями – 4,6 и 5,2 ммоль(экв)/100 г почвы соответственно.

Поглотительная способность серых лесных почв относительно высока, даже у подтипа светло-серых, где она варьирует в широком диапазоне – от 12,2 до 31,0 ммоль(экв)/100 г

почвы. В темно-серых почвах Северного Зауралья в среднем емкость катионного обмена составляет 32,1 ммоль(экв)/100 г почвы, уменьшаясь с глубиной до 22,6 ммоль(экв)/100 г.

С повышением гумусированности в подтипе темно-серых лесных почв возрастает поглотительная способность, что в условиях периодически промывного типа водного режима и выщелачивания приводит к повышению гидролитической кислотности гумусового горизонта. Степень насыщенности основаниями в темно-серых лесных почвах достигает 79 % от емкости катионного обмена с варьированием значений от 67 до 95 %.

Схожие физико-химические свойства светло-серых и собственно серых лесных почв позволяют объединить их в одну агропроизводственную группу для разработки единой системы земледелия и расширенного воспроизводства плодородия. При сельскохозяйственном использовании темно-серых лесных почв необходимо учитывать очень высокую вариабельность физико-химических свойств. Мероприятия по улучшению гумусового состояния серых лесных почв должны сопровождаться обязательным известкованием для насыщения почвенно-поглощающего комплекса катионами кальция и магния.

Список литературы / References

Гедройц К.К. (1975) *Избранные научные труды*. М., Наука, 638 с. [Gedroits K.K. (1975) *Selected works*. Moscow, Nauka, 638 p. (in Russian)]

Груздева Н.А., Ерёмин Д.И. (2019) Изменение химических свойств светло-серых лесных почв Северного Зауралья в процессе их сельскохозяйственного использования. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*, 10: 56–62 [Gruzdeva N.A., Yeremin D.I. (2019) The change of the chemical properties of light gray forest soils of Northern Trans-Urals during their agricultural use. *Bulletin of Altai State Agricultural University* [Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 10: 56–62 (in Russian)]

Дабахова Е.В., Кузнецов В.А. (2010) Физико-химические свойства темно-серых лесных и черноземных почв Нижегородской области. *Агрохимический вестник*, 3: 2–4 [Dabakhova E.V., Kuznetsov V.A. (2010) The physical-chemical properties of the dark gray forest and chernozem soils of Nizhniy Novgorod region. *Agrochemical Herald* [Agrokhimicheskii vestnik], 3: 2–4 (in Russian)]

Еремин Д. И., Груздева Н. А., Еремина Д. В. (2018) Изменение гумусового состояния серых лесных почв Восточной окраины Зауральского Плато под действием длительной распашки. *Почвоведение*, 7: 826–835 [Eremin D. I., Gruzdeva N. A., Eremina D. V. (2018) Changes in the humus component of gray forest soils on the eastern outskirts of the Trans-Ural Plateau under long-term plowing. *Soil Science* [Pochvovedenie], 7: 826–835 (in Russian)]

Каретин Л. Н. (1990) *Почвы Тюменской области*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 286 с. [Karetin L. N. (1990) *Soils of the Tyumen region*. Novosibirsk, Nauka, Siberian Branch, 286 p. (in Russian)]

Каюгина С. М. (2021) Сравнительная характеристика подтипов серых лесных почв Северного Зауралья по гранулометрическому составу. *Мир инноваций*, 4: 3–6 [Kayugina S. M. (2021) Comparative characteristics of subtypes of gray forest soils of the Northern Trans-Urals by granulometric composition. *World of Innovation* [Mir innovatsii], 4: 3–6 (in Russian)]

Киселева Т. С., Рзаева В. В. (2021) Влияние основной обработки почвы на урожайность зерно-бобовых культур в северной лесостепи Тюменской области. *Достижения науки и техники АПК*, 35(1): 21–25 [Kiseleva T. S., Rzaeva V. V. (2021) Influence of the primary tillage on the yield of leguminous crops in the northern forest-steppe of the Tyumen region. *Achievements of Science and Technology of the Agro-Industrial Complex* [Dostizheniya nauki i tekhniki APK], 35(1): 21–25 (in Russian)]

Классификация и диагностика почв СССР (1977) М., Колос, 223 с. [A classification of soils of the USSR and their diagnostics (1977) Moscow, Kolos, 223 p. (in Russian)]

Клебанович Н. В., Киндеев А. Л., Сазонов А. А., Червань А. Н., Домась А. С., Ереско М. А., Ефимова И. А. (2019) Пространственная неоднородность почвенного покрова и агрохимических показателей почв Солигорского района. *Земля Беларуси*, 1: 39–48 [Klebanovich N. V., Kindeev A. L., Sazonov A. A., Chervan A. N., Domas A. S., Yeresko M. A., Efimova I. A. (2019) Spatial inhomogeneity of soil cover structure and agrochemical indicators of the Soligorsk district. *Land of Belarus* [Zemlya Belarusi], 1: 39–48 (in Russian)]

Кленов Б. М., Якутин М. В. (2017) Емкость катионного обмена и органическая составляющая выщелоченных черноземов Приобья. *Интерэкспо Гео-Сибирь*, 4(2): 166–170 [Klenov B. M., Yakutin M. V. (2017) Cation exchange capacity and organic constituent of leached chernozems of near-Ob river area. *Interexpo Geo-Siberia* [Intereksppo Geo-Sibir'], 4(2): 166–170 (in Russian)]

Котченко С. Г., Груздева Н. А., Еремин Д. И. (2019) Динамика химических свойств серой лесной почвы Северного Зауралья при интенсивном ее использовании в пашне. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*, 11: 49–56 [Kotchenko S. G., Gruzdeva N. A., Eremin D. I. (2019) The chemical property dynamics of gray forest soil of the northern Trans-Urals under intensive use in arable land. *Bulletin of Altai State Agricultural University* [Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 11: 49–56 (in Russian)]

Котченко С. Г., Еремина Д. В. (2020) Агрогенные изменения химических свойств темно-серых лесных почв Северного Зауралья. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*, 10: 42–50 [Kotchenko S. G., Eremina D. V. (2020) Agrogenic changes in chemical properties of dark gray forest soils of the northern Trans-Urals. *Bulletin of Altai State Agricultural University* [Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 10: 42–50 (in Russian)]

Медведев В. В., Мельник А. И. (2010) Неоднородность агрохимических показателей почвы в пространстве и во времени. *Агрохимия*, 1: 20–26 [Medvedev V. V., Mel'nik A. I. (2010)

Heterogeneity of soil agrochemical properties in the space and the time. *Agrochemistry* [Agrokhimiya], 1: 20–26 (in Russian)]

Осипов А. И. (2019) История и практические аспекты известкования кислых почв в России. *Агрохимический вестник*, 3: 28–36 [Osipov A. I. (2019) History and practical aspects of acid soils liming in Russia. *Agrochemical Herald* [Agrokhimicheskii vestnik], 3: 28–36 (in Russian)]

Остапенко А. В., Тоболова Г. В. (2013) Изучение полиморфизма авенина сортов овса посевого (*Avena sativa* L.) в Тюменской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*, 171: 38–41 [Ostapenko A. V., Tobolova G. V. (2013) Studies of avenin polymorphism of oats varieties (*Avena sativa* L.) under condition of Tyumen region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding* [Trudy po prikladnoi botanike, genetike i seleksii], 171: 38–41 (in Russian)]

Савич В. И. (1971) Варьирование свойств почв во времени и пространстве. *Сборник научных трудов Российской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева*, 162: 111–115 [Savich V. I. (1971) Variation of soil properties in time and space. *A collection of works of Russian Timiryazev Agricultural Academy* [Sbornik nauchnykh trudov Rossiiskoi sel'skokhozyaistvennoi akademii im. K. A. Timiryazeva], 162: 111–115 (in Russian)]

Самсонова В. П., Кротов Д. Г., Кондрашкина М. И., Дядькина С. Е. (2019) Оценка динамики агрохимических свойств пахотных почв. *Проблемы агрохимии и экологии*, 2: 54–59 [Samsonova V. P., Krotov D. G., Kondrashkina M. I., Dyadkina S. E. (2019) The dynamics of agrochemical properties of arable soils. *Problems of Agrochemistry and Ecology* [Problemy agrokhimii i ekologii], 2: 54–59 (in Russian)]

Чикишев Д. В., Абрамов Н. В., Ларина Н. С., Шерстобитов С. В. (2020) Формирование химического состава зерна яровой пшеницы при различном уровне минерального питания. *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*, 10(3): 496–505 [Chikishev D. V., Abramov N. V., Larina N. S., Sherstobitov S. V. (2020) Chemical composition of spring wheat at different levels of mineral nutrition. *Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology* [Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya], 10(3): 496–505 (in Russian)]

Яковлева Е. В., Степанова Л. П., Писарева А. В. (2016) Генетико-химическая и агроэкономическая характеристика пахотных темно-серых лесных почв. *Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П. А. Костычева*, 2: 63–68 [Yakovleva E. V., Stepanova L. P., Pisareva A. V. (2016) Genetic-chemical and agroeconomic characteristics of arable dark grey forest soil. *Bulletin of the P. A. Kostychev Ryazan State Agrotechnological University* [Vestnik Ryazanskogo gosudarstvennogo agrotekhnologicheskogo universiteta im. P. A. Kostycheva], 2: 63–68 (in Russian)]

Cerbari V., Lungu M., Stahi M. (2017) Genesis and evolution of forest and arable soils from Codri area formed under deciduous forest vegetation. *Scientific Papers. Series A. Agronomy*, LX: 36–41

Defegie D. T., Fleischer E., Klemm O., Soromotin A. V., Soromotina O. V., Tolstikov A. V., Abramov N. V. (2014) Climate extremes in south Western Siberia: past and future. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*, 28(8): 2161–2173

Eremin D. I. (2016) Changes in the content and quality of humus in leached chernozems of the Trans-Ural forest-steppe zone under the impact of their agricultural use. *Eurasian Soil Science*, 49(5): 538–545

Eremin D. I., Eremina D. V. (2018) Simulation the fertility parameters of artificial soils for green zones in the infrastructure of cities in Western Siberia. *Journal of Environmental Management and Tourism*, 9(3): 599–604

Eremina D., Eremin D. (2019) Fertility of agrogenic and postagrogenic chernozems of Western Siberia. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 403(1): 012173

Kalichkin V. K., Pavlova A. I. (2011) Application of automated geoimage analysis methods for agro-ecological assessment of lands. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 17(5): 649–654

Kayugina S., Eremin D. (2022) Microaggregate composition as a factor of variability in the physical properties of gray forest soils in Western Siberia. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 1043(1): 012015

Kazak A. A., Loginov Y. P. (2020) The yield and baking quality of Siberia-bred spring soft wheat varieties in the north forest-steppe of the Tyumen region. *Amazonia Investiga*, 9(29): 124–136

Kuhling I., Redozubov D., Broll G., Trautz D. (2017) Impact of tillage, seeding rate and seeding depth on soil moisture and dryland spring wheat yield in Western Siberia. *Soil and Tillage Research*, 170: 43–52

Kuznetsova I. V., Tikhonravova P. I., Bondarev A. G. (2009) Changes in the properties of cultivated gray forest soils after their abandoning. *Eurasian Soil Science*, 42(9): 1062–1070

Mikheeva I. V. (2009) Divergence of probability distribution of the soil properties as a quantitative characteristic of the soil cover transformation. *Contemporary Problems of Ecology*, 2(6): 667–670

Mikheeva I. V., Kuz'mina E. D. (2000) Statistical characteristics of soil particle-size composition formula. *Eurasian Soil Science*, 33(7): 713–722

Motorin A. S., Iglovikov A. V., Bukin A. V. (2018) Changing in water-physical properties of drained peat soils during extraction and exploration of minerals in the conditions of the northern urals. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 194(8): 082026

Sherstobitov S. (2019) The results of the differential mineral fertilization in the automatic mode according to the task map. *IOP Conference Series: Materials Science and Engineering*, 537(6): 062011

Sorokina O. A. (2010) Diagnostic parameters of soil formation in grey forest soils of abandoned fields overgrowing with pine forests in the middle reaches of the Angara river. *Eurasian Soil Science*, 43(8): 867–875

DOI 10.17516/1997-1389-0400

EDN XPYINO

УДК 597.2.5

**Summer Time Distribution of Sedentary
and Migratory Individuals
of the Baikal Grayling *Thymallus baicalensis*
in the Tributaries of the Thermally Altered Section
of the Yenisei River**

**Pavel Yu. Andrushchenko^{a, b}, Ivan V. Zuev^{b*},
Nadezhda I. Kislitsina^{b, c}, Nikita O. Yablokov^c**

*^aInstitute of Biophysics, Krasnoyarsk Science Centre SB RAS
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^bSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^cKrasnoyarsk Branch of Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 13.10.2021, received in revised form 20.12.2021, accepted 12.03.2022

Abstract. The changes in the temperature regime of the Yenisei River downstream from the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Plant have created conditions which allow the local population of the Baikal grayling to pass through all the stages of its life cycle in the main stream without migrating into the Yenisei tributaries, the role of the latter in maintaining the structure of the grayling population remaining unknown. The present research is aimed to determine the distribution of grayling in five Yenisei tributaries of different lengths in the vicinity of Krasnoyarsk and to investigate fish individuals' origin based on comparative analysis of scale morphology and growth rate. The results indicate a heterogeneous spatial distribution of the species in the tributaries with both sedentary individuals and migrants from the mainstream of the Yenisei. Grayling distribution through July and August was limited to the river sections with water temperature up to 16–17 °C. Slowly growing sedentary forms inhabit the upper and middle reaches of the Beryozovka River and the upper reaches of the Kacha

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: zuev.sfu@gmail.com

ORCID: 0000-0001-6029-0095 (Andrushchenko P.); 0000-0002-0695-8936 (Zuev I.); 0000-0002-1383-2434 (Kislitsina N.); 0000-0002-5420-8259 (Yablokov N.)

River sections isolated by dams. Migrants from the Yenisei and single sedentary individuals were found at a considerable distance from the mouths of larger tributaries, the Mana and Bazaikha. Thus, the current population of the Baikal grayling in the thermally altered section of the Yenisei includes fish with different migration patterns. Although zoobenthos biomass is lower in the tributaries than in the mainstream of the Yenisei, a possible advantage of the summer migration into the warmed tributaries is the prolongation of the somatic growth period up to 7 months.

Keywords: circuli, migration, temperature regime, Krasnoyarsk Hydroelectric Power Plant, zoobenthos, isolation.

Acknowledgements. The research was supported by the grant of the Russian Foundation for Basic Research, Government of Krasnoyarsk Krai, and Krasnoyarsk Regional Scientific Foundation No. 20–44–240009. The authors are grateful to the anonymous reviewers for comments and suggestions which allowed us to improve the manuscript.

Citation: Andrushchenko P. Yu., Zuev I. V., Kislitsina N. I., Yablokov N. O. Summer time distribution of sedentary and migratory individuals of the Baikal grayling *Thymallus baicalensis* in the tributaries of the thermally altered section of the Yenisei River. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(4), 491–506. DOI: 10.17516/1997-1389-0400



Распределение оседлых и мигрирующих особей байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* в притоках термически измененного участка реки Енисей в летний период

П. Ю. Андрущенко^{а, б}, И. В. Зуев^б,
Н. И. Кислицина^{б, в}, Н. О. Яблоков^в

^аИнститут биофизики ФИЦ КНЦ СО РАН
Российская Федерация, Красноярск

^бСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

^вКрасноярский филиал ФГБНУ

«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Изменение температурного режима Енисея в нижнем бьефе ГЭС создало условия, позволяющие местной популяции байкальского хариуса осуществлять все стадии жизненного цикла в основном русле реки, без необходимости миграции в притоки, роль которых в поддержании популяционной структуры вида остается неизвестной. Целью проведенных в июле–августе 2021 года исследований стала оценка присутствия особей хариуса в пяти различных по протяженности

притоках Енисея в районе г. Красноярска, а также их дифференциация по происхождению на основании анализа структуры чешуи и темпов роста. Полученные результаты свидетельствуют о неоднородном пространственном распределении вида в исследованных притоках, где он был представлен как оседлыми особями, так и мигрантами из основного русла Енисея. Область распространения хариуса в июле-августе была ограничена участками рек, температура воды в которых не превышала 16–17 °С. Жилая медленнорастущая форма обнаружена в верхнем и среднем течении р. Березовка, а также на изолированных дамбами участках верхнего течения р. Кача. В крупных притоках Мана и Базаиха, на значительном удалении от их устья, отмечены мигранты из Енисея, с единичным присутствием оседлых особей. Таким образом, современная популяция байкальского хариуса на термически измененном участке реки Енисей включает рыб с разной миграционной активностью. Несмотря на меньшую биомассу зообентоса в притоках, по сравнению с основным руслом Енисея, преимуществом летней миграции в прогретые притоки может быть удлинение периода соматического роста рыб до 7 месяцев.

Ключевые слова: склериты, миграция, температурный режим, Красноярская ГЭС, зообентос, изоляция.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований, Правительства Красноярского края и Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности № 20–44–240009. Авторы благодарны анонимным рецензентам за замечания и предложения, позволившие улучшить рукопись.

Цитирование: Андрущенко, П. Ю. Распределение оседлых и мигрирующих особей байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* в притоках термически измененного участка реки Енисей в летний период / П. Ю. Андрущенко, И. В. Зувев, Н. И. Кислицина, Н. О. Яблоков // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 491–506. DOI: 10.17516/1997-1389-0400

Введение

Запуск в эксплуатацию Красноярской ГЭС в 1967–1971 гг. привел к изменению температурного режима среднего течения реки Енисей в нижнем бьефе плотины ГЭС (Космаков, 2001). В зимний период река не замерзает на протяжении 80–300 км участка, а в летний период прогревается только до 10–12 °С (Карта..., 2008; Shaparev, 2019), что является оптимальной температурой для соматического роста байкальского хариуса (Hartman, Jensen, 2017). Предполагается, что существующий температурный режим Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС обеспечивает круглогодичное обитание и нерест байкальского хариуса в основном русле, без

необходимости миграции рыб в придаточную систему (Zuev et al., 2021a, 2021b). Переход к оседлому образу жизни в нижних бьефах плотин ранее был также отмечен для европейского вида *Thymallus thymallus* (Northcote, 1995). Вместе с тем остается неизвестным, какую роль в современных условиях имеют притоки в качестве нерестилищ и кормовых площадей хариуса. Предыдущие исследования хариусов среднего Енисея проведены преимущественно на рыбах из терминального водотока, либо из его крупных притоков, где обитают собственные локальные популяции (Шадрин, 2006; Зувев и др., 2011; Zuev et al., 2017, 2019). Однако в мелких притоках хариус может быть представлен как жилыми

особями, так и мигрантами из Енисея, что требует разработки корректных методов их идентификации.

Ранее нами было показано, что хариус из основного русла Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС обладает специфичным строением чешуи, с повышенным числом склеритов во втором-четвертом законченных годовых кольцах (Zuev et al., 2021a). Мы полагаем, что данный показатель, помимо его традиционного применения для реконструкции темпов роста, может быть использован в качестве маркера оседлых и мигрирующих особей в водотоках бассейна среднего Енисея. Таким образом, целью исследования был анализ распространения байкальского хариуса в притоках среднего течения реки Енисей в летний период, включающий оценку их принадлежности к жилой или мигрирующей форме.

Материалы и методы

Отлов особей байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 осуществляли в июле-августе 2021 года на пяти притоках реки Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС (рис. 1). Реки Караульная (длина 30 км) и Кача (102 км) относятся к левобережным притокам Енисея; р. Базаиха (128 км), р. Березовка (64 км), р. Мана (~ 475 км) впадают с правого берега (Ресурсы., 1967). Рыб отлавливали неводом высотой 1,8 м с ячейей 20 мм и крючковыми орудиями лова. Для сравнения показателей роста в работе также использована выборка из 29 особей хариуса, отловленных во второй половине июля 2019 г. из основного русла реки Енисей в районе с. Хлоптуново (около 100 км ниже плотины ГЭС). Всего в работе использованы данные по 127 особям.

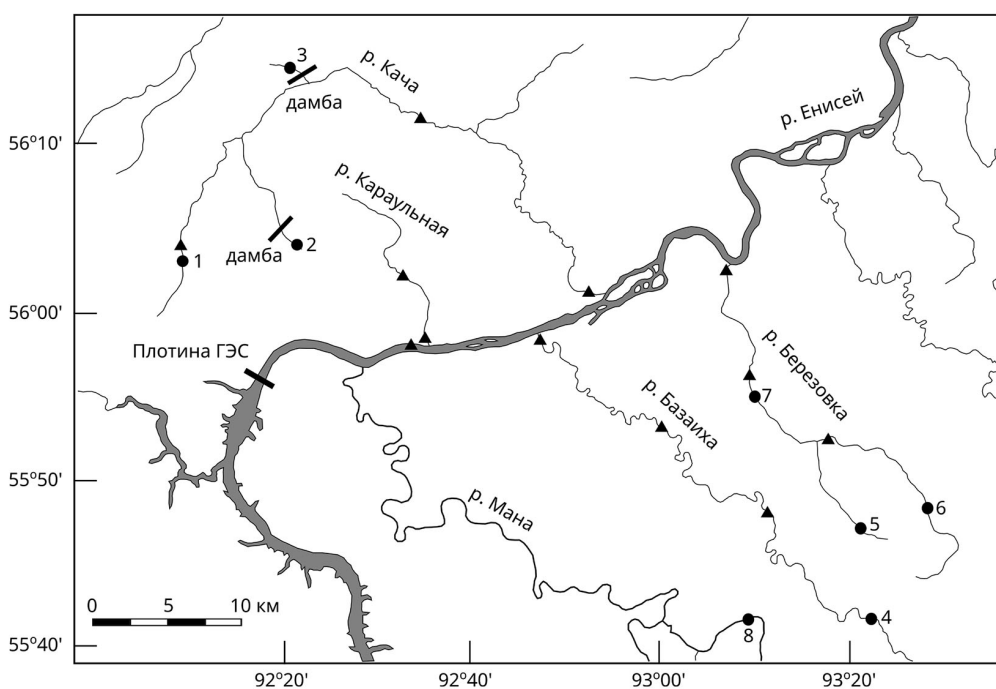


Рис. 1. Район исследований на участке среднего течения р. Енисей. Точками обозначены места отлова хариуса, треугольниками – места отбора проб бентоса и регулярных измерений температуры воды

Fig. 1. Study area in the middle reaches of the Yenisei River. The dots indicate the sites of grayling sampling, triangles – the sites of benthos sampling and regular water temperature measurements

У рыб измеряли длину тела по Смитту (FL, см) и массу тела (W, г) (Правдин, 1966). Дифференциацию особей с разной миграционной активностью осуществляли на основании подсчета количества склеритов в законченных годовых кольцах чешуи, прежде всего кольцах второго года. Методика анализа подробно описана в работе (Zuev et al., 2021a), где было показано, что рыбы из основного русла реки Енисей, на незамерзающем 300-км участке нижнего бьефа Красноярской ГЭС имеют в среднем 17,6 склеритов во втором законченном кольце чешуи, в то время как рыбы из других частей бассейна – около 9–10 склеритов.

Для оценки биомассы бентосных беспозвоночных, составляющих основу кормовой базы хариуса, на реках Енисей, Караульная, Кача, Базаиха и Березовка однократно в июне и июле отбирали пробы зообентоса. Пробы собирали на трех станциях (условно верхнее, среднее и нижнее течение) каждой из рек гидробиологическим скребком Дулькейта с площадью захвата $1/9 \text{ м}^2$ в трех повторностях (рис. 1). На р. Караульной выделено только две станции. Первичную и вторичную обработку проб проводили согласно стандартным методикам (Абакумова, 1983). Для определения таксонов зообентоса использовали «Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР» (1977), «Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий» Т. 3 (1997), Т. 4 (1999) и Т. 5 (2001).

В местах отбора проб зообентоса с апреля по август 2021 года проводили измерения поверхностной температуры воды термометром СЕМ DT-131 с точностью $0,1 \text{ }^\circ\text{C}$ два раза в месяц. Кроме того, температура воды измерялась в реке Енисей, в 50 метрах выше устья указанных рек, а также единично в местах отлова рыб. Для оценки суточ-

ной динамики температуры воды в р. Енисей и устьевой части исследованных притоков были установлены логгеры TR-1G (DS 1921G-F5), регистрирующие значение температуры каждые два часа. Данные по температурам воды в сентябре-октябре получены в 2020 г. Среднемесячные температуры воды в Енисей в 1946–1966 в районе г. Красноярск взяты из работы И. В. Космакова (2001).

При сравнении средних величин линейных размеров и массы тела рыб в разных реках использовали однофакторный ANOVA с последующим тестом Тьюки. Для анализа пространственного распределения зообентоса, ввиду сильного отклонения величин от нормального распределения, использовали тест Краскела-Уоллиса с post-hoc сравнениями критерием Данна. Все расчеты проведены в среде R (R-4.1.0 for Windows).

Результаты исследования

Контрольные ловы хариуса в р. Кача показали его присутствие только в притоках верхней части бассейна, в р. Гладкая Кача (рис. 1, точка 1), р. Крутая Кача (рис. 1, точка 2) и ручье Тамасул (рис. 1, точка 3) при температурах от 12 до $14 \text{ }^\circ\text{C}$. В среднем течении реки, после слияния Крутой и Гладкой Качи температура воды составляла около $17 \text{ }^\circ\text{C}$, прогреваясь к устью до 19 – $20 \text{ }^\circ\text{C}$. Хариус на данных участках в июле-августе не был отмечен. В реке Караульной, при температуре воды 14 – $17 \text{ }^\circ\text{C}$ хариус в июле-августе не встречался в уловах на всем протяжении. Для данной реки также было отмечено незначительное превышение (на $0,5 \text{ }^\circ\text{C}$) температуры воды в верхнем течении по сравнению с устьем, за счет прогрева воды в пруду, построенном в верховье реки.

В реке Березовка отлов рыб производили в среднем течении (рис. 1, точка 7), а также в двух ее притоках – Большой Березовке

(рис. 1, точка 6) и Малой Березовке (рис. 1, точка 5). На всех участках нами был отмечен хариус, при температуре воды от 10 до 14 °С. Также хариус был отловлен в верхнем течении р. Базаиха (в районе с. Верхняя Базаиха, рис. 1, точка 4) и впадающем на данном участке ручье. Температура воды на участке в период лова составляла 9–10 °С. В реке Мана хариус был отловлен на единственном участке в районе впадения притока р. Колба (рис. 1, точка 8) при температуре воды около 14 °С.

Отловленные рыбы были представлены особями возрастом от 1–3+ лет, за исключением единственного 4+-летнего экземпляра из реки Мана. Анализ строения чешуи у хариусов, обладающих сформированным кольцом второго года (2–3+ лет), выявил сходство ее строения у особей из рр. Березовка и Кача и их отличие от особей из рр. Мана и Базаиха.

На всех участках р. Березовка встречались рыбы с небольшим (8–10) количеством склеритов во втором кольце (рис. 2). Схожая картина наблюдалась на р. Кача; единственная особь с 17 склеритами была отловлена только в р. Гладкая Кача. Напротив, в реках Базаиха и Мана наиболее распространенными вариантами были особи с 17–18 склеритами. Варианты с 8 и 10 склеритами были единичны; в бассейне р. Базаиха такая особь была отловлена не в самой реке, а в ее мелком притоке. При дальнейшем сравнении линейных размеров и массы тела хариусов из разных водотоков единичные особи с нетипичным для конкретной реки количеством склеритов во втором годовом кольце были исключены.

В двухлетнем возрасте (1+ лет) особи из разных водотоков имели сравнительно близкие линейные размеры и массу тела (табл. 1).

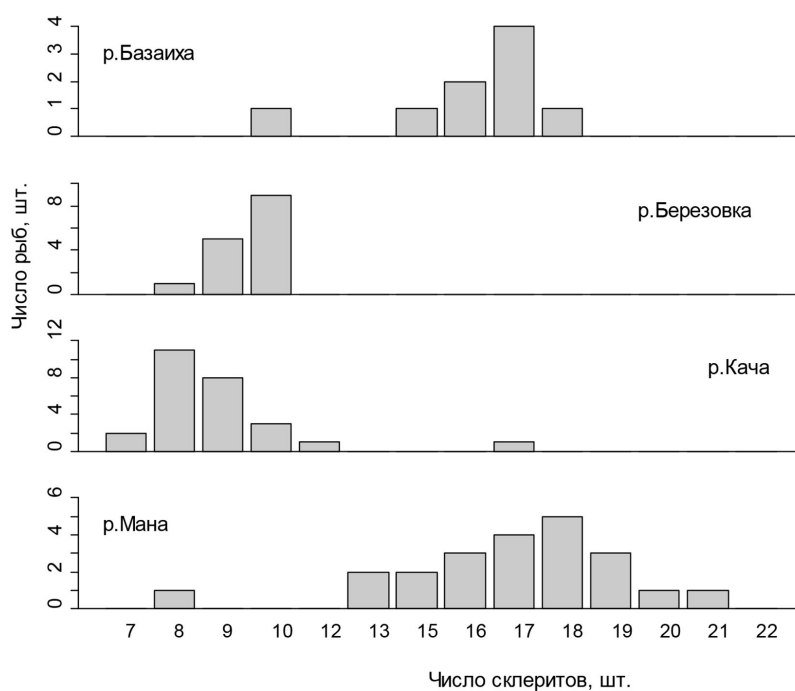


Рис. 2. Распределение числа склеритов во втором законченном годовом кольце чешуи байкальского хариуса из притоков р. Енисей. В рисунок не включены рыбы возрастом 1+ лет

Fig. 2. Distribution of the number of circuli in the second completed annual ring of scales of the Baikal grayling from the tributaries of the Yenisei River. The figure does not include 1+ years old individuals

Таблица 1. Линейные размеры (FL, см; над чертой) и масса (W, г; под чертой) байкальского хариуса из реки Енисей и его притоков в июле-августе 2021

Table 1. Linear dimensions (FL, cm; above the line) and weight (W, g; below the line) of the Baikal grayling from the Yenisei River and its tributaries in July 2021

Возраст, лет	р. Кача (2021), n=35	р. Мана (2021), n=22	р. Базаиха (2021), n=15	р. Березовка (2021), n=26	р. Енисей (2019), n=29	F	P
1+	$\frac{10,9 \pm 0,5^a}{16,9 \pm 1,8^a}$	-	$\frac{11,9 \pm 0,2^{ab}}{25,0 \pm 0,3^{ab}}$	$\frac{13,4 \pm 0,5^b}{29,0 \pm 2,4^b}$	-	$\frac{8,0}{4,8}$	$\frac{<0,01}{0,02}$
2+	$\frac{14,9 \pm 0,3^a}{43,3 \pm 2,9^a}$	$\frac{18,7 \pm 0,7^{bc}}{88,6 \pm 14,4^{bc}}$	$\frac{17,8 \pm 0,2^b}{71,8 \pm 2,0^b}$	$\frac{14,2 \pm 0,3^a}{35,0 \pm 4,0^a}$	$\frac{20,1 \pm 0,4^e}{108,0 \pm 6,4^c}$	$\frac{40,9}{20,8}$	$\frac{<0,01}{<0,01}$
3+	$\frac{19,2 \pm 0,4^a}{74,9 \pm 4,6^a}$	$\frac{23,4 \pm 0,3^b}{168,8 \pm 6,6^b}$	-	$\frac{20,2 \pm 0,2^a}{102,9 \pm 3,2^a}$	-	$\frac{42,9}{54,1}$	$\frac{<0,01}{<0,01}$

* – в таблицу не включены единичные особи из рек Кача, Базаиха и Мана, имеющие нетипичное для выборки количество склеритов во втором годовом кольце (рис. 2).

Максимальные значения данных показателей были у хариусов из р. Березовка. У рыб возраста 2+ лет наблюдалась более существенная дифференциация по росту. Наименьшие размеры и массу тела имели хариусы из рек Березовка и Кача. Рыбы из рек Мана и Базаиха были на 3–4 см длиннее и имели почти в два раза большую массу, приближаясь по данным параметрам к наиболее крупным для своего возраста рыбам из основного русла Енисея. Схожая закономерность наблюдалась и для рыб в возрасте 3+ лет. Интересно, что единственный трехлетний хариус из реки Кача, имеющий нетипично большое количество склеритов во втором годовом кольце, по показателям роста (FL=18,5 см, W=74 г) также был схож с рыбами из Маны и Базаихи.

Обсуждение

Результаты работы показывают, что байкальский хариус, обитающий в летний период в притоках среднего течения Енисея, неоднороден по строению чешуи и темпам роста. На основании проведенного ранее исследования (Zuev et al., 2021a), мы предполагаем, что рыбы с замедленным темпом роста и небольшим количеством склеритов во втором годовом кольце являются оседлыми. Период

жизни, предшествующий поимке, проведен ими в конкретном притоке. Напротив, рыбы, сходные по скорости роста и строению чешуи с енисейским хариусом, являются мигрантами из основного русла Енисея. Степень обособленности этих форм друг от друга на данный момент остается неизвестной. Наличие в выборках из рек Кача, Базаиха и Мана единичных особей с иным количеством склеритов говорит об их смешении на некоторых участках. В целом способность хариуса к образованию форм, различающихся по темпам роста, времени полового созревания и морфологии, не является уникальной для данного бассейна и была также описана для *Thymallus thymallus* из Европейского Северо-Востока России (Зиновьев и др., 2011, 2016; Ponomarev, Zakharov, 2021).

Таким образом, высказанное ранее мнение об отсутствии миграций байкальского хариуса на участке Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС (Zuev et al., 2021a) лишь отчасти является верным. Вероятно, популяция хариуса из основного русла Енисея гетерогенна в отношении миграционной активности. Согласно современным представлениям о природе частичных миграций (Lucas, Varas, 2008; Chapman et al., 2011), присутствие на од-

ном участке особей с разной миграционной активностью является скорее правилом, чем исключением.

Часть особей хариуса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС постоянно обитает в основном русле реки, что подтверждается результатами контрольных ловов разновозрастных рыб в Енисее в течение всего года (Гадинов, Долгих, 2008; Иванова и др., 2015; Zuev et al., 2021b). Перемещение в притоки остальных рыб, вероятно, происходит в весеннее время, что соответствует типичной репродуктивной стратегии хариусов (Northcote, 1995). Внешними стимулами, приводящими к старту миграций хариусов вверх по течению, может выступать большой набор факторов и их комбинаций: температура и электропроводность, концентрация растворенного кислорода, скорость течения и др. (Hawkshaw, 2011). Градиенты гидрохимического состава, температуры воды и скорости течения также задают направление таких миграций.

Скорость потока может использоваться в качестве предиктора распределения молоди хариусов, обладающих выраженной реореакцией (Delerau, Kaaya, 1992; Kaaya, Jeanes, 1995), хотя для взрослых рыб такие наблюдения отсутствуют. Мы предполагаем, что данный фактор не является определяющим для старта весенней миграции рыб, ввиду отсутствия существенного градиента между Енисеем и исследованными притоками. Скорость течения Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС достигает 2 м/с и сравнима с таковой в притоках (Запкина-Дулькейт, Дулькейт, 1966; Попова, Иванова, 2016). Вместе с тем положительная реореакция и увеличение мобильности рыб в весеннее время может приводить к тому, что особи, находящиеся в устьевой зоне притока, используют его как один из альтернативных путей для движения вверх по течению.

Направление нерестовых миграций лососевых, которым свойственен хоминг, обычно задается уникальным химическим составом водотока, в котором они были рождены (Salmenkova, 2017). Существующие исследования свидетельствуют о разной степени хоминга у европейского хариуса, от слабовыраженной (Dalen, 2016) до сильной (Witkowski, Kowalewski, 1988; Kristiansen, Dølving, 1996; Павлов и др., 1998). Вероятно, что данное явление также свойственно енисейской популяции байкальского хариуса и дает мотивацию для нерестовой миграции рыб в конкретные притоки. Вместе с тем хомингом можно объяснить миграции только тех особей, которые были рождены в притоках. Косвенные данные, такие как наличие ранней молоди, а также особей с текучими половыми продуктами, свидетельствуют о возможности воспроизводства хариуса непосредственно в основном русле Енисея (Шадрин, Иванова, 2012; Иванова и др., 2015; неопубликованные данные). Все это не исключает возможности участия в весенней миграции рыб, рожденных в Енисее, но по иным, не связанным с хомингом, причинам.

Температурный фактор наиболее часто привлекается для объяснения особенностей распространения и миграционной активности хариусов. Хариусы в целом могут быть отнесены к эвритермным рыбам, температурный порог нереста у которых находится между 4–10 °С (Дрягин, 1973). Летальный максимум *Thymallus arcticus* при разном режиме акклимации составляет 25–29 °С (Lohr et al., 1996; Beitinger et al., 2000), однако в реальных условиях европейский и сибирский хариус, как правило, избегают температур выше 17–18 °С (Crisp, 1996; Liknes, Gould, 1987). Температурный оптимум для соматического роста половозрелого байкальского хариуса оценен в 8–12 °С (Hartman, Jensen,

2017), для сеголеток сибирского хариуса – 16,8 °C (Hawkshaw, 2011).

Мы предполагаем, что именно температура является ключевым фактором, запускающим старт весенней миграции енисейского хариуса в притоки. В зимний период исследованные притоки Енисея покрыты ледовым покровом и имеют температуру воды, близкую к 0 °C. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в зимний период, напротив, не замерзает, температура воды варьирует в пределах 0–2 °C. Гомотермия между Енисеем и притоками в 2021 году наступила в середине апреля (рис. 3). Начиная с мая, между притоками и основным руслом Енисея стал формироваться положительный градиент температур, который к началу июня составил около 4–5 °C. Таким образом, в весенний период притоки Енисея могут быть более привлекательны для хариуса с точки зрения температурного фактора. В среднем течении рек Мана, Базаиха и Березовка максимальные температуры

воды, как правило, не превышают 15–16 °C и являются комфортными для обитания там рыб в течение всего лета. В реках Караульная и Кача среднее течение и устье прогреваются до 17–21 °C, что по результатам контрольных ловов препятствует нахождению там хариуса, и временно изолирует рыб, обитающих в их верховьях, от енисейской популяции. Очередное выравнивание температуры воды в Енисее и притоках происходит в середине сентября, после чего притоки резко охлаждаются, в то время как температура Енисея остается стабильной (рис. 3).

До строительства плотины Красноярской ГЭС средняя температура воды в Енисее в районе г. Красноярска составляла в июле-августе 18–19 °C (рис. 3; Космаков, 2001). Это, вероятно, приводило к перемещению основной массы хариуса в более холодные притоки и максимальному перемешиванию рыб с разным происхождением. Современный температурный режим Енисея ограничивает

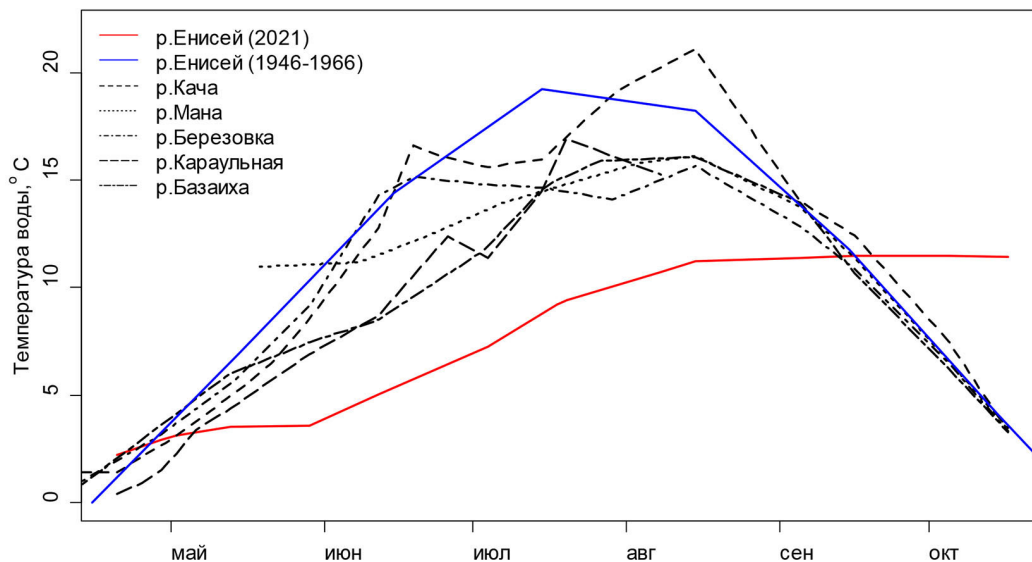


Рис. 3. Сезонная динамика температуры воды в нижнем бьефе реки Енисей и устьевой части его притоков (с апреля по ноябрь)

Fig. 3. Seasonal dynamics of water temperature in the downstream of the Yenisei River and the mouths of its tributaries (from April to November)

мобильность рыб в системе терминального водотока и его придаточной системы в летний период.

Среди пяти исследованных притоков Енисея оседлые медленнорастущие формы обнаружены в реках Кача и Березовка (не учитывая единичных оседлых особей в других водотоках). Очевидно, что причиной образования таких форм в верхнем течении реки Кача является наличие физической преграды в виде дамб прудов (рис. 1). Однако в р. Березовка, где оседлые особи встречались в верхнем и среднем течении, таких преград нет. При этом енисейские рыбы в данном притоке отсутствовали. Природа фактора, препятствующего их весенней миграции в Березовку, в настоящее время остается неизвестной.

Наличие устойчивой оседлой популяции хариуса в реке Березовка также должно предполагать отсутствие (частичное или полное) осеннего ската рыб в Енисей и их зимовку непосредственно в притоке. Традиционно считается, что охлаждение воды в осенний период приводит к миграции рыб вниз по течению. Однако анализ работ, в которых изучали поведение меченых хариусов, показывает, что осенний скат не является строго детерминированным процессом (West et al., 1992; Fish, 1998; Nykänen et al., 2004). При общей тенденции ската вниз по течению часть рыб не меняла свои летние биотопы, а часть, напротив, перемещалась в верховья реки. Протяженность осеннего ската также существенно варьировала и часто определялась наличием в бассейне реки участков, приемлемых для зимовки. Сведения о параметрах биотопов, где происходит зимовка хариусов, единичны, и в основном были получены для *Th. arcticus* из водотоков Северной Америки. Минимальная глубина рек в местах зимнего пребывания хариусов составляла около 0,9–1,5 метров, а в некоторых случаях – 0,3

(Hubert et al., 1985; Barndt, Kaya, 2000). Река Березовка в среднем и нижнем течении предоставляет такой диапазон глубин. Учитывая ее протяженность (около 60 км), конечным пунктом осенней миграции рыб из верхнего участка реки, вероятно, является ее среднее течение, где и происходит зимовка.

Причинами выявленной в работе дифференциации хариусов по скорости роста могут быть как различия в температуре воды, так и в обеспеченности кормовыми ресурсами. Если считать температуры в диапазоне 6–14 °С относительно комфортными для соматического роста рыб, то длительность интервала с оптимальными температурами в притоках составляет около 5 месяцев, с мая по октябрь. В основном русле Енисея продолжительность такого периода аналогичная, но сдвинута вперед на 1–1,5 месяца, с июля по декабрь (Космаков, 2001). Проведенные ранее исследования показывают, что активный соматический рост хариусов из основного русла Енисея происходит именно в данный период, с июля по ноябрь включительно (Zuev et al., 2021b).

Анализ проб донных беспозвоночных свидетельствует, что наибольшая биомасса зообентоса характерна для реки Енисей и отдельных участков исследованных притоков (рис. 4). Однако усредненные величины биомассы по каждому из притоков меньше таковых в Енисее в 2–3 раза. Кормовые ресурсы хариуса в мелких притоках могут расширяться за счет поступления аллохтонной органики с береговой линии, однако данный ресурс доступен только в летнее время. Наиболее близка к Енисею плотность донных сообществ в его крупном притоке – р. Базаихе. Средняя биомасса зообентоса в р. Мана, по данным А. В. Андриановой с соавторами (2019), сравнима с таковой в Енисее и составляет около 13 г/м². В основном русле среднего Енисея

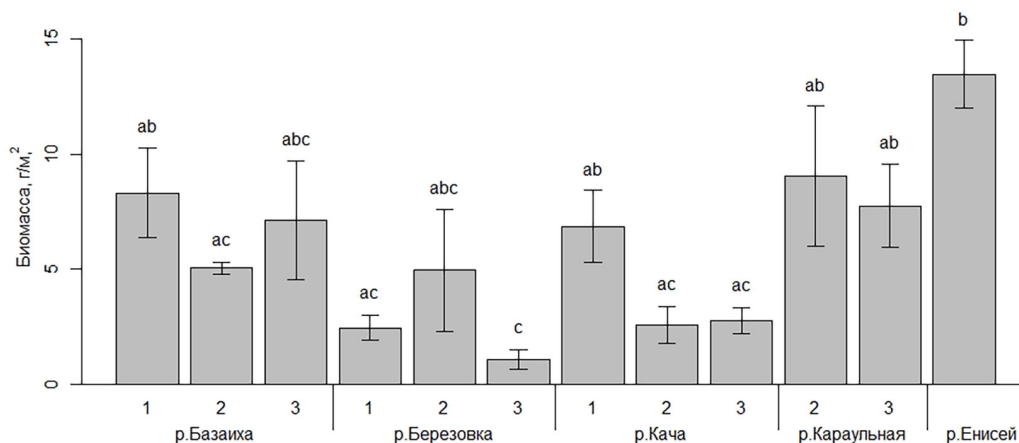


Рис. 4. Биомасса зообентоса (среднее \pm стандартное отклонение) в среднем Енисее и его притоках в 2021 г. 1 – верхнее течение, 2 – среднее течение, 3 – устье

Fig. 4. Biomass of zoobenthos (mean \pm SD) in the Middle Yenisei and its tributaries in 2021: 1 – upper course, 2 – middle course, 3 – mouth

биомасса бентоса оценена этими авторами в 19 г/м^2 (Андрианова и др., 2019). Высокие показатели биомассы зообентоса (около 10 г/м^2) в среднем Енисее в июле-августе также указаны в работе (Sushchik et al., 2007). В октябре плотность донных сообществ за счет амфипод может достигать 30 г/м^2 (Sushchik et al., 2007). Таким образом, донные сообщества основного русла Енисея в целом способны обеспечивать более высокую скорость роста, чем кормовые ресурсы в притоках.

Вместе с тем в мае-июне при низких температурах воды в Енисее наблюдается спад численности и биомассы донных беспозвоночных (Sushchik et al., 2007). Это дает основание предположить, что оптимальной стратегией, позволяющей хариусу реализовать максимальную скорость роста, будет обитание в основном русле Енисея в зимний период, далее относительно короткая по протяженности миграция в крупный приток с появлением положительного температурного градиента (в апреле-мае) и обратная миграция в Енисей в конце августа-начале сентября. Такая стратегия позволяет на два месяца удлинить период комфортных для ро-

ста температур, по сравнению с обитанием только в притоке или только в Енисее. Вероятно, что особи, имеющие повышенное (более 20) количество склеритов во втором годовом кольце, превышающее среднее значение для Енисея ($17,6$), являются примерами данной стратегии. Проверка данного предположения требует использования современных методов радиотрекинга отдельных особей, успешно зарекомендовавших себя в предыдущих исследованиях хариусов (Nykänen et al., 2004; Horák et al., 2015).

Заключение

Участки притоков Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, температура которых не превышает $16\text{--}17 \text{ }^\circ\text{C}$, в летнее время заселены двумя формами байкальского хариуса. Жилая, медленно растущая форма обнаружена в верхнем и среднем течении р. Березовка, а также на изолированных дамбами участках верхнего течения р. Кача. Основная масса хариусов в среднем течении крупных притоков по происхождению является мигрантами из Енисея. Между притоками и основным руслом Енисея формируется выраженный

положительный температурный градиент с середины апреля до середины сентября, способствующий пространственной изоляции хариусов из основного русла и верхней части притоков. Оптимальные для соматического роста хариусов температурные условия формируются в притоках с мая по сентябрь, а в основном русле – с июля по декабрь. Комбинирование двух типов биотопов в годовом цикле рыб из основного русла Енисея может увеличить продолжительность их нагула в комфортных условиях до 7 месяцев.

Список литературы / References

Абакумова В. А. (1983) *Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений*. Ленинград, Гидрометеиздат, 240 с. [Abakumova V. A. (1983) *Manual on methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments*. Leningrad, Hydrometeoizdat, 240 p. (in Russian)]

Андрианова А. В., Дербинева Е. В., Гадинов А. Н., Криволицкий Д. А., Мельников И. И. (2019) Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение). *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 45: 142–163 [Andrianova A. V., Derbineva E. V., Gadinov A. N., Krivolutskiy D. A., Melnikov I. I. (2019) Feed base and potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream). *Tomsk State University Journal of Biology* [Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Biologiya], 45: 142–163 (in Russian)]

Гадинов А. Н., Долгих П. М. (2008) Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей. *Вестник КрасГАУ*, 3: 169–174 [Gadinov A. N., Dolgikh P. M. (2008) Spatial and species structure of the ichthyocenosis, relative abundance and factors affecting fish distribution in the Yenisei river. *Bulletin of Krasnoyarsk State Agrarian University* [Vestnik KrasGAU], 3: 169–174 (in Russian)]

Дрягин П. А. (1973) Экологическая классификация рыб по температурному фактору. *Лимнология Северо-Запада СССР*, 1: 167–170 [Dryagin P. A. (1973) Ecological classification of fishes by the temperature factor. *Limnology of the North-West of the USSR* [Limnologiya Severo-Zapada SSSR], 1: 167–170 (in Russian)]

Запекина-Дулькейт Ю. И., Дулькейт Г. Д. (1966) Влияние лесосплава на режим и производительность рек Мана и Базаиха (Восточные Саяны). *Труды государственного заповедника «Столбы»*, 5: 142–231 [Zapekina-Dulkeit Yu. I., Dulkeit G. D. (1966) The influence of timber floating on the regime and productivity of the Mana and Bazaiha rivers (the Eastern Sayan). *Proceedings of the State Nature Reserve «Stolby»* [Trudy gosudarstvennogo zapovednika «Stolby»], 3: 142–231 (in Russian)]

Зиновьев Е. А., Бакланов М. А., Боталова И. Н. (2011) Суперкарликовая популяция хариуса реки Язовой. *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле*, 4: 71–77 [Zinovjev E. A., Baklanov M. A., Botalova I. N. (2011) Super dwarf population of grayling in the Jazovaja river (town Perm). *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences* [Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle], 4: 71–77 (in Russian)]

Зиновьев Е. А., Васильев А. С., Зиновьева Е. Е. (2016) О короткоцикловогой формах рыб в бассейне средней Камы. *Вестник Пермского университета. Серия: Биология*, 2: 144–149 [Zinovjev E. A., Vasiljev A. S., Zinovjeva E. E. (2016) About shortcycle forms of fish in the basin of

the middle Kama. *Bulletin of Perm University. Biology* [Vestnik Permskogo universiteta. Seriya: Biologiya], 2: 144–149 (in Russian)]

Зуев И. В., Семенова Е. М., Шулепина С. П., Резник К. А., Трофимова Е. А., Шадрин Е. Н., Зотина Т. А. (2011) Питание хариуса *Thymallus sp.* в среднем течении р. Енисей. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 4(3): 281–292 [Zuev I. V., Semenova E. M., Shulepina S. P., Reznik K. A., Trofimova E. A., Shadrin E. N., Zotina T. A. (2011) Feeding composition of grayling *Thymallus sp.* in the middle reach of the Yenisei river. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 4(3): 281–292 (in Russian)]

Иванова Е. В., Оськина Н. А., Зуев И. В. (2015) Показатели роста и плодовитости сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в среднем течении реки Енисей. *Вопросы рыболовства*, 16(1): 87–95 [Ivanova E. V., Oskina N. A., Zuev I. V. (2015) Parameters of growth and fecundity of arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) in the middle reach of the Yenisei river. *Problems of Fisheries* [Voprosy rybolovstva], 16(1): 87–95 (in Russian)]

Карта реки Енисей от Красноярской ГЭС до устья реки Ангара (2008) Санкт-Петербург, ГБУ Волго-Балт, 47 с. [Navigation chart of the Yenisei River from the Krasnoyarsk HPP to the mouth of the Angara river. St. Petersburg, GBU Volgo-Balt, 47 p. (in Russian)]

Космаков И. В. (2001) *Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее*. Красноярск, Кларетианум, 144 с. [Kosmakov I. V. (2001) *Thermal and ice regime in the upper and lower reaches of high-pressure hydroelectric power plants on the Yenisei*. Krasnoyarsk, Claretianum, 144 p. (in Russian)]

Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон, бентос) (1977) Л., Гидрометеиздат, 511 с. [A taxonomic key for freshwater invertebrates of the European part of the USSR (plankton, benthos) (1977) Leningrad, Gidrometeoizdat, 511 p. (in Russian)]

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3 (1997) СПб., Зоологический институт РАН, 439 с. [A taxonomic key for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 3 (1997) Saint Petersburg, Zoological Institute RAS, 439 p. (in Russian)]

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4 (1999) СПб., Зоологический институт РАН, 998 с. [A taxonomic key for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 4 (1999) Saint Petersburg, Zoological Institute RAS, 998 p. (in Russian)]

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5 (2001) СПб., Наука, 836 с. [A taxonomic key for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 5 (2001) Saint Petersburg, Nauka, 836 p. (in Russian)]

Павлов Д. С., Нездолий В. К., Островский М. П., Фомин В. И. (1998) Хоминг у европейского хариуса *Thymallus thymallus* в бассейне Верхней Волги. *Вопросы ихтиологии*, 38(4): 569–570 [Pavlov D. S., Nezdoliy V. K., Ostrovsky M. P., Fomin V. I. (1998) Homing in the European grayling *Thymallus thymallus* in the Upper Volga basin. *Journal of Ichthyology* [Voprosy ikhtiologii], 38(4): 569–570 (in Russian)]

Правдин И. Ф. (1966) *Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных)*. Москва, Пищевая промышленность, 376 с. [Pravdin I. F. (1966) *Practical guide to fish examination (primarily freshwater species)*. Moscow, Pishchevaya promyshlennost'st', 376 p. (in Russian)]

Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 16. Ангаро-Енисейский район. Вып. 1. Енисей (1967) Ленинград, Гидрометеиздат, 823 с. [Surface water resources of the USSR. Vol. 16. Angaro-Yenisei district. Issue 1. Yenisei (1967) Leningrad, Gidrometeoizdat, 823 p. (in Russian)]

Шадрин Е. Н. (2006) *Эколого-трофическая характеристика сибирского хариуса (Thymallus arcticus (Pallas, 1776)) бассейна р. Енисей. Автореферат дис... канд. биол. наук*. Красноярск, 18 с. [Shadrin E. N. (2006) *Ecological and trophic characteristics of the Siberian grayling (Thymallus arcticus (Pallas, 1776)) in the Yenisei river basin (Thesis PhD Biol. Sciences)*. Krasnoyarsk, 18 p. (in Russian)]

Шадрин Е. Н., Иванова Е. В. (2012) Искусственное воспроизводство хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в условиях временного рыбоводного комплекса, установленных на реках Енисей и Мана. *Рыбное хозяйство*, 5: 83–88 [Shadrin E. N., Ivanova E. V. (2012) Artificial reproduction of arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) under conditions of temporary fish-breeding farm on the Yenisey and Mana rivers. *Fisheries [Rybnoe khozyaistvo]*, 5: 83–88 (in Russian)]

Barndt S. A., Kaya C. M. (2000) Reproduction, growth, and winter habitat of Arctic grayling in an intermittent canal. *Northwest Science*, 74(4): 294–305

Beitinger T. L., Bennett W. A., McCauley R. W. (2000) Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. *Environmental Biology of Fishes*, 58(3): 237–275

Chapman B. B., Brönmark C., Nilsson J.-Å., Hansson L.-A. (2011) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120(12): 1764–1775

Crisp D. T. (1996) Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia*, 323(3): 201–221

Dalen K. (2016) *Effect of fragmentation and lack of precise homing on population structure in European grayling (Thymallus thymallus) within a large Norwegian river system. M. Sc. thesis*. Oslo, Norway, University of Oslo, 56 p.

Deleray M. A., Kaya C. M. (1992) Lakeward and downstream movements of age-0 arctic grayling (*Thymallus arcticus*) originating between a lake and a waterfall. *Great Basin Naturalist*, 52(4): 344–351

Fish J. T. (1998) *Radio-telemetry studies of Arctic grayling in the Jim River (Dalton Highway) during 1997–1998*. Alaska, Department of Fish and Game, 38 p.

Hartman K. J., Jensen O. P. (2017) Anticipating climate change impacts on Mongolian salmonids: bioenergetics models for Lenok and Baikal grayling. *Ecology of Freshwater Fish*, 26(3): 383–396

Hawkshaw S. C. F. (2011) *Temperature preference and distribution of juvenile Arctic grayling (Thymallus arcticus) in the Williston watershed, British Columbia Canada. M. Sc. thesis*. University of Northern British Columbia, 102 p.

Horká P., Horký P., Randák T., Turek J., Rylková K., Slavík O. (2015) Radio-telemetry shows differences in the behaviour of wild and hatchery-reared European grayling *Thymallus thymallus* in response to environmental variables. *Journal of Fish Biology*, 86(2): 544–557

Hubert W. A., Helzner R. S., Lee L. A., Nelson P. C. (1985) *Habitat suitability index models and instream flow suitability curves: Arctic grayling riverine populations*. United States Fish and Wildlife Services, Biological Report 82(10.110), 34 p.

Kaya C.M., Jeanes E.D. (1995) Retention of adaptive rheotactic behavior by F1 fluvial Arctic Grayling. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124(3): 453–457

Kristiansen H., Dølving K.B. (1996) The migration of spawning stocks of grayling *Thymallus thymallus* in Lake Mjøsa, Norway. *Environmental Biology of Fishes*, 47(1): 43–50

Liknes G. A., Gould W. R. (1987) The distribution, habitat and population characteristics of fluvial arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in Montana. *Northwest Science*, 61(2): 122–129

Lohr S.C., Byorth P.A., Kaya C.M., Dwyer W.P. (1996) High-temperature tolerances of fluvial Arctic grayling and comparisons with summer river temperatures of the Big Hole River, Montana. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125(6): 933–939

Lucas M., Baras E. (2008) *Migration of freshwater fishes*. Oxford, Blackwell Science, 440 p.

Northcote T.G. (1995) Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5(2): 141–194

Nykänen M., Huusko A., Lahti M. (2004) Changes in movement, range and habitat preferences of adult grayling from late summer to early winter. *Journal of Fish Biology*, 64(5): 1386–1398

Ponomarev V.I., Zakharov A.B. (2021) Distribution and biological features of grayling *Thymallus thymallus* (Thymallidae) in the European North-East of Russia. *Journal of Ichthyology*, 61(2): 206–219

Ponomareva Y. A., Ivanova E. A. (2016) Ratio between living and dead cells and the size structure of the Yenisei River phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Contemporary Problems of Ecology*, 9(5): 582–589

Salmenkova E. A. (2017) Mechanisms of homing in salmonids. *Biology Bulletin Reviews*, 7(4): 287–298

Shaparev N.Y. (2019) Modeling summer water temperature on the Yenisei River. *Thermal Science*, 23(2): 607–614

Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Kravchuk E.S., Ivanova E.A., Ageev A.V., Kalachova G.S. (2007) Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei River. *Aquatic Ecology*, 41(2): 349–365

West R.L., Smith M.W., Barber W.E., Reynolds J.B., Hop H. (1992) Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*, 121(6): 709–715

Witkowski A., Kowalewski M. (1988) Migration and structure of spawning population of European grayling *Thymallus thymallus* (L.) in the Dunajec basin. *Archiv für Hydrobiologie*, 112(2): 279–297

Zuev I.V., Shulepina S.P., Trofimova E. A., Zotina T. A. (2017) Seasonal changes in feeding and relative condition factors of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in a stretch of the middle reaches of the Yenisei River. *Contemporary Problems of Ecology*, 10(3): 250–258

Zuev I.V., Trofimova E. A., Zotina T. A. (2019) Seasonal variability of length-weight relationships of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) and Siberian dace (*Leuciscus baicalensis*) inhabiting the middle reaches of the Yenisei River, Siberia, Russia. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 19(10): 893–897

Zuev I. V., Andrushchenko P. Y., Chuprov S. M., Zotina T. A. (2021a) Structural features of scales of Baikal grayling *Thymallus baicalensis* under conditions of an altered hydrological regime. *Inland Water Biology*, 14(1): 60–66

Zuev I. V., Andrushchenko P. Y., Zotina T. A. (2021b) Seasonal formation of annual rings on the scales of Baikal grayling inhabiting the middle reaches of the Yenisei River under altered temperature regime. *Environmental Biology of Fishes*, 104(10): 1293–1302

DOI 10.17516/1997-1389-0401

EDN PKLMXC

УДК 577.115.3+577.359

Characterization of Zoobenthos and Export of Biomass and Polyunsaturated Fatty Acids due to Emergence of Midges (Diptera, Chironomidae) from Three Saline Lakes of South Siberia

Irina A. Demina^{a, b}, Svetlana P. Shulepina^a,
Alexandr V. Ageev^a and Nadezhda N. Sushchik^{*a, b}

^aSiberian Federal University

Krasnoyarsk, Russian Federation

^bInstitute of Biophysics

Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center
of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences”

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 01.07.2021, received in revised form 14.08.2021, accepted 25.08.2021

Abstract. During two growing seasons, we studied the biomass, the number, and the species composition of zoobenthos in three saline lakes, Shira, Shunet, and Uchum, located in arid steppe of South Siberia, Russia. We also estimated productivity and export of biomass and physiologically significant omega-3 polyunsaturated fatty acids (PUFAs) associated with the emergence of amphibiotic insects from these lakes. All zoobenthic communities had low taxonomic diversity with insect larvae of Chironomidae and Ceratopogonidae families and amphipod *Gammarus lacustris* constituting their major portion. Overall taxonomic composition and productivity of the lakes differed considerably. Among amphibiotic insects, larvae of *Polypedilum bicornatum*, *Chironomus nigrifrons*, and *Glyptotendipes salinus* were the most abundant in Lake Shira. In Lake Shunet, in addition to the dominant *P. bicornatum*, zoobenthos was mainly represented by larvae of *Chironomus salinarius* and two *Procladius* species. Benthos of Lake Uchum was distinctly dominated by the *Procladius* genus, Orthocladiinae subfamily, and Ceratopogonidae family larvae. Production of chironomids in Shira, Shunet, and Uchum was 16.1 ± 4.1 , 45.6 ± 13.6 , and 9.6 ± 4.6 g wet weight / m² for 30 days, respectively, increasing with an increase in E. V. Balushkina’s index, which estimates water quality. Potential export of chironomid biomass ranged from 0.6 to 3.1 g wet weight / m² of aquatic area per year. We suggested that productivity and biomass

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: labehe@ibp.ru

ORCID: 0000-0002-5768-1084 (Demina I.); 0000-0003-3759-0510 (Shulepina S.); 0000-0001-5587-9807 (Sushchik N.)

export were related with the quantity of food (organic matter) in the sediments. *Glyptotendipes* adults, which emerged from Lakes Shunet and Shira, and Orthoclaadiinae adults, which emerged from Lake Uchum, had similar contents of omega-3 PUFAs per unit of wet weight. Thus, productivity rather than taxonomic composition of chironomid communities might be a more important factor for export of PUFAs from saline lakes.

Keywords: saline lakes, Chironomidae, production, emergence, polyunsaturated fatty acids.

Acknowledgements. The work was supported by grants of Russian Foundation for Basic Research (projects no. 19–34–90099 and 20–04–00346a) and state assignments within the framework of the fundamental research program of the Russian Federation (topic no. 0287–2021–0019).

Citation: Demina I. A., Shulepina S. P., Ageev A. V., Sushchik N. N. Characterization of zoobenthos and export of biomass and polyunsaturated fatty acids due to emergence of midges (Diptera, Chironomidae) from three saline lakes of South Siberia. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2022, 15(4), 507–528. DOI: 10.17516/1997-1389-0401



Характеристика зообентоса и экспорта биомассы и полиненасыщенных жирных кислот при вылете хирономид (Diptera, Chironomidae) из трех соленых озер Южной Сибири

И. А. Демина^{а, б}, С. П. Шулепина^а,
А. В. Агеев^а, Н. Н. Сущик^{а, б}

^аСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

^бИнститут биофизики СО РАН
Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. В течение двух вегетационных сезонов определяли таксономический состав, численность, биомассу зообентоса трех соленых озер: Ши́ра, Шунет и Учум, расположенных в аридных степях Южной Сибири. Мы также оценили продукцию, потенциальный экспорт биомассы и физиологически ценных омега-3 полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) на сушу при вылете комаров-звонцов (Diptera, Chironomidae). Зообентосные сообщества изученных водоемов характеризовались низким таксономическим разнообразием и были представлены в основном личинками насекомых сем. Chironomidae и Ceratopogonidae, а также рачками *Gammarus lacustris* в озерах Ши́ра и Шунет. В целом таксономический состав, численность и продуктивность изученных сообществ амфибионтных насекомых существенно различались. В оз. Ши́ра доминантами являлись личинки *Polypedilum bicrenatum*, *Chironomus nigrifrons*

и *Glyptotendipes salinus*. В оз. Шунет основную часть численности сообщества обеспечивали личинки рода *Procladius* и *Chironomus salinarius*, наряду с *P. bicrenatum*. Бентос оз. Учум был представлен личинками рода *Procladius*, подсем. Orthocladiinae и сем. Ceratopogonidae. Продукция хирономид озер Ши́ра, Шунет и Учум за период 30 дней составила в среднем $16,1 \pm 4,1$, $45,6 \pm 13,6$ и $9,6 \pm 4,6$ г сырой массы / м², соответственно, увеличиваясь с ростом индекса Е. В. Балускиной, оценивающего степень загрязненности воды. Потенциальный экспорт биомассы имаго хирономид из озер колебался от 0,6 до 3,1 г сырой массы / м² акватории в год. Величина продуктивности и экспорта биомассы на сушу, вероятно, определялась количеством пищи (органического вещества) в донных отложениях. Имаго *Glyptotendipes*, вылетающие из озер Шунет и Ши́ра, и имаго Orthocladiinae, роившиеся близ озера Учум, имели близкие величины содержания ПНЖК на единицу сырой массы. Таким образом, продуктивность, а не таксономический состав хирономидного сообщества, может быть более важным фактором при экспорте ПНЖК из соленых озер.

Ключевые слова: соленые озера, Chironomidae, продукция, экспорт биомассы, полиненасыщенные жирные кислоты.

Благодарности. Работа поддержана грантами РФФИ 19–34–90099, 20–04–00346а и Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ 0287–2021–0019.

Цитирование: Демина И. А. Характеристика зообентоса и экспорта биомассы и полиненасыщенных жирных кислот при вылете хирономид (Diptera, Chironomidae) из трех соленых озер Южной Сибири / И. А. Демина, С. П. Шулепина, А. В. Агеев, Н. Н. Сущик // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 507–528. DOI: 10.17516/1997-1389-0401

Введение

Соленые озера и реки являются обычными элементами ландшафта аридных регионов всего мира, незначительно уступая по площади пресноводным объектам (Williams, 2002). Экосистемы соленых водоемов весьма чувствительны к колебаниям различных факторов, например, количеству осадков, температуре и т.п., вызывающим перестройку таксономического состава биоты и функционирования трофических цепей. Происходящие изменения климата ведут к аридизации некоторых регионов, что способствует повышению уровня солености водных экосистем, деградации и пересыханию соленых водоемов (Williams, 2002; Zadereev et al., 2020).

Южная Сибирь представляет собой обширный регион с аридным климатом, в котором расположено большое количество минерализо-

ванных озер, варьирующих по морфологическим характеристикам, степени солености и прочим гидрофизическим и гидрохимическим показателям (Parnachev, Degermendzhy, 2002). Хорошо развитые представления и модели, описывающие структуру и функционирование соленых водоемов данного региона, основаны на многочисленных данных о динамике планктонных сообществ (Задереев и др., 2021; Degermendzhy et al., 2010; Rogozin et al., 2018). В противоположность этому донная фауна соленых водоемов Южной Сибири за последние несколько десятков лет была исследована лишь для оз. Ши́ра на примере единичного вегетационного сезона (Толмеев и др., 2018).

Вместе с тем сообщества донной фауны могут образовывать не меньшее количество продукции соленых экосистем, чем биота

планктона. Так, в большинстве изученных озер Крымского полуострова при солености от 28 до 182 г/л продукция зообентоса была в несколько раз больше продукции зоопланктона (Golubkov et al., 2018). Высокие значения численности и биомассы придонной биоты отмечаются в многолетних исследованиях экосистем бассейна гипергалинного озера Эльтон (Волгоградская область) (Зинченко и др., 2019). Бентосная фауна соленых экосистем зачастую отличается низким видовым разнообразием (Williams, 1998; Millan et al., 2011; Gutiérrez-Cánovas et al., 2019), но вместе с тем значительным доминированием амфибионтных насекомых отр. Diptera, прежде всего комаров-звонцов (сем. Chironomidae), таксона, отличающегося повсеместным распространением (Ferrington, 2008).

Наряду со значением для водных пищевых цепей бентосные сообщества играют важную роль и в трофических взаимодействиях с наземными экосистемами за счет распространности бентосной жизненной формы у личинок амфибионтных насекомых (Armitage et al., 1995; Shadrin et al., 2019). Как известно, бентосные сообщества поставляют значительное количество органического вещества, так называемые водные субсидии (aquatic subsidies), на сушу при вылете имаго амфибионтных насекомых (Schindler, Smits, 2017). Субсидии водного органического вещества имеют особое значение для территорий аридных ландшафтов, обладающих относительно низкой продуктивностью (Gutiérrez-Cánovas et al., 2019). Продукция водных экосистем, выносимая при вылете амфибионтных насекомых, отличается от наземной биохимическим составом, а именно содержит значительные количества омега-3 полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК). Эти вещества необходимы многим всеядным и хищным животным, поскольку входят в состав клеточных мембран и регулируют физиологические процессы, являясь

предшественниками специфических медиаторов (Arts, Kohler, 2009; Twining et al., 2016). В то же время омега-3 ПНЖК не синтезируются продуцентами суши и большинством наземных консументов в нужных количествах, поэтому основным источником для последних являются субсидии водной продукции, в том числе биомасса амфибионтных насекомых (Gladyshev et al., 2013, 2019; Moys, 2020).

Показано, что представители сем. Chironomidae характеризуются значительной вариабельностью содержания незаменимых омега-3 ПНЖК в зависимости от таксономической принадлежности и источников питания на личиночных стадиях (Zinchenko et al., 2014; Makhutova et al., 2016, 2017). Однако в отношении обитателей соленых экосистем это заключение основывается лишь на ограниченном числе видов из небольшого числа местообитаний.

Таким образом, целью настоящей работы была оценка значения бентосных сообществ хирономид для экспорта органического вещества и незаменимых ПНЖК в экосистемы суши аридного ландшафта Южной Сибири. Для достижения поставленной цели решали следующие задачи: i) определить таксономический состав и количественные характеристики зообентоса (численность, биомассу, продукцию) в трех соленых озерах с близкими гидрохимическими и гидрофизическими характеристиками; ii) оценить роль хирономид в донных сообществах исследованных озер; iii) сравнить содержание ПНЖК у доминирующих представителей сем. Chironomidae при вылете их имаго на сушу.

Материалы и методы

Исследуемые озера Шира (54°30' N, 90°12' E), Шунет (54°36' N, 90°20' E) и Учум (55°05' N, 89°43' E) находятся в регионе, занятом суббореальными континентальными межгорными и предгорными равнинами с типично-степными

ландшафтами (Ландшафтная карта СССР, 1980). Водоемы, выбранные для данного исследования, меромиктические, являются характерными водными объектами для данного типа ландшафта (Rogozin et al., 2018). Все три водоема относятся к типу соленых озер (соленость выше 10,0 г/л), классификация и значения солености приведены согласно работе (Задереев и др., 2021). Наиболее крупное из них, озеро Ши́ра площадью ~36 км², имеет соленость 14–16 г/л. Озера Шунет и Учум имеют меньшую площадь 0,5 и 4 км² и соленость 28 и 18 г/л соответственно. На части мелководья озер присутствует высшая водная растительность (тростник), имеются заболоченные участки, рыбы в озерах нет. Вокруг озер расположены травянистые степные экосистемы с колками кустарниковых зарослей (Природный комплекс..., 2011).

Пробы донных сообществ отбирали дночерпателем Экмана-Берджи (площадь захвата 0,01 м²) в июне – августе 2019 г. (3 даты пробоотбора) и мае – июле 2020 г. (3 даты пробоотбора). Одновременно проводили замеры температуры воды в пробе с помощью ручного термометра Cole-Parmer. На оз. Ши́ра пробы были собраны на станциях 1 и 3, расположение станций соответствовало указанным в работе (Толмеев и др., 2018); на озерах Шунет и Учум отбирали по одной станции. На каждом озере/станции пробы бентоса отбирали на глубинах 1, 3 и 5–6 метров, что соответствовало оксигенным зонам. В грунтах всех озер отмечены глина, ил, детрит, в оз. Ши́ра и Шунет – также песок и каменистые обломочные породы.

Пробы промывали через мельничный газ с размером ячеи 200 мкм, дальнейшая обработка проб происходила в лабораторных условиях. В лаборатории живые организмы беспозвоночных (макрозообентоса) выбирали из пробы с помощью пинцетов и фиксировали в 80 %-ном этаноле. При камеральной обработке проб бентосных животных разбирали по группам,

учитывали численность и взвешивали на аналитических весах (Mettler-Toledo, Швейцария) с дискретностью определения массы до 0,1 мг.

Анализ таксономического состава (до личиночной группы) зообентоса проводили согласно следующим определителям (Панкратова, 1977, 1983; Определитель..., 1994, 1997, 1999). Видовая принадлежность хирономид р. *Glyptotendipes* была ранее уточнена по имаго выплывшихся самцов (Толмеев и др., 2018). Также по препаратам имаго самцов, собранных близ озер Ши́ра и Шунет, уточняли видовую принадлежность хирономид р. *Chironomus*. При характеристике структуры бентосных сообществ использована классификация Чельцова-Бебутова в модификации В. Я. Леванидова: доминанты – 15 % и более, субдоминанты – 5,0–14,9 %, второстепенные виды – 1,0–4,9 % (Чебанова, 2009).

Для сравнительной оценки качества воды в исследованных озерах был рассчитан хирономидный индекс Е. В. Балускиной. Значения индекса от 0,136 до 1,08 характеризуют чистые воды; 1,08–6,5 – умеренно загрязненные; 6,5–9,0 – загрязненные, 9,0–11,5 – грязные (Руководство по гидробиологическому..., 1992).

Суточную продукцию сообщества хирономид бентоса озер вычисляли с использованием уравнений, связывающих продукцию популяции со скоростью энергетического обмена и удельную скорость роста с температурой воды (Голубков, 2000). Рассчитывали среднесуточное значение продукции за весь период наблюдений (2 вегетационных сезона) и вычисляли величину продукции за 30-дневный период, отражавший «условный» летний месяц. С использованием среднесуточных значений вторичной продукции для каждого озера оценили годовой вылет амфибионтных насекомых (мг сырой массы / м² акватории), приняв длительность периода, в течение которого может происходить выплод хирономид из водоемов в исследуемом регионе,

за 112 суток (Борисова и др., 2019). Рассчитали максимально возможный вылет, основанный на обобщении ряда данных, согласно которому вылет амфибионтных насекомых составляет около 24 % от годовой вторичной продукции бентосных личинок (Нугун, Wallace, 2000). Также был рассчитан вылет с применением регионального коэффициента 1,8 %, вычисленного из сопоставления уловистости плавающих и полупогруженных ловушек и среднесуточной вторичной продукции, измеренных ранее на оз. Шира (Борисова и др., 2019).

В течение летнего периода 2020 г. в прибрежной зоне с помощью энтомологического сачка были собраны пробы имаго вылетевших хирономид: подсем. Orthoclaadiinae (n=4) близ оз. Учум и р. *Glyptotendipes* (n=3) близ оз. Шунет для определения состава и содержания жирных кислот в биомассе. Отловленных особей имаго усыпляли быстрым охлаждением, взвешивали на весах HR-150AZ (A&D, Япония) с точностью до 0,1 мг. Далее биомассу помещали в смесь хлороформ-метанол и хранили при -20°C до последующей обработки.

Анализ жирных кислот подробно описан в работе (Gladyshev et al., 2020). Липиды экстрагировали хлороформом и метанолом в соотношении 2:1, далее жирные кислоты (ЖК) суммарных липидов пошагово омыляли и метилировали при температуре 85°C . Анализ метиловых эфиров ЖК выполнен на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890N/5975, «Agilent Technologies», США), оснащенном капиллярной колонкой HP-FFAP длиной 30 м, внутренним диаметром 0,25 мм. Условия анализа были следующими: скорость газа-носителя гелия 1,2 мл/мин, температура инъекционного порта 230°C , программирование температуры печи от 120°C до 180°C со скоростью $5^{\circ}\text{C}/\text{мин}$, 10 минут изотермально, затем до 220°C со скоростью $3^{\circ}\text{C}/\text{мин}$, 5 минут изотермально, затем

до 230°C со скоростью $10^{\circ}\text{C}/\text{мин}$ и 20 минут изотермально; температура хромато-масс-интерфейса 230°C , источника ионов – 230°C , квадруполь – 180°C ; энергия ионизации детектора 70 эВ, сканирование в диапазоне 45–500 атомных единиц со скоростью 0,5 сек/скан. Данные анализировали и обсчитывали в программе ChemStation («Agilent Technologies», США). Пики метиловых эфиров жирных кислот идентифицированы по полученным масс-спектрам. Количественное содержание жирных кислот в биомассе определялось по величине пика внутреннего стандарта, но-надекановой кислоты (Sigma-Aldrich, США), фиксированное количество которой добавляли в пробы перед экстракцией липидов.

Для проведения сравнительного статистического анализа были использованы данные о жирнокислотном составе имаго хирономид р. *Glyptotendipes*, собранных в летние периоды 2016–2019 гг. в прибрежье оз. Шира (Sushchik et al., 2021). Достоверность различий между средними значениями содержания ЖК в биомассе хирономид разных таксонов и местообитаний оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа и HSD-теста Тьюки, а при отсутствии нормального распределения – с помощью теста Крускалла-Уоллиса. Различия считали достоверными при $p < 0,05$. Вычисления проводили в стандартном пакете программ Statistica-9 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, США).

Результаты

В составе зообентоса трех изученных соленых озер обнаружено 18 таксонов различного уровня с преобладанием личинок сем. Chironomidae (отр. Diptera) и рачков-бокоплавов Amphipoda; также встречались личинки сем. Ceratopogonidae (отр. Diptera), отр. Trichoptera, имаго видов отр. Coleoptera и Heteroptera (табл. 1). Следует отметить

отсутствие представителей Oligochaeta (Annelida) и Mollusca.

На исследованных станциях 1 и 3 оз. Ши́ра в 2019–2020 гг. доминировали по численности и биомассе некто-бентосные рачки *Gammarus lacustris* (табл. 1). Личинки сем. Chironomidae в общей численности и биомассе бентоса составляли 44–75 % и 19–89 % соответственно (рис. 1). Доминировали следующие виды хирономид: *Polypedilum bicrenatum*, *Chironomus nigrifrons*, *Glyptotendipes salinus*, частота встречаемости которых находилась в пределах 33–76 % (табл. 1). Перечисленные таксоны составляли в сумме до 95 % от значения средней численности сем. Chironomidae (рис. 2). Общая численность и биомасса зообентосных организмов, численность сем. Chironomidae на ст. 1 и 3 имели близкие значения, тогда как биомасса сем. Chironomidae была заметно выше на станции 3 (табл. 1).

В бентосе оз. Шунет также присутствовали некто-бентосные рачки *Gammarus lacustris* с существенными межгодовыми колебаниями численности (табл. 1). Вместе с тем в этом озере выраженными доминантами бентосно-

го сообщества являлись личинки хирономид, обеспечивавшие 87–93 % общей численности и 62–82 % общей биомассы (рис. 1). Преобладали следующие виды данного таксона: *Procladius ferrugineus*, *P. choreus*, *Chironomus salinarius*, *P. bicrenatum* (табл. 1). Относительный вклад этих и иных видов хирономид в общую численность приведен на рис. 2. Среди обнаруженных в бентосе озера Ши́ра и Шунет 9-ти таксонов хирономид общими являлись 4 таксона. При этом структура бентосных сообществ этих озер отличалась по видам-доминантам и субдоминантам.

Бентосное сообщество оз. Учум характеризовалось значительным преобладанием в общей численности представителей семейств Ceratopogonidae и Chironomidae и отр. Coleoptera (рис. 1). Имаго и личинки отр. Coleoptera и Heteroptera характеризовались относительно большой встречаемостью (табл. 1). Доля хирономид в общей численности и биомассе варьировала в разные годы от 5 до 66 % и от 17 до 72 % (рис. 1). Среди личинок хирономид доминировали *Psectrocladius nevalis* (подсем. Orthoclaadiinae) и виды рода

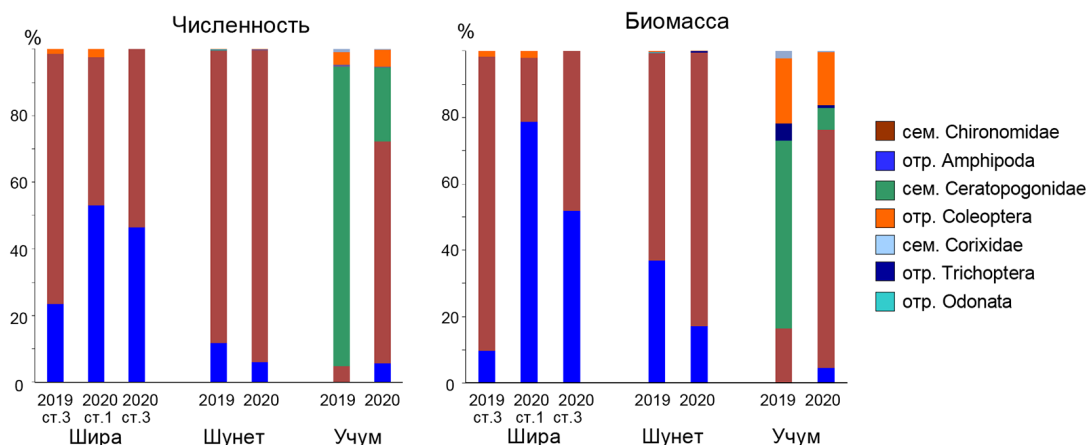


Рис. 1. Вклад таксонов (%) в средние численность и биомассу зообентоса озер Ши́ра, Шунет, Учум в 2019–2020 гг.

Fig. 1. Portions (% of the total) of major taxa in the mean number and biomass of zoobenthos in Lakes Shira, Shunet, and Uchum, 2019–2020

Таблица 1. Средние численность (над чертой, экз/м² ± стандартная ошибка) и биомасса (под чертой, г/м² ± стандартная ошибка) таксонов зообентоса на глубинах 1–6 метров соленых озер (Хакасия, Красноярский край), май-август 2019–2020 г. n – число проб, F – частота встречаемости таксона в пробах из озера, %

Table 1. Mean number (above the line, ind/m² ± standard error) and biomass (under the line, g/m² ± standard error) of zoobenthic taxa inhabiting saline lakes at 1–6 meter depths (Khakassia, Krasnoyarsk Region), May-August 2019–2020. n – sample number, F – frequency of occurrence in all samples from a lake, %

Вид	оз. Шира		оз. Шира		оз. Шира		оз. Шунег		оз. Учум	
	2020, ст. 1	2019, ст. 3	2020, ст. 3	2020, ст. 3	2019	2020	F, %	2019	2020	F, %
	n = 9	n = 3	n = 9	n = 9	n = 3	n = 8	n = 3	n = 3	n = 7	n = 7
Arthropoda: Crustacea										
<i>Gammarus lacustris</i> Sars	$\frac{1356 \pm 774}{8,74 \pm 4,49}$	$\frac{1033 \pm 524}{1,32 \pm 1,05}$	$\frac{1000 \pm 258}{7,32 \pm 2,13}$	$\frac{2000 \pm 114}{10,27 \pm 4,51}$	95	$\frac{388 \pm 160}{2,20 \pm 0,90}$	75	-	$\frac{243 \pm 210}{0,32 \pm 0,22}$	30
Insecta: Diptera (Chironomidae)										
<i>Chironomus nigriifrons</i> Linevitsh et Erbaeva, 1971	$\frac{111 \pm 56}{1,82 \pm 0,94}$	$\frac{633 \pm 633}{9,31 \pm 9,31}$	$\frac{278 \pm 163}{4,67 \pm 2,82}$	-	33	-	-	-	-	-
<i>Chironomus salinarius</i> Kieffer 1915	-	-	-	-	-	$\frac{2188 \pm 1437}{4,37 \pm 2,41}$	33	-	$\frac{43 \pm 30}{0,04 \pm 0,04}$	20
Chironominae	-	-	$\frac{11 \pm 11}{0,04 \pm 0,04}$	-	5	$\frac{13 \pm 13}{0,01 \pm 0,01}$	8	-	-	-
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kieffer, 1921	$\frac{56 \pm 29}{0,05 \pm 0,03}$	$\frac{200 \pm 153}{0,10 \pm 0,06}$	$\frac{11 \pm 11}{0,01 \pm 0,01}$	-	29	-	-	-	-	-
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edwards, 1929)	-	-	-	-	-	$\frac{33 \pm 29}{0,02 \pm 0,01}$	42	-	-	-
<i>Glyptotendipes salinus</i> (Michailova, 1987)	$\frac{25 \pm 15}{0,08 \pm 0,07}$	$\frac{233 \pm 120}{2,01 \pm 1,18}$	$\frac{244 \pm 108}{1,79 \pm 0,85}$	-	38	$\frac{738 \pm 457}{1,89 \pm 1,02}$	33	-	-	-
<i>Polypedium bicrenatum</i> Kieffer, 1921	$\frac{944 \pm 437}{0,19 \pm 0,10}$	$\frac{2333 \pm 1304}{0,53 \pm 0,29}$	$\frac{578 \pm 315}{0,16 \pm 0,10}$	-	76	$\frac{2800 \pm 1405}{1,00 \pm 0,57}$	42	-	-	-
<i>Procladius choreus</i> Meigen, 1804	-	-	-	-	-	$\frac{2433 \pm 907}{3,38 \pm 1,05}$	67	$\frac{100 \pm 0}{0,36 \pm 0,14}$	$\frac{314 \pm 282}{1,35 \pm 0,66}$	40
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieffer, 1919	-	-	$\frac{33 \pm 33}{0,13 \pm 0,13}$	-	5	$\frac{1694 \pm 854}{2,65 \pm 1,37}$	92	$\frac{100 \pm 58}{0,11 \pm 0,06}$	$\frac{1186 \pm 704}{2,11 \pm 1,26}$	70
<i>Psectrocladius nevalis</i> Kieffer, 1924	-	-	-	-	-	-	-	$\frac{100 \pm 58}{0,15 \pm 0,08}$	$\frac{1329 \pm 666}{2,49 \pm 1,48}$	60
Сумма Chironomidae	$\frac{1133 \pm 448}{2,12 \pm 0,87}$	$\frac{3300 \pm 1060}{11,96 \pm 8,00}$	$\frac{1156 \pm 273}{6,82 \pm 2,71}$	$\frac{15000 \pm 5629}{17,44 \pm 5,46}$	-	$\frac{6000 \pm 1996}{10,60 \pm 3,76}$	-	$\frac{300 \pm 58}{0,61 \pm 0,24}$	$\frac{2871 \pm 1120}{5,02 \pm 2,06}$	-

Вид	оз. Шира 2020, ст. 1	оз. Шира 2019, ст. 3	оз. Шира 2020, ст. 3	оз. Шира 2020, ст. 3	оз. Шунет, 2019	оз. Шунет, 2020	оз. Шунет	оз. Учум, 2019	оз. Учум, 2020
Diptera (Ceratopogonidae)									
Ceratopogonidae	-	-	-	-	$\frac{33 \pm 29}{0,03 \pm 0,02}$	-	8	$\frac{5667 \pm 4732}{2,11 \pm 1,73}$	$\frac{957 \pm 315}{0,45 \pm 0,14}$
Coleoptera									
<i>Donacia</i> sp.	$\frac{67 \pm 55}{0,23 \pm 0,22}$	$\frac{67 \pm 67}{0,23 \pm 0,23}$	-	14	$\frac{33 \pm 29}{0,10 \pm 0,08}$	-	8	$\frac{33 \pm 33}{0,37 \pm 0,37}$	$\frac{129 \pm 129}{0,84 \pm 0,84}$
<i>Hygrotes emeagrammus</i> (Ahrens, 1833)	-	-	-	-	$\frac{33 \pm 29}{0,20 \pm 0,20}$	-	8	$\frac{200 \pm 58}{0,36 \pm 0,18}$	$\frac{71 \pm 36}{0,17 \pm 0,11}$
<i>Hygrotes pectoralis</i> (Motschulsky, 1860)	-	-	-	-	-	-	-	-	$\frac{14 \pm 14}{0,11 \pm 0,11}$
<i>Rhantus suturellus</i> (Harris, 1828)	-	-	-	-	-	$\frac{13 \pm 13}{0,01 \pm 0,01}$	8	-	-
Trichoptera									
<i>Oecetis testacea</i> (Curtis, 1834)	-	-	-	-	-	$\frac{13 \pm 13}{0,06 \pm 0,06}$	8	$\frac{33 \pm 33}{0,20 \pm 0,20}$	$\frac{14 \pm 14}{0,06 \pm 0,06}$
Heteroptera	-	-	-	-	-	-	-	$\frac{67 \pm 33}{0,08 \pm 0,08}$	$\frac{14 \pm 14}{0,02 \pm 0,02}$
Corixidae									
Сумма всех таксонов	$\frac{2556 \pm 1117}{11,10 \pm 4,27}$	$\frac{4400 \pm 1800}{13,51 \pm 7,21}$	$\frac{2167 \pm 485}{14,19 \pm 4,21}$	$\frac{17167 \pm 6349}{28,19 \pm 2,12}$	$\frac{6425 \pm 1964}{12,93 \pm 4,29}$	$\frac{6267 \pm 4732}{3,64 \pm 2,07}$	$\frac{4329 \pm 1290}{7,00 \pm 2,67}$		

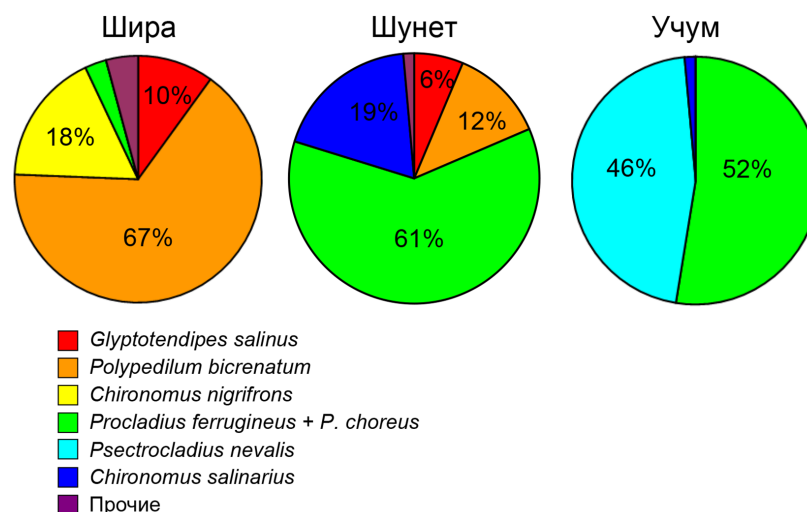


Рис. 2. Вклад таксонов (%) в среднюю численность личинок хирономид (Diptera: Chironomidae) озер Ши́ра, Шунет, Учум в 2019–2020 гг. Указаны процентные значения для таксонов с вкладом > 3 %

Fig. 2. Portions (% of the total) of species in the mean number of chironomid larvae (Diptera: Chironomidae) from Lakes Shira, Shunet and Uchum, 2019–2020. Percentages of taxa higher than 3 % are shown

Procladius (подсем. Tanypodinae) (табл. 1, рис. 2). В целом нужно отметить заметное отличие структуры бентосного сообщества оз. Учум от таковых оз. Ши́ра и Шунет по встречаемости и доминированию всех таксонов. Только в оз. Учум встречались ортокладиины *P. nevalis*, жуки *Hydrotus pectoralis*, а также клопы сем. Corixidae (табл. 1). Вместе с тем структура бентоса озер Учум и Шунет характеризовалась сходством в отношении высокой численности и встречаемости личинок хирономид подсем. Tanypodinae (рис. 2).

Хирономидный индекс Е.В. Балускиной изменялся от 1,26 (оз. Учум) до 10,0 (оз. Шунет), имея среднее значение для бентоса оз. Ши́ра – 6,5.

Общая численность зообентоса в оз. Шунет была максимальной, тогда как в оз. Ши́ра – минимальной среди изученных соленых озер в оба вегетационных сезона (табл. 1). Таким же было и распределение численности личинок хирономид в озерах, за исключением очень низкой численности хирономид в оз. Учум в 2019 г. В свою очередь, биомасса зообентоса

была максимальной в оз. Шунет, и минимальной – в оз. Учум (табл. 1). Средняя биомасса хирономид, рассчитанная по данным двух вегетационных сезонов, в оз. Шунет превышала таковую в Ши́ра и Учум в ~ 2 и 3 раза соответственно, хотя различия были статистически недостоверны (критерий Фишера $F = 2,96$, $p > 0,05$ при числах степеней свободы $\nu_1=2$, $\nu_2=37$) (рис. 3). При этом следует отметить значительный размах колебаний биомассы хирономид в оз. Шунет (табл. 1, рис. 3). Различия средних величин суточной продукции в изученных озерах были статистически достоверны: $F = 5,51$, $p < 0,05$ при $\nu_1=2$, $\nu_2=37$. Средняя суточная продукция сообщества хирономид оз. Шунет значительно и достоверно превышала таковые для двух других озер (рис. 3). При этом продуктивность хирономид оз. Учум была наименьшей, но достоверно не отличалась от суточной продукции в оз. Ши́ра (рис. 3).

Продукция личинок хирономид озер Ши́ра, Шунет и Учум за период 30 дней (условный месяц летнего сезона) составила в среднем $16,1 \pm 4,1$, $45,6 \pm 13,6$ и $9,6 \pm 4,6$ г

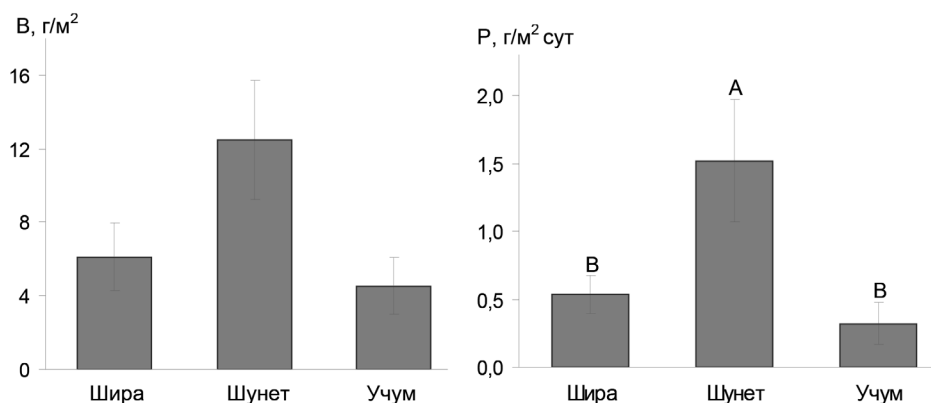


Рис. 3. Средние за 2 вегетационных сезона (2019–2020 гг.) биомасса и суточная продукция сообществ личинок хирономид, обитавших на глубинах 1–6 метров озер Ши́ра, Шунет, Учум. Указаны величины стандартных ошибок средних. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличались по критерию HSD (наиболее значимого различия) Тьюки для *post hoc*-теста в однофакторном дисперсионном анализе

Fig. 3. Means for 2 growing seasons (2019–2020) of biomass and daily production of chironomid larvae communities inhabiting Lakes Shira, Shunet, and Uchum at 1–6 meter depths. Lines show values of standard errors. Means labelled with the same letters are not significantly different according to Tukey HSD *post hoc* test in ANOVA

сырой массы / м² соответственно. В свою очередь, максимально возможный годовой вылет имаго хирономид из исследуемых соленых водоемов колебался от 8,6 до 40,1 г сырой массы / м². Вылет хирономид, рассчитанный с применением регионального коэффициента (см. Материалы и Методы), был равен 0,6, 1,1 и 3,1 г сырой массы / м² акватории в год для озер Учум, Ши́ра и Шунет соответственно.

Мы сравнили жирнокислотный состав имаго хирономид, собранных в прибрежье исследованных озер. Близ озер Ши́ра и Шунет роились имаго р. *Glyptotendipes*. Процентное содержание кислот 15:0, br15–17 (сумма насыщенных и моноеновых ЖК с разветвленной цепью), 18:3n-6 и 20:4n-6 в особях имаго этого таксона, вылетающих из оз. Шунет, было достоверно выше, а таковые кислоты 18:3n-3 достоверно ниже, по сравнению со значениями у имаго того же рода, собранных близ оз. Ши́ра (табл. 2). В свою очередь, в прибрежье оз. Учум наблюдалось роение имаго подсем. Orthoclaadiinae. Ортокладии-

ны, вылетающие из оз. Учум, отличались достоверно большими процентными уровнями короткоцепочечных кислот, а именно 12:0, 14:0, суммы 12:1–14:1 изомеров, и меньшими значениями насыщенных и моноеновых кислот с 18–20 атомами, 18:0, 18:1n-7, 20:0, суммы 20:1 изомеров, а также 20:5n-3, по сравнению с хирономидами р. *Glyptotendipes*, вылетающими из двух других озер (табл. 2). Кроме того, средние значения некоторых ЖК у ортокладиин Учума достоверно отличались от таковых у глиптотендипесов из одного из водоемов: например, уровни 16:0, 18:3n-3, 18:4n-3 были ниже, а 15:0, br15–17, 16:1n-7 – выше, чем у имаго из оз. Ши́ра (табл. 2). Важно отметить, что количественное содержание незаменимой эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК, 20:5n-3, мг на г сырой массы) у рассмотренных таксонов в изученных местообитаниях не различалось, тогда как содержание общей суммы жирных кислот у хирономид, населявших прибрежье оз. Учум, было почти в два раза выше, чем у остальных имаго (табл. 2).

Таблица 2. Содержание жирных кислот (% от суммы или мг/г сырой массы, среднее значение ± стандартная ошибка) в биомассе имаго хирономид, отловленных близ озер Учум, Шунет, Ши́ра, май–август 2016–2020 гг., n – число проб. ЖК, имеющие статистически достоверные различия средних значений ($p < 0.05$), приведены жирным шрифтом. Средние, обозначенные одинаковой буквой (по строкам), не имеют достоверных различий по HSD-тесту Тьюки либо тесту Крускалла-Уоллиса

Table 2. Levels and contents of fatty acids (% of total or mg/g of wet weight, mean ± standard error) in biomass of chironomidae adults caught near Lakes Uchum, Shunet, Shira, May-August 2016–2020, n – sample number. Fatty acid values that are in bold differ statistically significantly ($p < 0.05$) in ANOVA. Means labelled with the same letter are not significantly different according to the relevant test, Tukey HSD *post hoc* or Kruskal-Wallis

ЖК	оз. Учум Orthocladiinae n = 4	оз. Шунет <i>Glyptotendipes</i> n= 3	оз. Ши́ра <i>Glyptotendipes</i> n=17
%			
12:0	9,2 ± 0,6^A	0,2 ± 0,0^B	0,3 ± 0,0^B
14:0	5,2 ± 0,2^A	1,3 ± 0,0^B	1,3 ± 0,1^B
Σ12:1–14:1	7,6 ± 0,3^A	0,1 ± 0,0^B	0,2 ± 0,0^B
15:0	0,5 ± 0,0^B	0,4 ± 0,0^B	0,2 ± 0,0^A
16:0	12,6 ± 0,2^B	15,3 ± 0,7^{AB}	15,9 ± 0,4^A
16:1n-9	0,9 ± 0,1	0,5 ± 0,0	0,8 ± 0,1
16:1n-7	8,7 ± 0,2^B	5,6 ± 0,3^{AB}	4,4 ± 0,5^A
16:2n-4	0,8 ± 0,0	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,0
Σbr15–17	1,1 ± 0,0^B	0,9 ± 0,0^B	0,5 ± 0,0^A
17:0	0,8 ± 0,0	1,0 ± 0,0	0,8 ± 0,0
Σ17:1	0,7 ± 0,0	0,4 ± 0,0	0,3 ± 0,0
18:0	4,2 ± 0,1^A	8,1 ± 0,3^B	7,9 ± 0,2^B
18:1n-9	8,7 ± 0,2	8,4 ± 0,3	8,3 ± 0,2
18:1n-7	2,0 ± 0,0^A	7,9 ± 0,2^B	7,5 ± 0,1^B
18:2n-6	14,7 ± 1,0	18,1 ± 0,2	15,0 ± 0,6
18:3n-6	0,1 ± 0,0^B	0,6 ± 0,0^A	0,1 ± 0,0^B
18:3n-3	5,0 ± 0,2^A	4,7 ± 0,4^A	11,1 ± 0,1^B
18:4n-3	0,3 ± 0,0^A	1,3 ± 0,1^{AB}	1,5 ± 0,2^B
20:0	0,6 ± 0,0^A	1,5 ± 0,1^B	1,7 ± 0,1^B
Σ20:1	0,1 ± 0,0^A	0,4 ± 0,0^B	0,4 ± 0,0^B
20:4n-6	1,7 ± 0,1^A	2,5 ± 0,1^B	1,7 ± 0,0^A
20:5n-3	11,1 ± 0,5^A	18,6 ± 1,1^B	17,4 ± 0,6^B
мг/г			
20:5n-3	3,5 ± 0,1	3,5 ± 0,3	3,1 ± 0,2
сумма ЖК	31,8 ± 0,8^A	18,8 ± 0,6^B	18,5 ± 1,6^B

Обсуждение

В период исследований, включавший два вегетационных сезона, выявлены существенные различия таксономического состава и продуктивности трех соленых озер аридно-

го ландшафта. В зообентосе оз. Ши́ра в 2019–2020 гг. сохраняются те же доминирующие виды, что и при наблюдениях несколькими годами ранее, а именно амфиподы *G. lacustris*, личинки хирономид *G. salinus*, *C. nigrifrons*,

P. bicrenatum (Толмеев и др., 2018). Однако средняя продуктивность хирономидного сообщества оз. Ши́ра за условный летний месяц была заметно ниже, чем в предыдущий период исследований (17,9 и 46,2 г сырой массы / м² для глубин 1 и 6 м соответственно) (Толмеев и др., 2018).

Зообентос некоторых озер данного региона, включая оз. Шунет, был ранее рассмотрен в односезонном мониторинговом исследовании (Андрианова и др., 2015). Так же, как и в цитируемой работе, мы обнаружили в оз. Шунет доминирование *G. lacustris*, тогда как видовой состав хирономид заметно отличался. Общая биомасса и численность бентоса в 2019–2020 годах оказались заметно выше, чем ранее.

В свою очередь, данные о зообентосном сообществе соленого озера Учум получены впервые.

Гидробиологические исследования изученных водоемов были сосредоточены преимущественно на характеристиках планктонных сообществ (Толмеев et al., 2010; Rogozin et al., 2018). Хотя многие гидрофизические и гидрохимические показатели водной толщи изученных трех озер близки, водоемы различаются по уровню солености, а также по составу планктонной биоты (Rogozin et al., 2018). Например, в оз. Учум не был обнаружен некто-бентосный рачок *G. lacustris*, распространенный в оз. Ши́ра и Шунет. Также были отмечены различия в таксономическом составе сообществ водорослей и микроорганизмов с доминированием зеленых водорослей и цианобактерий в оз. Ши́ра, и криптофитовых, гетеротрофных флагеллят и инфузорий – в оз. Шунет (Толмеев et al., 2010). Полученные нами данные о бентосных сообществах выявили большее сходство видового состава озер Ши́ра и Шунет, хотя они почти вдвое отличаются по уровню солености.

Следует отметить появление в субдоминантах бентоса оз. Шунет личинок *C. salinarius*, распространенного обитателя водоемов и рек Центральной Европы, Америки и Азии с различной степенью солености (Зинченко и др., 2019; Fuentes et al., 2005; Cartier et al., 2010). В условиях лабораторного эксперимента показано, что данный вид обладает наибольшей толерантностью к водам с низкой соленостью, до 5 г/л, и водам с высокой соленостью, 20–30 г/л (Cartier et al., 2011). Возможно, именно относительно высокая соленость оз. Шунет являлась фактором, обеспечивающим субдоминирующую позицию данного таксона в хирономидном сообществе. С другой стороны, некоторые авторы отмечают, что *C. salinarius* предпочитал водоемы с большей степенью эвтрофирования (Fuentes et al., 2005). Однако согласно обзорному исследованию озер данного региона по параметрам прозрачности по диску Секки, мутности и концентрации общего фосфора оз. Шунет не следует относить к эвтрофированным (Задереев и др., 2021). Вместе с тем этот водоем активно используется в рекреационных целях (как место отдыха неорганизованных туристов), а также, по нашим полевым наблюдениям, для водопоя скота, что с учетом небольших размеров озера может давать заметную биогенную нагрузку. В оз. Шунет доминантами по численности были личинки рода *Procladius* из подсем. Tanypodinae. Виды этого подсемейства предпочитают донные отложения, обогащенные органическим веществом (Яныгина, Крылова, 2007).

Озеро Учум характеризовалось совсем другим населением бентоса по сравнению с оз. Ши́ра, имеющим близкую величину солености. Наряду с доминирующими хирономидами здесь с высокой частотой встречаемости присутствовали личинки мокрецов, личинки и имаго водных жуков и клопов. Наличие упомянутых таксонов нередко для

соленых и слабоминерализованных водоемов. Так, личинки мокрецов были многочисленными в соленых реках Приэльтонья Волгоградской области (Golovatyuk et al., 2018), а кориксиды были фоновыми таксонами водоемов степей и лесостепей Западной Сибири (Sushchik et al., 2016). В свою очередь, личинки подсемейства Orthoclaadiinae, относящиеся к роду *Psectrocladius*, также встречаются в соленых и олигогалинных водоемах (Armitage et al., 1995; Reuss et al., 2013). Но чаще присутствие личинок *Psectrocladius* отмечается в олиготрофных холодноводных экосистемах, расположенных, например, в Гренландии, на Камчатке, в Мурманской области (Reuss et al., 2013; Nazarova et al., 2017; Denisov et al., 2020). В целом же доминирование ортокладини в хирономидных сообществах указывает на относительно чистые воды (Яныгина, Крылова, 2007). Действительно, оз. Учум отличалось наименьшим значением хирономидного индекса Е.В. Балускиной (1,26), близким по величине к порогу, установленному для чистых вод (1,08).

Следует отметить, что значения данного индекса увеличивались с ростом биомассы и продуктивности хирономидных сообществ исследованных водоемов: так, в оз. Учум наблюдалась минимальная среднесуточная продуктивность сообщества хирономид, тогда как в оз. Шунет, где индекс был равен 10,0, среднесуточное значение продукции было выше почти в пять раз.

Средняя биомасса личинок хирономид, составлявших донные сообщества соленых озер юга Сибири, была сопоставима с таковой в ряде минерализованных водных объектов, расположенных в аридных регионах России и мира: Приэльтонье Волгоградской области (Зинченко и др., 2019), Крыму (Golubkov et al., 2018), Забайкальском крае (Matafonov, Bazarova, 2018), Центральной и Западной Ка-

наде (Cannings, Scudder, 1978; Hammer et al., 1990). Однако в большинстве вышеуказанных регионов имелись соленые реки либо озера, в которых биомасса бентосных сообществ в несколько раз превышала уровень, найденный в исследованных сибирских озерах. Исключение составило озеро Зун-Торей, расположенное в гористом районе Забайкальского края (Matafonov, Bazarova, 2018), где биомасса доминирующих хирономид была ниже, чем в оз. Шира и Шунет.

Разрозненные исследования, рассматривающие продуктивность донных сообществ и экспорт биомассы амфибионтных насекомых, включая хирономид, на сушу из различных водоемов и водотоков, либо нескольких объектов в одном регионе интенсивно проводятся несколько десятилетий (например, Kimerle, Anderson, 1971; Gray, 1989). Но лишь в последние годы появились обобщающие работы, сравнивающие экспорт биомассы при вылете амфибионтных насекомых из водоемов и водотоков различных географических и климатических регионов – биомов (Gladyshev et al., 2019; Моюо, 2020). Все данные приводятся, как правило, на единицу сухой массы с квадратного метра акватории в год, и получены в результате прямых измерений потока с помощью ловушек различных конструктивных типов, за исключением измерений вылета насекомых с развитыми летательными способностями.

Мы пересчитали средние величины экспорта биомассы с учетом измеренной влажности имаго одного из доминирующих видов хирономид – *G. salinus*, 71,5 % (Makhutova et al., 2017). Они составили 0,18, 0,31 и 0,87 г сухой массы / м² акватории в год для озер Учум, Шира и Шунет соответственно. Следует также подчеркнуть, что эти данные хоть и получены путем расчета из величин вторичной продукции хирономидных сообществ, вы-

числены с применением коэффициента, связывающего продукцию и прямые измерения вылета с литорали одного из водоемов данного региона (Борисова и др., 2019). Сравнение полученных нами значений с таковыми в вышеупомянутых обзорах показывает, что они находятся в приводимом диапазоне величин экспорта для биомов умеренного и холодного климата, но заметно меньше значений экспорта биомассы в биомов с более теплым климатом (Gladyshev et al., 2019). Отличия от водоемов, расположенных в более теплом климате, объясняются, как очевидно, менее продолжительным вегетационным сезоном, позволяющим осуществить всего 1–2 пика массового вылета в год. Вместе с тем величины экспорта биомассы хирономид из изученных соленых озер были меньше и многих значений вылета той же группы амфибионтных насекомых, измеренных для водных систем умеренного климата, например озера Миватн, находящегося в геотермальном районе Исландии (Dreyer et al., 2015), болот Финляндии (Paasivirta et al., 1988), ветландов юго-восточной части США (Stagliano et al., 1998), ручьев и прудов Германии (Rolaußs et al., 2001). Очевидно, что относительно небольшие величины вылета хирономид отражали невысокую продуктивность бентосных сообществ изученных озер. Причиной последней была, вероятно, совокупность факторов: достаточно суровый – засушливый и вместе с тем выраженно континентальный – климат изученного региона, высокая соленость воды и отсутствие выраженной биогенной и антропогенной нагрузки на водоемы.

В литературе имеется достаточно сведений о жирнокислотном составе и содержании незаменимых ПНЖК у личинок различных таксонов сем. Chironomidae (Goedkoop et al., 2000; Sauvanet et al., 2013; Makhutova et al., 2016, 2017; Vesterinen et al., 2021). Вместе

с тем данные о биохимическом составе вылетевших имаго, доступных для питания наземных консументов, немногочисленны, что отмечено в обзорном мета-анализе (Gladyshev et al., 2019), а также в экспериментальном исследовании вылета хирономид из мезокосмов (Scharnweber et al., 2020). Известно, что содержание различных ЖК у личинок хирономид может изменяться в зависимости от питания (Strandberg et al., 2020). Кроме того, содержание ЖК являлось таксон-специфичным для подсемейств и родов данного семейства (Makhutova et al., 2017), отличающегося большим филогенетическим разнообразием (Зинченко, 2011; Armitage et al., 1995).

Как очевидно, жирнокислотный состав короткоживущих имаго в значительной степени отражает питание особей на «водных» личиночных стадиях. Мы сравнили ЖК состав у имаго одного и того же вида хирономид, *G. salinus*, вылетавшего из двух разных соленых озер Шира и Шунет. Процентные уровни большинства ЖК у двух популяций были близкими, за исключением различий в содержании некоторых кислот, являющихся биомаркерами отдельных источников пищи в водных трофических цепях. Так, повышенный уровень 18:3n-3 у хирономид, роившихся близ оз. Шира, мог быть связан с большей долей зеленых водорослей в диете личинок в этом водоеме (Napolitano, 1999; Kelly, Scheibling, 2012). Более высокое содержание суммы разветвленных 15–17ЖК, маркеров гетеротрофных бактерий (Napolitano, 1999) и омега-6 ПНЖК, маркеров органики наземного происхождения (Gladyshev et al., 2015), у хирономид, вылетавших из оз. Шунет, скорее всего, было обусловлено большей долей детрита наземного органического вещества в питании личинок в этом биотопе.

Если ЖК-состав некоторых таксонов имаго подсемейств Chironominae и Tanypodinae

ранее был охарактеризован (Borisova et al., 2016; Makhutova et al., 2017), то данные о биохимическом составе имаго подсемейства Orthocladinae получены впервые. ЖК-состав этого таксона хирономид имел уникальные черты: суммарный вклад короткоцепочечных (12–14 атомов в углеродной цепи молекулы) насыщенных и моноеновых кислот составлял в среднем 22 % от общей суммы, при том что эти ЖК обычно составляют не более 6–8 % у различных водных и наземных насекомых (Sanchez-Muros et al., 2014). Высокие уровни C12–14 ЖК сопровождалось снижением относительной доли длинноцепочечных ЖК (с 18–20 атомами углерода). Среди амфибионтных насекомых повышенный уровень короткоцепочечных ЖК ранее наблюдали лишь у некоторых видов кровососущих комаров сем. Culicidae (Sushchik et al., 2013). Также есть сведения о способности некоторых наземных представителей отряда Diptera, личинок черной львинки *Hermetia ilucens* и мухи-журчалки ильницы *Eristalis tenax*, накапливать до 22–52 % таких ЖК от общей суммы (Barroso et al., 2014). Короткоцепочечные насыщенные ЖК, содержащиеся в перечисленных двукрылых насекомых, являются, скорее всего, продуктом собственного биосинтеза, благодаря наличию специфической ацилтиоэстеразы (Stanley-Samuelson et al., 1988). Физиологическое значение накопления короткоцепочечных ЖК у отдельных видов насекомых остается неясным. Хотя данные ЖК и не являются уникальными веществами, их повышенное содержание у вновь изученного таксона хирономид может быть использовано как важный маркерный признак при рассмотрении водно-наземных трофических связей. Подобным образом, в качестве биомаркеров вещества водного происхождения, ранее были использованы уровни 20:5n-3 и суммы омега-3 ЖК у пауков, обитавших на различном удалении

от берега реки Кови, ЮАР (Chari et al., 2020). В работе отмечена зависимость содержания этих веществ в телах наземных консументов от расстояния до береговой линии, указывающая на увеличенное потребление имаго амфибионтных насекомых в прибрежном биотопе.

Поскольку вылетающие имаго хирономид выносят на сушу не только органическое вещество, но и омега-3 ПНЖК, являющиеся физиологически важными веществами для многих всеядных и хищных наземных животных (Gladyshev et al., 2019), мы сравнили их количественное содержание у особей, отловленных близ исследованных озер. Несмотря на различия пищевых источников одновидовых популяций озер Шира и Шунет, а также таксон-специфичные различия подсемейств Chironominae и Orthocladinae, все три исследованные популяции хирономид характеризовались практически одинаковым содержанием незаменимых ПНЖК (обнаружена только ЭПК), что с учетом средней влажности биомассы имаго – 71,5 % составляло 10,9–12,3 мг/г сухой массы. Этот диапазон соответствовал медианному значению содержания незаменимых ПНЖК у имаго амфибионтных насекомых, 11,4 мг/г сухой массы, из различных местообитаний (Gladyshev et al., 2019). Расчеты величины экспорта незаменимых веществ при вылете имаго на сушу обычно выполняются как произведение продуктивности (или вылета на сушу) биомассы за единицу времени на содержание ПНЖК в биомассе вылетающих амфибионтных насекомых (Zinchenko et al., 2014; Gladyshev et al., 2019). Близкие значения содержания омега-3 ПНЖК у хирономид из изученных соленых озер позволяют сделать вывод о большем влиянии продуктивности, чем таксономического состава хирономидного сообщества на величину экспорта этих незаменимых веществ на сушу. Этот вывод согласуется с данными

эксперимента на мезокомах К. Scharnweber и коллег (2020), исследовавших экспорт ПНЖК при вылете пяти видов хирономид в условиях трофического градиента.

Заключение

Несмотря на локализацию в одном и том же климатическом регионе и схожие гидрофизические и гидрохимические характеристики, исследованные соленые озера юга Сибири отличались как по структуре, так и по продуктивности бентосных сообществ. Наиболее продуктивным и, следовательно, обеспечивающим наибольшую величину вылета амфибионтных насекомых оказалось оз. Шунет, имеющее малые размеры, относительно высокую соленость, за счет доминирования в бентосном сообществе личинок двух подсемейств, хирономид и таниподин.

Изучение жирнокислотного состава доминирующих в озерах таксонов на стадии имаго выявило специфичность ЖК-маркёров у представителей разных подсемейств, а также различия в содержании маркёров, связанных с пищевыми источниками водоёма. Выявленные ЖК-маркёры хирономид могут быть использованы в дальнейшем для оценки вклада органического вещества водного происхождения в наземные трофические сети. Вместе с тем пищевая ценность изученных имаго хирономид из всех трех соленых озер, как источников омега-3 ПНЖК для наземных консументов, была одинакова. Таким образом, продуктивность соленых озер, а не таксономический состав хирономидного сообщества, может быть более важным фактором для величины экспорта ПНЖК из воды на сушу в данном ландшафте.

Список литературы / References

Андрианова А. В., Апонасенко А. Д., Макарская Г. В., Постникова П. В., Пономарева Ю. А., Тарских С. В. (2015) Структурные характеристики биологических сообществ экосистем озер с различной степенью минерализации (Республика Хакасия). *Вода: химия и экология*, 12: 41–47 [Andrianova A. V., Aponasenko A. D., Makarskaia G. V., Postnikova P. V., Ponomareva Iu. A., Tarskikh S. V. (2015) Structural characteristics of the biological communities of ecosystems of the lakes with different degrees of mineralization (Republic of Khakassia). *Water: Chemistry and Ecology* [Voda: khimiya i ekologiya], 12: 41–47 (in Russian)]

Борисова Е. В., Толмеев А. П., Дроботов А. В., Сущик Н. Н. (2019) Вылет хирономид (Chironomidae, Diptera) из соленого озера как источник органического углерода и незаменимых биохимических веществ для аридных экосистем юга Сибири. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 12(2): 196–215 [Borisova E. V., Tolomeev A. P., Drobotov A. V., Sushchik N. N. (2019) Emergence of midges (Chironomidae, Diptera) from a saline lake as a source of organic matter and essential biochemical compounds for arid ecosystems in South Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 12(2): 196–215 (in Russian)]

Голубков С. М. (2000) *Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых*. СПб., ЗИН РАН, 294 с. [Golubkov S. M. (2000) *Functional ecology of amphibiotic insect larvae*. St. Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 294 p. (in Russian)]

Задереев Е. С., Дроботов А. В., Толмеев А. П., Анищенко О. В., Ёлгина О. Е., Колмакова А. А. (2021) Влияние солености и биогенной нагрузки на экосистемы ряда озер юга Сибири. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 14(2): 133–153 [Zadereev E. S.,

Drobotov A. V., Tolomeev A. P., Anishchenko O. V., Yolgina O. E., Kolmakova A. A. (2021) The effect of salinity and nutrient load on the ecosystems of selected lakes in the South of Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 14(2): 133–153 (in Russian)]

Зинченко Т.Д. (2011) *Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги: (атлас)*. Тольятти, Кассандра, 258 с. [Zinchenko T.D. (2011) *Ecological-faunistic characterization of chironomids (Diptera, Chironomidae) of small rivers from the basin of the Middle and Lower Volga River (Atlas)*. Tolyatti, Kassandra, 258 p. (in Russian)]

Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В. (2019) Хирономиды (Diptera, Chironomidae) донных сообществ соленых рек приЭльтонья: разнообразие, соленостная толерантность, распределение. *Зоологический журнал*, 98(7): 804–818 [Zinchenko T.D., Golovatyuk L. V., Abrosimova E. V. (2019) Chironomids (Diptera, Chironomidae) of the bottom communities in saline rivers of the Lake Elton basin: Diversity, salinity tolerance, distribution. *Zoologicheskii Zhurnal*, 98(7): 804–818 (in Russian)]

Ландшафтная карта СССР (1980) Гудилин И.С. (отв. ред.). Масштаб 1:2500000 (в 1 см. 25 км.). Министерство геологии СССР. http://www.etomesto.ru/map-atlas_landscape/?x=89.924782&y=54.628045 [Landscape map of USSR (1980) Gudilin I. S.(ed.) Scale 1:2500000, 25 km per 1 cm of the map. Geological Ministry of USSR http://www.etomesto.ru/map-atlas_landscape/?x=89.924782&y=54.628045 (in Russian)]

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1 (1994) Цалолихин С.Я. (ред.) С-Пб., Издательство ЗИН РАН, 394 с. [*Keys for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 1* (1994) Tsalolikhin S. Ya. (Ed.) St. Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 394 p. (in Russian)]

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3 (1997) Цалолихин С.Я. (ред.) С-Пб., Издательство ЗИН РАН, 424 с. [*Keys for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 3* (1997) Tsalolikhin S. Ya. (Ed.) St. Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 424 p. (in Russian)]

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4 (1999) Цалолихин С.Я. (ред.) С-Пб., Издательство ЗИН РАН, 1000 с. [*Keys for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 4* (1999) Tsalolikhin S. Ya. (Ed.) St. Petersburg, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, 1000 p. (in Russian)]

Панкратова В.Я. (1983) *Личинки и куколки комаров п/сем. Chironominae. Фауна СССР. (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)*. Ленинград, Наука, 295 с. [Pankratova V. Ya. (1983) *Larvae and pupae of midges of subfamily Chironominae. Fauna of USSR. (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)*. Leningrad, Nauka, 295 p. (in Russian)]

Панкратова В.Я. (1977) *Личинки и куколки комаров п/сем. Podonominae и Tanipodinae. Фауна СССР. (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)*. Ленинград, Наука, 153 с. [Pankratova V. Ya. (1977) *Larvae and pupae of midges of subfamily Podonominae and Tanipodinae. Fauna of USSR. (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)*. Leningrad, Nauka, 153 p. (in Russian)]

Природный комплекс и биоразнообразие участка «Озеро Шира» заповедника «Хакасский» (2011) Непомнящий В.В. (ред.) Абакан, Хакасское книжное издательство, 420 с. [*Native community and biodiversity of "Lake Shira" area from the "Khakassian" natural reserve* (2011) Nepomnyashchii V. V. (Ed.) Abakan, Khakassian Book Press, 420 p. (in Russian)]

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем (1992) В. А. Абакумов (ред.) СПб., Гидрометеониздат, 320 с. [*Guidance for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems* (1992) Abakumov V. A. (ed.) St. Petersburg, Hydrometeoizdat, 320 p. (in Russian)]

Толмеев А. П., Шулепина С. П., Махутова О. Н., Агеев А. В., Дроботов А. В., Сущик Н. Н. (2018) Характеристика таксономического состава и биомассы зообентоса соленого озера Шира: изменения, произошедшие за 65 лет. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 11(4): 367–383 [Tolomeev A. P., Shulepina S. P., Makhutova O. N., Ageev A. V., Drobotov A. V., Sushchik N. N. (2018) Taxonomic composition and biomass of zoobenthos in saline Lake Shira: shifts that happened in 65 years. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 11(4): 367–383 (in Russian)]

Чебанова В. В. (2009) *Бентос лососевых рек Камчатки*. М., Изд-во ВНИРО, 172 с. [Chebanova V. V. (2009) *Benthos of salmon rivers in Kamchatka*. Moscow, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 172 p. (in Russian)]

Яныгина Л. В., Крылова Е. Н. (2007) Биоиндикация экологического состояния нижнего течения р. Томь по зообентосу. *Мир науки, культуры, образования*, 3: 34–36 [Yanygina L. V., Krylova E. N. (2007) Bioindication of ecological condition of Tom' river down-stream by zoobenthos. *World of Science, Culture and Education* [Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya], 3: 34–36 (in Russian)]

Armitage P. D., Cranston P. S., Pinder L. C. V. (1995) *The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges*. London, Chapman & Hall, 575 p.

Arts M. T., Kohler C. C. (2009) Health and condition in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response. *Lipids in aquatic ecosystems*. Arts M. T., Brett M. T., Kainz M. J. (eds.) Springer, N.Y., p. 237–256

Barroso F. G., de Haro C., Sanchez-Muros M.-J., Venegas E., Martinez-Sanchez A., Perez-Banon C. (2014) The potential of various insect species for use as food for fish. *Aquaculture*, 422–423: 193–201

Borisova E. V., Makhutova O. N., Gladyshev M. I., Sushchik N. N. (2016) Fluxes of biomass and essential polyunsaturated fatty acids from water to land via chironomid emergence from a mountain lake. *Contemporary Problems of Ecology*, 9(4): 446–457

Cannings R. A., Scudder G. G. E. (1978) The littoral Chironomidae (Diptera) of saline lakes in central British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 56(5): 1144–1155

Cartier V., Claret C., Garnier R., Fayolle S., Franquet E. (2010) Multi-scale approach to the environmental factors effects on spatio-temporal variability of *Chironomus salinarius* (Diptera: Chironomidae) in a French coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(4): 637–644

Cartier V., Claret C., Garnier R., Franquet E. (2011) How salinity affects life cycle of a brackish water species, *Chironomus salinarius* Kieffer (Diptera: Chironomidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 405(1–2): 93–98

Chari L. D., Richoux N. B., Moyo S., Villet M. H. (2020) Dietary fatty acids of spiders reveal spatial and temporal variations in aquatic-terrestrial linkages. *Food Webs*, 24: e00152

Degermendzhy A. G., Zadereev E. S., Rogozin D. Yu., Prokopkin I. G., Barkhatov Y. V., Tolomeev A. P., Khromechek E. B., Janse J. H., Mooij W. M., Gulati R. D. (2010) Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia). *Aquatic Ecology*, 44(3): 619–632

- Denisov D., Terentjev P., Valkova S., Kudryavtzeva L. (2020) Small lakes ecosystems under the impact of non-ferrous metallurgy (Russia, Murmansk Region). *Environments*, 7(4): 29
- Dreyer J., Townsend P.A., Hook III J. C., Hoekman D., Vander Zanden M.J., Gratton C. (2015) Quantifying aquatic insect deposition from lake to land. *Ecology*, 96(2): 499–509
- Ferrington L. C. Jr. (2008) Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1): 447–455
- Fuentes C., Green A. J., Orr J., Olafsson J. S. (2005) Seasonal variation in species composition and larval size of the benthic chironomid communities in brackish wetlands in Southern Alicante, Spain. *Wetlands*, 25(2): 289–296
- Gladyshev M.I., Kolmakova O.V., Tolomeev A.P., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakova A.A., Kravchuk E.S., Glushchenko L.A., Kolmakov V.I., Sushchik N.N. (2015) Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? *Limnology and Oceanography*, 60(4): 1314–1331
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. (2013) Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land. *Prostaglandins and Other Lipid Mediators*, 107: 117–126
- Gladyshev M.I., Gladysheva E.E., Sushchik N.N. (2019) Preliminary estimation of the export of omega-3 polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems in biomes via emergent insects. *Ecological Complexity*, 38: 140–145
- Gladyshev M.I., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakova O.V., Trusova M.Y., Morgun V.N., Gribovskaya I.V., Sushchik N.N. (2020) The benefit-risk analysis of omega-3 polyunsaturated fatty acids and heavy metals in seven smoked fish species from Siberia. *Journal of Food Composition and Analysis*, 90: 103489
- Goedkoop W., Sonesten L., Ahlgren G., Boberg M. (2000) Fatty acids in profundal benthic invertebrates and their major food resources in Lake Erken, Sweden: seasonal variation and trophic indications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(11): 2267–2279
- Golovytyuk L.V., Zinchenko T.D., Sushchik N.N., Kalachova G.S., Gladyshev M.I. (2018) Biological aspects of the associations of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) in two saline rivers of the Elton Lake Basin, Russia. *Marine and Freshwater Research*, 69(6): 906–916
- Golubkov S.M., Shadrin N.V., Golubkov M.S., Balushkina E.V., Litvinchuk L.F. (2018) Food chains and their dynamics in ecosystems of shallow lakes with different water salinities. *Russian Journal of Ecology*, 49(5): 442–448
- Gray L.J. (1989) Emergence production and export of aquatic insects from a tallgrass prairie stream. *Southwestern Naturalist*, 34(3): 313–318
- Gutiérrez-Cánovas C., Arribas P., Naselli-Flores L., Bennis N., Finocchiaro M., Millán A., Velasco J. (2019) Evaluating anthropogenic impacts on naturally stressed ecosystems: Revisiting river classifications and biomonitoring metrics along salinity gradients. *Science of the Total Environment*, 658: 912–921
- Hammer U. T., Sheard J.S., Kranabetter J. (1990) Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia*, 197(1): 173–192
- Hury A.D., Wallace J.B. (2000) Life history and production of stream insects. *Annual Review of Entomology*, 45: 83–110
- Kelly J.R., Scheibling R.E. (2012) Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 446: 1–22

- Kimerle R. A., Anderson N. H. (1971) Production and bioenergetic role of the midge *Glyptotendipes barbipes* (Staeger) in a waste stabilization lagoon. *Limnology and Oceanography*, 16(4): 646–659
- Makhutova O.N., Borisova E. V., Shulepina S. P., Kolmakova A. A., Sushchik N. N. (2017) Fatty acid composition and content in chironomid species at various life stages dominating in a saline Siberian lake. *Contemporary Problems of Ecology*, 10(3): 230–239
- Makhutova O. N., Shulepina S. P., Sharapova T. A., Dubovskaya O. P., Sushchik N. N., Baturina M. A., Pryanichnikova E. G., Kalachova G. S., Gladyshev M. I. (2016) Contents of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species. *Freshwater Science*, 35(4): 1222–1234
- Matafonov P. V., Bazarova B. B. (2018) Spatial distribution of zoobenthos in the shallow saline lake Zun-Torey in the low-water phase. *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*, 9(6): 120–128
- Millan A., Velasco J., Gutierrez-Canovas C., Arribas P., Picazo F., Sanchez-Fernandez D., Abellan P. (2011) Mediterranean saline streams in southeast Spain: What do we know? *Journal of Arid Environments*, 75(12): 1352–1359
- Moyo S. (2020) Preliminary estimations of insect mediated transfers of mercury and physiologically important fatty acids from water to land. *Biomolecules*, 10(1): 129
- Napolitano G. E. (1999) Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems. *Lipids in freshwater ecosystems*. Arts M. T., Wainman B. C. (eds.) New York, Springer-Verlag, p. 21–44
- Nazarova L., Bleibtreu A., Hoff U., Dirksen V., Diekmann B. (2017) Changes in temperature and water depth of a small mountain lake during the past 3000 years in Central Kamchatka reflected by a chironomid record. *Quaternary International*, 447: 46–58
- Paasivirta L., Lahti T., Peratie T. (1988) Emergence phenology and ecology of aquatic and semi-terrestrial insects on a boreal raised bog in central Finland. *Ecography*, 11(2): 96–105
- Parnachev V. P., Degermendzhy A. G. (2002) Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakasia, Southern Siberia. *Aquatic Ecology*, 36(2): 107–122
- Reuss N. S., Hamerlık L., Velle G., Michelsen A., Pedersen O., Brodersen K. P. (2013) Stable isotopes reveal that chironomids occupy several trophic levels within West Greenland lakes: Implications for food web studies. *Limnology and Oceanography*, 58(3): 1023–1034
- Rogozin D. Y., Zykov V. V., Ivanova E. A., Anufrieva T. N., Barkhatov Y. V., Khromechek E. B., Botvich I. Y. (2018) Meromixis and seasonal dynamics of vertical structure of Lake Uchum (South Siberia). *Contemporary Problems of Ecology*, 11(2): 195–206
- Rolauffs P., Hering D., Lohse S. (2001) Composition, invertebrate community and productivity of a beaver dam in comparison to other stream habitat types. *Hydrobiologia*, 459: 201–212
- Sanchez-Muros M.-J., Barroso F. G., Manzano-Agugliaro F. (2014) Insect meal as renewable source of food for animal feeding: a review. *Journal of Cleaner Production*, 65: 16–27
- Sauvanet J., Bourdier G., Jouve L., Bec A., Desvillettes C. (2013) Feeding of pike larvae (*Esox lucius* L.) in an alluvial river backwater: fatty acid as markers of two organic matter flows. *Fundamental and Applied Limnology*, 183(4): 337–350
- Scharnweber K., Chaguaceda F., Dalman E., Tranvik L., Eklöv P. (2020) The emergence of fatty acids – Aquatic insects as vectors along a productivity gradient. *Freshwater Biology*, 65(3): 565–578
- Schindler D. E., Smits A. P. (2017) Subsidies of aquatic resources in terrestrial ecosystems. *Ecosystems*, 20(1): 78–93

Shadrin N. V., Belyakov V. P., Bazhora A. I., Anufriieva E. V. (2019) The role of salinity as an environmental filtering factor in the determination of the Diptera taxonomic composition in the Crimean waters. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 420: 3

Stagliano D. M., Benke A. C., Anderson D. H. (1998) Emergence of aquatic insects from 2 habitats in a small wetland of the southeastern USA: temporal patterns of numbers and biomass. *Journal of the North American Benthological Society*, 17(1): 37–53

Stanley-Samuelson D. W., Jurenka R. A., Cripps C., Blomquist G. J., de Renobales M. (1988) Fatty acids in insects: composition, metabolism, and biological significance. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 9(1): 1–33

Strandberg U., Vesterinen J., Ilo T., Akkanen J., Melanen M., Kankaala P. (2020) Fatty acid metabolism and modifications in *Chironomus riparius*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1804): 20190643

Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Gladyshev M. I., Belevich O. E., Kalachova G. S., Kolmakova A. A. (2013) Comparison of fatty acid contents and composition in major lipid classes of larvae and adults of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from a steppe region. *Insect Science*, 20(5): 585–600

Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Belevich O. E., Kalachova G. S., Kolmakova A. A., Gladyshev M. I. (2016) Waterbugs (Heteroptera: Nepomorpha and Gerromorpha) as sources of essential n-3 polyunsaturated fatty acids in Central Siberian ecoregions. *Freshwater Biology*, 61(10): 1787–1801

Sushchik N. N., Borisova E. V., Demina (Vitkovskaya) I. A., Makhutova O. N., Gladyshev M. I. (2021) Differences in fatty acid composition between orb-weaver spiders inhabiting a riparian zone and a steppe are associated with the consumption of different chironomid taxa. *Doklady Biochemistry and Biophysics*, 496(1): 40–43

Tolomeev A. P., Sushchik N. N., Gulati R. D., Makhutova O. N., Kalacheva G. S., Zotina T. A. (2010) Feeding spectra of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) using fatty acid trophic markers in seston food in two salt lakes in South Siberia (Khakasia, Russia). *Aquatic Ecology*, 44(3): 513–530

Twining C. W., Brenna J. T., Hairston N. G. Jr., Flecker A. S. (2016) Highly unsaturated fatty acids in nature: What we know and what we need to learn. *Oikos*, 125(6): 749–760

Vesterinen J., Keva O., Kahilainen K. K., Strandberg U., Hiltunen M., Kankaala P., Taipale S. J. (2021) Nutritional quality of littoral macroinvertebrates and pelagic zooplankton in subarctic lakes. *Limnology and Oceanography*, 66(S 1): S 81–S 97

Williams W. D. (1998) Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes. *Hydrobiologia*, 381(1–3): 191–201

Williams W. D. (2002) Environmental threats to salt lakes and the likely status of inland saline ecosystems in 2025. *Environmental Conservation*, 29(2): 154–167

Zadereev E., Lipka O., Karimov B., Krylenko M., Elias V., Pinto I. S., Alizade V., Anker Y., Feest A., Kuznetsova D., Mader A., Salimov R., Fischer M. (2020) Overview of past, current, and future ecosystem and biodiversity trends of inland saline lakes of Europe and Central Asia. *Inland Waters*, 10(4): 438–452

Zinchenko T. D., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Sushchik N. N., Kalachova G. S., Golovatyuk L. V. (2014) Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae. *Hydrobiologia*, 722(1): 115–128

DOI 10.17516/1997-1389-0402

EDN HFHULN

УДК 591.524.12

Mesozooplankton of the Coastal Waters of Senegal and Guinea-Bissau

Vjacheslav V. Lidvanov*,

Vladimir V. Shnar, Tamara G. Korolkova

*The Atlantic branch of Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography (VNIRO) (“AtlantNIRO”)
Kaliningrad, Russian Federation*

Received 11.10.2021, received in revised form 16.04.2022, accepted 08.07.2022

Abstract. In winter 2012–13, a total of 50 mesozooplankton samples were collected along the Senegal–Guinea-Bissau region. The water area under study was populated with mero- and holoplanktonic organisms typical of the Canary Current ecosystem, belonging to 23 high range taxa. Three species of Cladocera and 158 species of Copepoda were identified. The fauna of Copepoda mainly consisted of epipelagic oceanic widely tropical species, but neritic-oceanic widely tropical species were the most common. The values of abundance and wet biomass (12,9 thous. ind./m³ и 790 mg/m³) corresponded to the main seasonal maximum of the mesozooplankton abundance, which accounted for the period of research. *Paracalanus indicus*, *Oncaea media*, *Oithona plumifera*, nauplii of Eucalanidae, Bivalvia larvae, Ostracoda constituted the basis of abundance. The following species mostly contributed to biomass: *Penilia avirostris*, Bivalvia larvae, Ostracoda, *P. indicus*, *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera*. Spot areas of intensive development of mesozooplankton (abundance and biomass exceeded 20 thous. ind./m³ and 1 g/m³) were registered in the northern and southern parts of the research area. They developed independently in three ways: under the influence of the Senegal-Mauritanian front, coastal upwelling and continental freshwater runoff. Four communities were identified and described: neritic, distant-neritic, the community of the Senegal-Mauritanian front and the community of the lower salinity waters modified by freshwater runoff.

Keywords: Canary Current Large Marine Ecosystem, zooplankton, structure, distribution, Senegal, Guinea-Bissau.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: slavalidvanov@mail.ru

ORCID: 0000-0002-5014-4606 (Lidvanov V.)



Мезозoopланктон прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау

В. В. Лидванов, В. Н. Шнар, Т. Г. Королькова

*Атлантический филиал федерального государственного
бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии»
Российская Федерация, Калининград*

Аннотация. У побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау собрано 50 проб мезозoopланктона на съемке, выполненной зимой 2012/13 г. Обнаружены типичные для экосистемы Канарского апвеллинга меро- и голопланктонные организмы, относящиеся к 23 крупным таксонам. Среди Cladocera идентифицированы 3 вида, среди Copepoda – 158 видов. Фауна Copepoda была представлена преимущественно океаническими поверхностными широкоэкваториальными видами, но неритико-океанические широкоэкваториальные виды имели наибольшую встречаемость. Численность и биомасса (12,9 тыс. экз./м³ и 790 мг/м³) соответствовали основному сезонному максимуму обилия, который пришелся на период исследований. Основу численности формировали *Paracalanus indicus*, *Oncaea media*, *Oithona plumifera*, науплии представителей сем. Eucalanidae, а также Ostracoda и личинки Bivalvia. Основу биомассы создавали *Penilia avirostris*, а также личинки Bivalvia, Ostracoda, *P. indicus*, *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera*. Очаги интенсивного развития зоопланктона (численность и биомасса превышали 20 тыс. экз./м³ и 1 г/м³) зафиксированы на севере и на юге района, они развивались независимо тремя путями: под влиянием Сенегало-Мавританского фронта (СМФ), прибрежного апвеллинга и материкового стока. Выделено и описано четыре сообщества: сообщество вод СМФ, неритическое и дальненеритическое сообщества, а также сообщество вод, модифицированных материковым стоком.

Ключевые слова: экосистема Канарского апвеллинга, зоопланктон, структура, распределение, Сенегал, Гвинея-Бисау.

Цитирование: Лидванов В. В. Мезозoopланктон прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау / В. В. Лидванов, В. Н. Шнар, Т. Г. Королькова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 529–551. DOI: 10.17516/1997-1389-0402

Введение

Прибрежье Сенегала и Гвинеи-Бисау – это южная часть экосистемы Канарского апвеллинга и перспективный район международного

рыболовства (Aristegui et al., 2009; Глубоковский и др., 2013). Основным источником его вод служит относительно теплая и насыщенная биогенными элементами Южная атлантическая

центральная водная масса (ЮАЦВ), приносимая с юга северной ветвью Межпассатного противотечения. Только в холодный гидрологический сезон влияние на гидрологическую структуру района оказывает Северная атлантическая центральная водная масса (САЦВ), приносимая с севера Канарским течением. САЦВ распространяется в поверхностном слое до глубины 50 м, а ее взаимодействие с ЮАЦВ приводит к формированию так называемого Сенегало-Мавританского фронта (СМФ). Прибрежный апвеллинг и СМФ рассматриваются как важнейшие океанографические явления, обеспечивающие обогащение эуфотического слоя биогенными элементами и в целом обуславливающие гидрологические и экологические особенности всей высокопродуктивной экосистемы Канарского апвеллинга (Берников и др., 2002; Lidvanov et al., 2010).

Первые целенаправленные исследования зоопланктона юга Канарского апвеллинга были начаты в 1957–1959 гг. в период реализации ряда международных программ (Канаева, 1965; Грезе, 1971). В них активное участие принимали советские океанологи и гидробиологи. Позднее были проведены несколько исследований, в которых ведущую роль сыграли морские биологи из Франции (Андумская морская станция, Марсель) и Сенегала (Центр океанографических исследований, Дакар-Тиарой) (Diouf, 1991; Berraho et al., 2015). Выполненные в 1970–1980-х гг. работы, проведенные на ограниченных по площади акваториях, позволили сформировать представление о видовом составе, численности и биомассе зоопланктона в разные гидрологические сезоны. Однако до сих пор остаются открытыми важные в теоретическом и практическом плане экологические вопросы, касающиеся структуры фауны, особенностей распределения зоопланктона и его ценотической организации.

В феврале 2011 г. между Российской Федерацией и Республикой Сенегал, а также в апреле 2011 г. между Российской Федерацией и Республикой Гвинея-Бисау были заключены межправительственные Соглашения о сотрудничестве в области рыболовства. В соответствии с ними зимой 2012/13 гг. Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО» провел комплексные работы в исключительных экономических зонах Сенегала и Гвинеи-Бисау. Их цель заключалась в анализе различных компонентов пелагической экосистемы, в том числе и зоопланктона.

Цель представленной работы – на основе материалов съемки, выполненной зимой 2012/13 гг., оценить состояние зоопланктона южной части экосистемы Канарского апвеллинга, в том числе состав и структуру фауны, особенности горизонтального распределения, ценотическую организацию и структуру сообществ во взаимосвязи с гидрологическими условиями.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили 50 проб мезозoopланктона, собранных в ходе комплексной съемки, выполненной в 59 рейсе СТМ-1704 «АТЛАНТИДА» в водах исключительных экономических зон Сенегала (16.12.-27.12.2012) и Гвинеи-Бисау (02.01.-10.01.2013). Зоопланктонные станции на полигоне съемки располагались над глубинами 17–700 м на разрезах, отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль. На каждом разрезе выполнено 1–3 станции таким образом, чтобы обеспечить регулярный и равномерный охват акватории исследований.

Гидрологические работы проведены на 77 станциях с использованием бортового комплекса фирмы Sea Bird Electronics. Они включали определение температуры и солености морской воды по профилю зондирова-

ния от поверхности до дна. На стандартных горизонтах определено содержание минерального фосфора методом Морфи-Райли (Сапожников и др., 2003).

Положение гидрологических и зоопланктонных станций представлено на рис. 1. и 3 соответственно.

Пробы зоопланктона собраны в дневное время суток в поверхностном слое 0–100 м (дно) планктоносборщиком «БОНГО-20» (площадь входного отверстия 0,03 м², фильтрующее сито из капронового газа № 38) путем ступенчато-косоого траления на горизонтах 100, 50, 35, 25, 10 и 0 м по 2–3 минуты на каждом горизонте на ходу судна со скоростью 2–3 узла в соответствии с методическим руководством (Носков и др., 1983).

Камеральная обработка проб проведена по стандартной методике (Каредин, 1982) с использованием следующих основных определителей (Шувалов, 1980; Сажина, 1985; Rose, 1933; Atlas del zooplankton..., 1981; Andronov, 2002). Синонимии верифицировали по ITIS (www.itis.gov). Расчет численности и сырой биомассы отдельных таксонов (экз./м³ и мг/м³) на каждой станции в слое сбора выполнен в FoxPro 6.0 с использованием оригинальной программы (Лидванов и др., 2005).

При оценке трофической структуры зоопланктона учтена относительная численность следующих трофических групп: фильтраторов (тонких и грубых), организмов со смешанным типом питания и хватателей (мелких и крупных) (Самышев и др., 1986; Пастернак, 2009). Биотопическая структура оценена по соотношению численности трех экологических групп Copepoda – неритической, нерито-океанической и океанической (Беклемишев, 1969; Vives, 1982). По особенностям батиметрического распределения Copepoda разделены на поверхностные и интэрзональные (Виноградов, 1968; Vives, 1982).

Биогеографическая структура фауны оценена по соотношению количества видов Copepoda с разными типами видовых ареалов (Беклемишев, 1969; Лидванов и др., 2013).

Данные пространственного распределения некоторых видов Copepoda получены с привлечением материалов, собранных в аналогичный гидрологический сезон в северных частях района Канарского апвеллинга – в водах Мавритании (28.11.-09.12.2012 г.) и Марокко (19.11.-25.12.2013 г.).

Для оценки значимости каждого таксона в фауне применен показатель частоты встречаемости (Баканов, 2005). При характеристике частоты встречаемости таксоны разделены на три группы: с частотой встречаемости ≥ 50 %, с частотой встречаемости 25–50 % и с частотой встречаемости менее 25 %.

Статистическая обработка материала проведена общепринятыми методами в пакетах программ Office Excel и PRIMER® 6 (Clarke, Warwick, 2001). Сообщества зоопланктона выделены методом кластерного анализа стандартизированных и трансформированных (взятием корня квадратного) данных численности таксонов по коэффициенту сходства Брея-Кертиса. Рассчитаны средние величины и ошибки средних, индексы разнообразия Шеннона (\log_2) и выравнимости Пиелу по данным численности таксонов, достоверность различий видовой структуры сообществ (ANOSIM-анализ, PRIMER® 6).

Результаты

Гидрологические условия

Зимой 2012/13 гг. сформировались типичные для сезона гидрологические условия, которые определялись взаимодействием САЦВ, ЮАЦВ, вод прибрежного апвеллинга и вод материкового стока.

На акватории севернее п-ва Зеленый Мыс доминировала более холодная (20,4–21,8 °C)

и соленая (35,6–35,8 ‰) САЦВ, приносимая с севера Канарским течением (рис. 1). Она распространялась только в поверхностном слое до глубины 30–50 м. Ниже ее располагалась ЮАЦВ, которая простиралась далеко на север. На акватории южнее п-ва Зеленый Мыс весь исследованный столб воды преимущественно занимала более теплая и менее соленая ($T=24,2-27,6$ °C, 34,6–35,2 ‰) ЮАЦВ, приносимая с юга северной ветвью Межпассатного течения. В зоне взаимодействия САЦВ и ЮАЦВ формировался фронтальный раздел – СМФ. Он выделялся севернее м. Альмади (около 15° с.ш.) по резко выраженному градиенту температуры и солености ($T=22-24$ °C, $S=34,8-35,6$ ‰) и располагался в поверхностном слое 0–30, 0–50 м.

В районе исследований выявлено два очага прибрежного апвеллинга. Интенсивный подъем вод наблюдался вдоль побережья к северу от п-ва Зеленый Мыс между 15°10'–16°00' с.ш. (рис. 1). Здесь зафиксирована наиболее низкая температура (18,6–19,8 °C) и высокое содержание биогенных элементов (концентрация фосфатов 0,6–0,9 мкг-ат/л). Второй слабо выраженный очаг подъема вод отмечен южнее п-ва Зеленый Мыс между 14°00'–14°30' с.ш., где также зафиксирована пониженная температура (21–22,5 °C) и повышенная концентрация фосфатов (около 0,3 мкг-ат/л).

На юге района исследований гидрологический режим складывался и под воздействием стока более или менее крупных рек. Здесь образовывались менее плотные, насыщенные фосфатами (около 0,3–0,4 мкг-ат/л), распространенные (33,3–33,9 ‰) воды, которые распространялись в поверхностном слое от побережья до периферии шельфа или, как на границе Сенегала и Гвинеи-Бисау, далеко мористее.

Геострофическая циркуляция вод отличалась сложной динамической структурой, обусловленной чередованием вихрей и меан-

дров разного знака, формирующих потоки, направленные к берегу или от берега (рис. 1г). В частности, севернее п-ова Зеленый Мыс в очаге интенсивного апвеллинга обособлялся антициклонический круговорот, а южнее п-ова Зеленый Мыс в очаге слабовыраженного апвеллинга (14°00'–14°30' с.ш.) – циклонический круговорот. Вдоль побережья Гвинеи-Бисау на мелководье в зоне распреснения активно формировалась система сменяющих друг друга циклонических и антициклонических циркуляционных ячеек.

Фаунистический состав

Зимой 2012/13 гг. в пелагиали района исследований идентифицированы организмы, относящиеся к следующим крупным таксонам: преимущественно меропланктон – Polychaeta, Cirripedia, Stomatopoda, Cumacea, Amphipoda, Echinodermata, Cephalochordata, Isopoda, Mollusca (Bivalvia, Gastropoda), Cephalopoda; преимущественно голопланктон – Copepoda, Cladocera, Ostracoda, Mysida, Euphausiacea, Decapoda, Chaetognatha, Siphonophorae, Tunicata (Appendicularia, Doliolida, Salpida), икринки и личинки рыб (табл. 1).

Среди ветвистоусых ракообразных выявлено три вида: *Penilia avirostris*, *Evadne spinifera* и *Pseudevadne tergestina*. Среди веслоногих ракообразных идентифицировано 158 видов, а также представители четырех родов (*Sapphirina* spp., *Amallothrix* spp., *Euaetideus* spp. и *Gaetanus* spp.), которых не удалось определить до вида.

Среди представителей крупных таксонов (за исключением Copepoda и Cladocera) повсеместно были распространены щетинкочелюстные (табл. 1). Меньшую встречаемость имели десятиногие ракообразные (особенно широко были распространены представители сем. Luciferidae), личинки и икринки рыб,

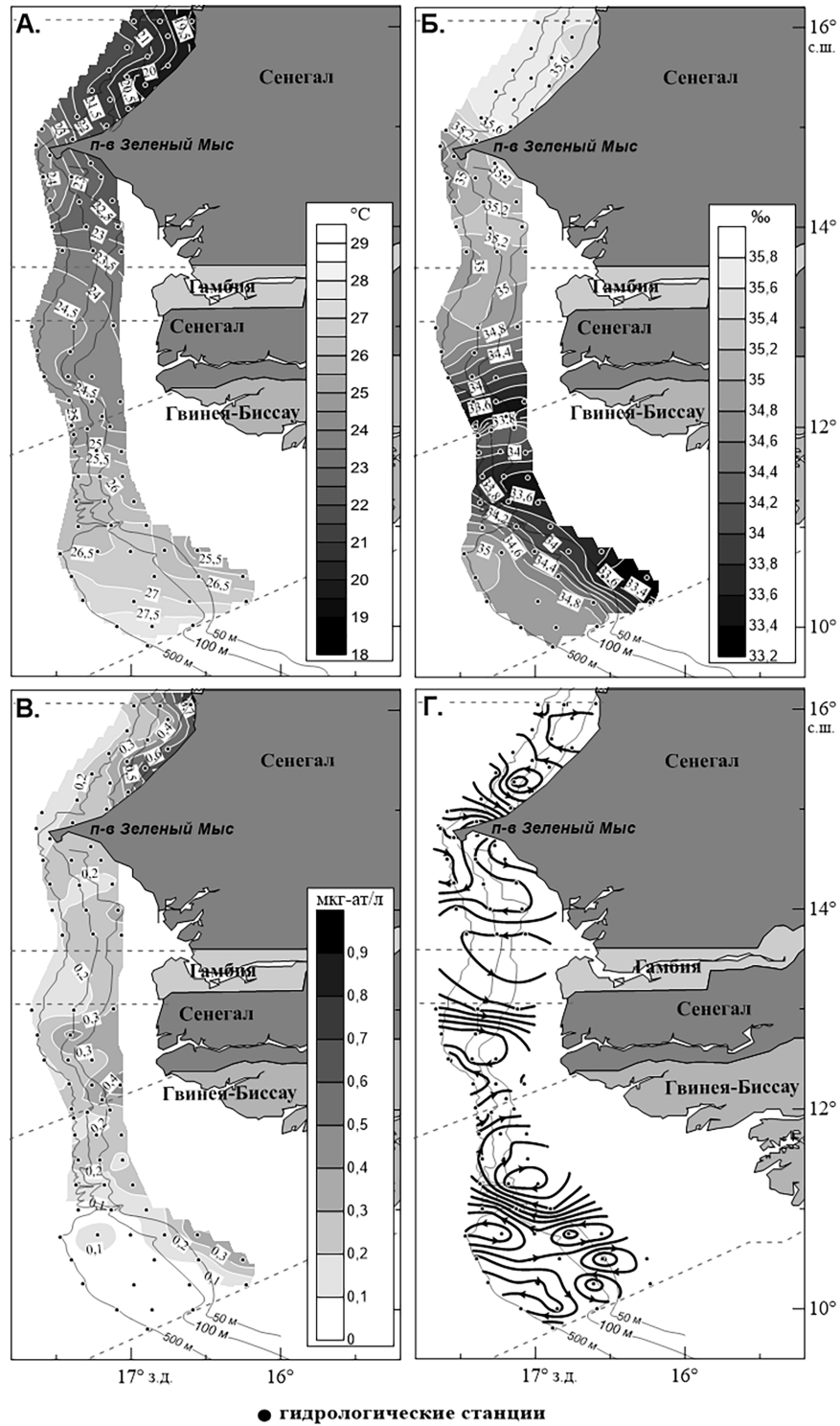


Рис. 1. Распределение температуры, °С (А), солёности, ‰ (Б), фосфатов, мкг-ат/л (В), а также направление течения (Г) на горизонте 0 м прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Биссау зимой 2012/13 г.

Fig. 1. Temperature, °C (A), salinity, ‰ (B), phosphates, mcg-at/l (B) distributions at 0 m horizon, as well of velocity and flow direction (Г) at 0 m horizon in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

Таблица 1. Таксоны мезозоопланктона с частотой встречаемости более 25 % в прибрежных водах Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Table 1. Mesozooplankton taxa with an occurrence frequency of more than 25 % in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13.

Таксон	Приуроченность		Видовой ареал	Частота встречаемости, %
	биотопическая	батиметрическая		
1	2	3	4	5
Частота встречаемости ≥ 50 %				
Chaetognatha				100
<i>Oithona plumifera</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	100
<i>Paracalanus indicus</i>	Н.	П.	ШТ.	98
<i>Temora stylifera</i>	Н.	П.	ШТ.	94
Decapoda (личинки)				94
Pisces (личинки и икринки)				94
Ostracoda				94
<i>Oncaea media</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	90
<i>Subeucalanus pileatus</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	86
Luciferidae (Decapoda)				86
Appendicularia				84
<i>Euchaeta marina</i>	О.	Инт.	ШТ., вынос в б.з.	82
Polychaeta (личинки)				82
<i>Clausocalanus furcatus</i>	Н-О.	Инт.	ШТ.	80
<i>Corycaeus giesbrechti</i>	Н.	П.	ШТ.	78
<i>Nannocalanus minor</i>	Н-О.	Инт.	ШТ., вынос в в.ш.	78
<i>Farranula gracilis</i>	О.	Инт.	ШТ., вынос в н.з.	76
<i>Subeucalanus monachus</i>	Н-О.	Инт.	ШТ.	74
<i>Oithona similis</i>	Н-О.	Инт.	Косм.	70
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	О.	Инт.	ШТ.	70
<i>Temora turbinata</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	68
<i>Clausocalanus jobei</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в б.з.	68
Amphipoda				66
<i>Centropages furcatus</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в н.з.	66
<i>Acartia danae</i>	О.	П.	ШТ., вынос в б.з.	62
Gastropoda (личинки)				60
Bivalvia (личинки)				60
<i>Oncaea curta</i>	Н.	П.	ШТ.	58
<i>Oncaea mediterranea</i>	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	58
<i>Penilia avirostris</i>				56
<i>Calocalanus contractus</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	56
Euphausiacea				54
<i>Acrocalanus longicornis</i>	О.	П.	ШТ.	54
<i>Pseudevadne tergestina</i>				52
<i>Calanoides carinatus</i>	Н-О.	Инт.	ЮЦ.	50

Продолжение табл. 1

Continued Table 1

1	2	3	4	5
Частота встречаемости 25–50 %				
Siphonophorae				48
<i>Paracalanus tropicus</i>	О.	П.	ШТ.	48
<i>Oncaea venella</i>	О.	П.	ШТ.	48
<i>Centropages chierchiae</i>	Н-О.	П.	ШТ.	46
<i>Ctenocalanus vanus</i>	Н-О.	П.	ШТ.	46
<i>Euterpina acutifrons</i>	Н.	П.	ШТ.	46
<i>Sapphirina spp.</i>				46
<i>Oithona brevicornis</i>	Н-О.	П.	ШТ.	44
<i>Scolecithrix danae</i>	О.	Инт.	ШТ.	42
<i>Corycaeus speciosus</i>	О.	Инт.	ШТ, вынос в б.з.	42
<i>Acrocalanus gracilis</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	40
<i>Undinula vulgaris</i>	Н-О.	П.	ЮЦ.	40
<i>Paraeuchaeta hebes</i>	О.	П.	ШТ.	34
<i>Lucicutia flavicornis</i>	О.	Инт.	ШТ.	34
<i>Calocalanus pavo</i>	О.	П.	ШТ.	34
<i>Lubbockia squallimana</i>	О.	Инт.	ШТ.	32
<i>Candacia curta</i>	О.	Инт.	ШТ.	30
<i>Oithona nana</i>	Н.	П.	ШТ.	30
<i>Scolecitricella minor</i>	О.	Инт.	Косм.	30
Doliolidae				30
<i>Oncaea conifera</i>	О.	Инт.	Косм.	28
<i>Oncaea venusta</i>	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	28
<i>Corycaeus brehmi</i>	Н-О.	П.	Шт.	28
<i>Eucalanus subtenuis</i>	О.	Инт.	ШТ.	28
<i>Calocalanus styliremis</i>	Н-О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	26
<i>Macrosetella gracilis</i>	О.	П.	ШТ., вынос в в.ш.	26

Примечание. Для видов *Soropoda* даны их экологические характеристики, заимствованные из работы (Лидванов и др., 2013): Н. – неритический, Н-О. – нерито-океанический, О. – океанический, П. – поверхностный, Инт. – интерзональный, ШТ. – широкотропический (биотопом служит САЦВ и ЮАЦВ), ЮЦ. – южноцентральный (биотопом служит ЮАЦВ); высокие широты (в.ш.), бореальная зона (б.з.).

ракушковые ракообразные, аппендикулярии, личинки полихет; на 50–70 % исследованной акватории встречены амфиподы, личинки брюхоногих и двустворчатых моллюсков, эуфаузииды. Сифонофоры и долиолиды отмечены на 30–50 % акватории. Остальные 9 таксонов встречались еще реже.

Среди ветвистоусых ракообразных *Penilia avirostris* и *Pseudevadne tergestina*

были встречены более чем на половине исследованной акватории (табл. 1), а *Evadne spinifera* имела существенно меньшее значение в фауне района (встречаемость 8 %).

Из 158 видов *Soropoda* только 22 вида распространялись более чем на половине исследованной акватории (табл. 1). Основу этой группы создавали поверхностные (55 %), нерито-океанические (55 %), широкотропиче-

ские (82 %) виды. Среди них три представителя имеют южноцентральный видовой ареал и биотопически связаны с ЮАЦВ: *Temora turbinata*, *Subeucalanus pileatus* и, вероятно, *Calanoides carinatus* (рис. 2). В группу таксонов, встречающихся на 25–50 % исследованной акватории, вошло 23 вида Copepoda, а также представители рода *Sapphirina* (табл. 1). Большая их часть – это океанические (61 %), поверхностные (65 %), широкоэкваториальные (83 %) виды. Среди них два вида (*Acrocalanus gracilis*, *Undinula vulgaris*) имеют южноцентральный видовой ареал (рис. 2). И, наконец, группа таксонов с частотой встречаемости менее 25 % была представлена 113 видами веслоногих ракообразных, из которых подавляющее большинство – это океанические (85 %), поверхностные (63 %), широкоэкваториальные (75 %) виды. В состав этой группы вошел один типичный североцентральный вид *Calanus helgolandicus*, биотопически связанный с САЦВ. Он обнаружен между п-вом Зеленый Мыс и м. Кап-Блан в водах СМФ над глубинами более 300 м, а севернее м. Кап-

Блан широко распространялся как на шельфе, так и мористее (рис. 2).

Численность

и биомасса мезозoopлankтона

Средние значения численности и биомассы составили $12,9 \pm 1,9$ тыс. экз./м³ и 790 ± 140 мг/м³. Основу численности создавали Copepoda и, прежде всего, неритический вид *Paracalanus indicus*, а также нерито-океанические виды *Oncaea media* и *Oithona plumifera*; высокой была относительная численность науплиальных стадий развития представителей сем. Eucalanidae (*Pareucalanus attenuatus* и *Subeucalanus* spp.) (табл. 2). Кроме них важную роль играли личинки Bivalvia, Ostracoda и ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris*. Основу биомассы формировали главным образом Cladocera (*Penilia avirostris*), Copepoda (*Paracalanus indicus*, *Calanoides carinatus*, *Temora stylifera*), а также щетинкочелюстные, Ostracoda и Bivalvia.

Пространственное распределение зоопланктона было неравномерным: показатели

Таблица 2. Относительные численность и биомасса таксонов мезозoopлankтона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Table 2. Relative abundance and biomass of mesozooplankton taxa in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13.

Численность, %		Биомасса, %	
<i>Paracalanus indicus</i>	17	<i>Penilia avirostris</i>	16
Bivalvia (личинки)	10	Chaetognatha	10
Nauplia Eucalanidae	7	Ostracoda	10
<i>Oncaea media</i>	5	<i>Paracalanus indicus</i>	8
Ostracoda	5	<i>Calanoides carinatus</i>	6
<i>Penilia avirostris</i>	5	Bivalvia (личинки)	5
<i>Oithona plumifera</i>	5	<i>Temora stylifera</i>	5
<i>Temora turbinata</i>	4	Nauplia Eucalanidae	4
<i>Temora stylifera</i>	3	Luciferidae (Decapoda)	3
<i>Calanoides carinatus</i>	3	<i>Temora turbinata</i>	3
Прочие	36	Прочие	30

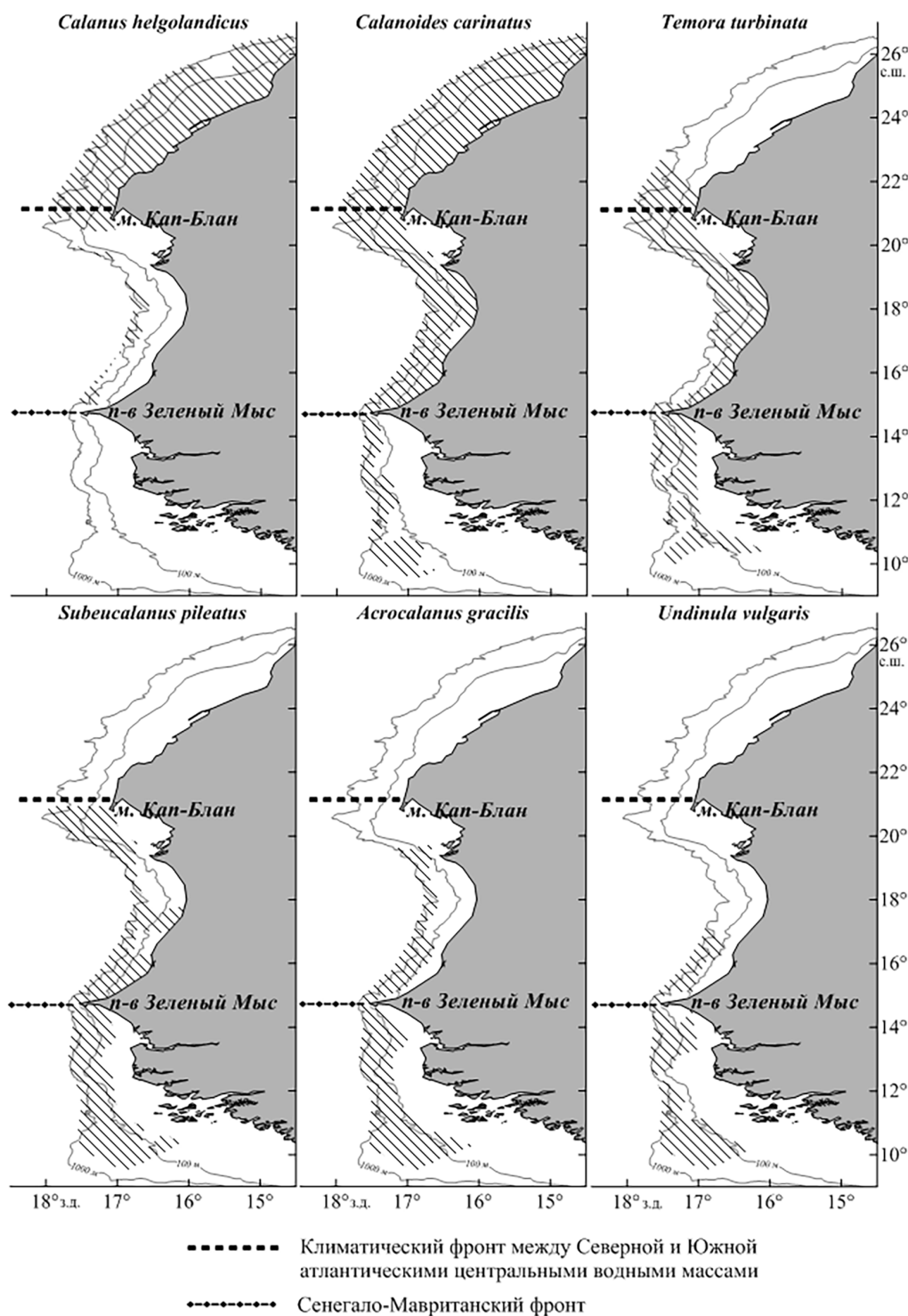
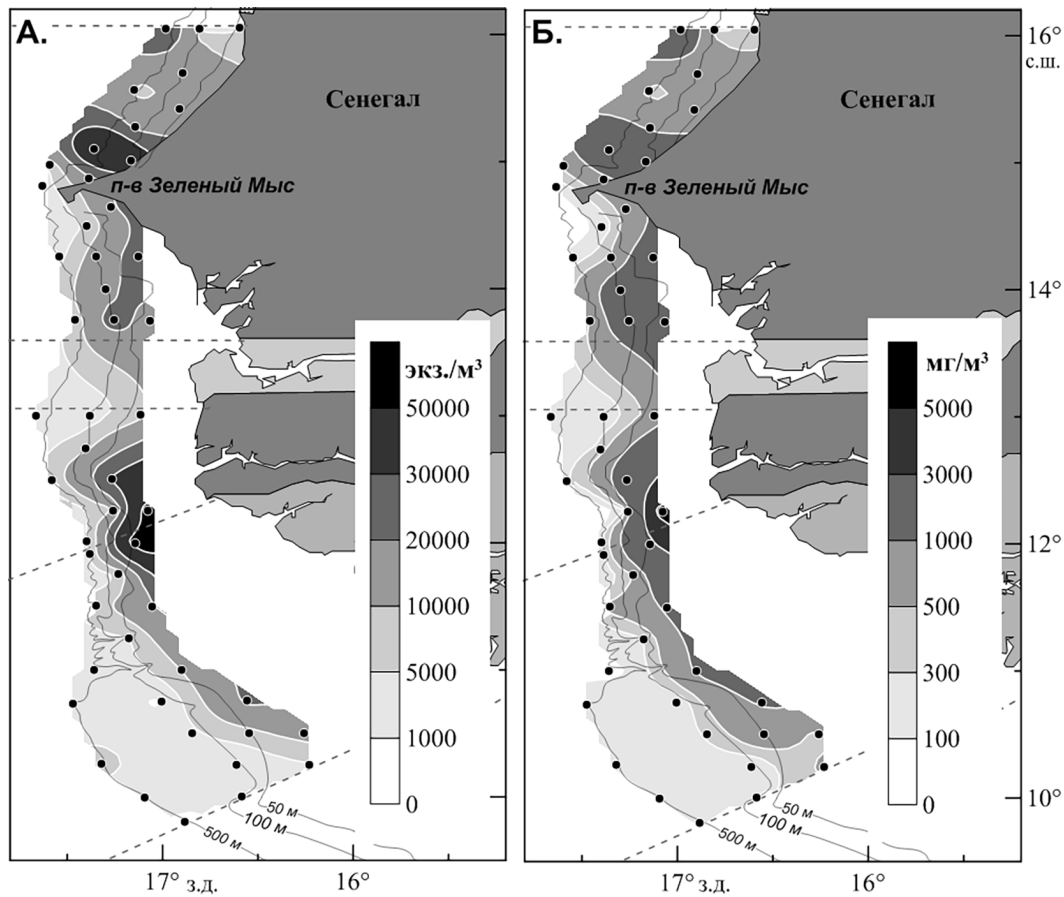


Рис 2. Пространственное распределение некоторых видов Соперода в экосистеме Канарского апвеллинга в переходный гидрологический сезон (привлечены материалы, собранные в водах Мавритании (28.11.-09.12.2012 г.) и Марокко (19.11.-25.12.2013 г.)).

Fig. 2. Spatial distribution of some Copepoda species in the Canary upwelling ecosystem during the transitional hydrological season (materials collected in the waters of Mauritania (November 28-December 9, 2012) and Morocco (November 19-December 25, 2013) are included)



● зоопланктонные станции

Рис. 3. Пространственное распределение численности (А) и биомассы (Б) мезозоопланктона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Fig. 3. Spatial distribution of abundance (A) and biomass (Б) of mesozooplankton in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

обилия изменялись в диапазоне от 560 экз./м³ и 100 мг/м³ до 59 тыс. экз./м³ и 6 г/м³ (рис. 3). Севернее п-ва Зеленый Мыс выявлено несколько зон интенсивного развития зоопланктона, где значения численности и биомассы превышали 20 тыс. экз./м³ и 1 г/м³. Одна из них располагалась на северном краю полигона (около 16° с.ш.) над глубинами около 400 м. Здесь отмечено высокое обилие *Calanoides carinatus* (в том числе его науплиев), *Paracalanus indicus*, науплиев представителей сем. Eucalanidae, а также *Penilia avirostris*. Вторая зона распространялась как на шельфе, так и мористее (около 15°

с.ш., глубины 30–300 м) и обособлялась благодаря высокому обилию *Paracalanus indicus*, *Calanoides carinatus*, *Centropages chierchiae*, *Evadne spinifera* и науплиев Eucalanidae. Обе зоны находились под влиянием вод СМФ (рис. 1, 3).

В районе интенсивного прибрежного апвеллинга, развивавшегося севернее п-ва Зеленый Мыс между 15°10'–16°00' с.ш., высокого обилия зоопланктона не зафиксировано.

Южнее п-ва Зеленый Мыс также выявлены две зоны интенсивного развития планктона. Первая зона располагалась непо-

средственно за полуостровом (около 14° с.ш.) на шельфе над глубинами до 50 м и биотопически была приурочена к водам апвеллинга (рис. 1, 3). Здесь значения численности и биомассы достигали 26 тыс. экз./м³ и 1,7 г/м³ благодаря высокому обилию *Paracalanus indicus*, *Temora turbinata*, *Penilia avirostris* и личинок брюхоногих моллюсков. Вторая зона широко простиралась над глубинами до 30 м вдоль побережья юга Сенегала и всего побережья Гвинеи-Бисау (10°00'-12°30' с.ш.). Она была приурочена к водам шельфа, модифицированным мощным речным стоком. Здесь отмечены наибольшие значения численности и биомассы планктона (58 тыс. экз./м³ и 6 г/м³) благодаря интенсивному развитию *Penilia*

avirostris и личинок двусторчатых моллюсков.

Ценотическая организация мезозoopлankтона

Результаты многомерного анализа свидетельствуют, что на уровне сходства около 50 % статистически достоверно (результаты ANOSIM-анализа в PRIMER® 6: $R_0 = 0,773$, $p = 0,1$ %) выделяются четыре кластера I, II, III и IV (рис. 4). Судя по данным SIMPER-анализа в PRIMER® 6, сходство видовой структуры в пределах каждого кластера изменяется от 60 % (кластер I) до 70 % (кластер IV). Различия видовой структуры между кластерами варьируют от 59 до 82 %; наименьшее разли-

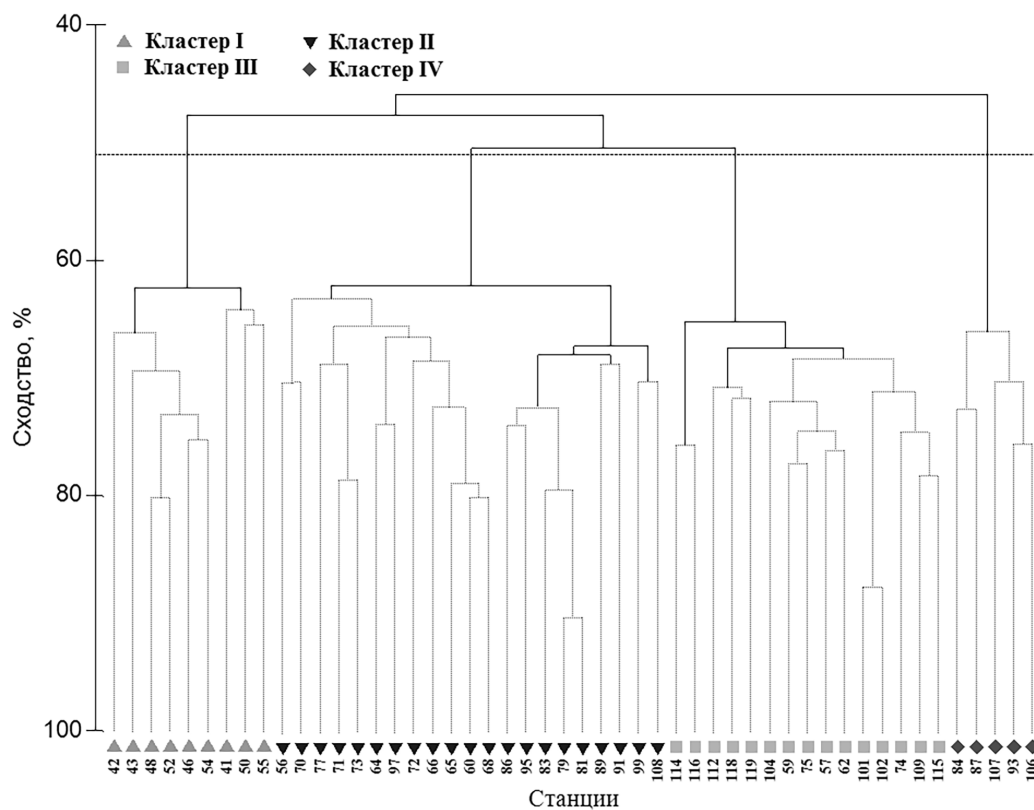


Рис. 4. Дендрограмма кластерного анализа стандартизованных и трансформированных данных численности таксонов мезозoopлankтона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 г.

Fig. 4. Dendrogram of cluster analysis of standardized and transformed data on the abundance of mesozooplankton taxa in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

Таблица 3. Характеристика сообществ мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Table 3. Characteristics of mesozooplankton communities in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13.

Параметр	Сообщества			
	I	II	III	IV
Численность, экз./м ³	19420±5180	11960±1740	3170±460	34210±10210
Биомасса, мг/м ³	970±220	760±120	240±40	2300±1030
Количество видов/таксонов	114	139	151	61
Индекс Шеннона, бит/экз.	3,95±0,12	4,04±0,05	4,35±0,09	2,97±0,32
Индекс выравненности Пиелу	0,73±0,02	0,73±0,01	0,76±0,01	0,60±0,06
Относительная численность, %				
– неритических видов	43	48	19	68
– нерито-океанических видов	33	28	54	17
– океанических видов	24	24	27	15
– тонких фильтраторов	52	32	38	33
– грубых фильтраторов	23	20	9	39
– организмов со смешанным типом питания	6	9	7	17
– мелких хватателей	16	34	40	9
– крупных хватателей	2	4	5	2
– непитающихся	1	1	1	0

чие отмечено между кластерами II и IV, наибольшее – между кластерами III и IV. Полученным кластерам присвоен экологический статус обособленных сообществ зоопланктона (Clarke, Warwick, 2001).

Сообщество I. Сообщество характеризовалось относительно высокой численностью и биомассой (табл. 3). Его формировали преимущественно неритические виды; хотя доля нерито-океанических и океанических видов была высокой. В его трофической структуре доминировали преимущественно тонкие фильтраторы и в меньшей степени грубые фильтраторы и мелкие хвататели. В его видовой структуре функцию доминанта выполнял неритический широкоотропический вид *Paracalanus indicus*, а также науплии *Pareucalanus attenuatus* и *Subeucalanus* spp., а функцию субдоминантов – нерито-

океанический южноцентральный вид *Calanoides carinatus*, нерито-океанический широкоотропический вид *Oncaea media* и неритический широкоотропический вид *Temora stylifera* (табл. 4). Индексы Шеннона и Пиелу были относительно высокими (табл. 3).

Сообщество распределялось севернее п-ва Зеленый Мыс на всей исследованной акватории – как на шельфе, так и мористее (рис. 5). Южная граница его пространственного распределения совпадала с южной границей СМФ (рис. 1, 5).

Сообщество II. Сообщество также отличалось относительно высокими показателями обилия (табл. 3). Оно было сформировано преимущественно неритическими видами; их относительная численность была немного больше, чем в предыдущем сообществе. Его трофическую структуру

Таблица 4. Относительная численность структурообразующих таксонов сообществ мезозoopланктона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 гг.

Table 4. Relative abundance of structure-forming taxa in mesozooplankton communities in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

Сообщество I		Сообщество II	
<i>Paracalanus indicus</i>	21	<i>Paracalanus indicus</i>	16
Nauplia Eucalanidae	18	<i>Oncaea media</i>	14
<i>Calanoides carinatus</i>	8	<i>Oithona plumifera</i>	9
<i>Oncaea media</i>	5	<i>Temora turbinata</i>	8
<i>Temora stylifera</i>	5	<i>Temora stylifera</i>	5
<i>Centropages chierchiae</i>	4	Ostracoda	4
<i>Pareucalanus attenuatus</i>	3	<i>Centropages velificatus</i>	4
Прочие	36	Прочие	40
Сообщество III		Сообщество IV	
<i>Oncaea mediterranea</i>	12	Bivalvia (личинки)	33
<i>Clausocalanus furcatus</i>	10	<i>Paracalanus indicus</i>	16
<i>Clausocalanus</i> spp. cop.	8	<i>Penilia avirostris</i>	13
<i>Paracalanus indicus</i>	7	Ostracoda	11
<i>Oithona plumifera</i>	6	<i>Temora turbinata</i>	7
<i>Farranula gracilis</i>	5	<i>Subeucalanus pileatus</i>	6
<i>Nannocalanus minor</i>	4	<i>Corycaeus giesbrechti</i>	4
Прочие	48	Прочие	10

также определяли тонкие и грубые фильтраторы и мелкие хвататели. В видовой структуре функцию доминантов выполнял не только неритический вид *Paracalanus indicus*, но и нерито-океанический вид *Oncaea media*; а функцию субдоминантов – нерито-океанический южноцентральный вид *Temora turbinata* и нерито-океанический широкотропический вид *Oithona plumifera*, а также неритический широкотропический вид *Temora stylifera* (табл. 4). Индексы Шеннона и Пиелу были относительно высокими (табл. 3).

Сообщество распределялось южнее п-ва Зеленый Мыс вдоль побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау как над шельфом, так и над материковым склоном (рис. 5). Его биотопом служили прибрежные воды, модифицированные либо под влиянием прибрежного подъема

вод на севере, либо под влиянием вод речного стока на юге (рис. 1, 5). В районе Сенегала около 14°00'-14°30' и около 12°30'-13°00' с.ш. сообщество распространялось далеко мористее, чему способствовал вынос прибрежных вод за пределы шельфа. В районе Гвинеи-Бисау оно прижималось к побережью в направлении с севера на юг.

Сообщество III. Показатели обилия этого сообщества были более чем в 3 раза ниже по сравнению с предыдущими (табл. 3). В его биотопической структуре доминировали нерито-океанические виды, а в трофической структуре – тонкие фильтраторы и мелкие хвататели. В видовой структуре в роли доминантов выступали широкотропические океанические и нерито-океанические виды *Oncaea mediterranea* и *Clausocalanus furcatus*, а в роли субдоминантов – широкотропические

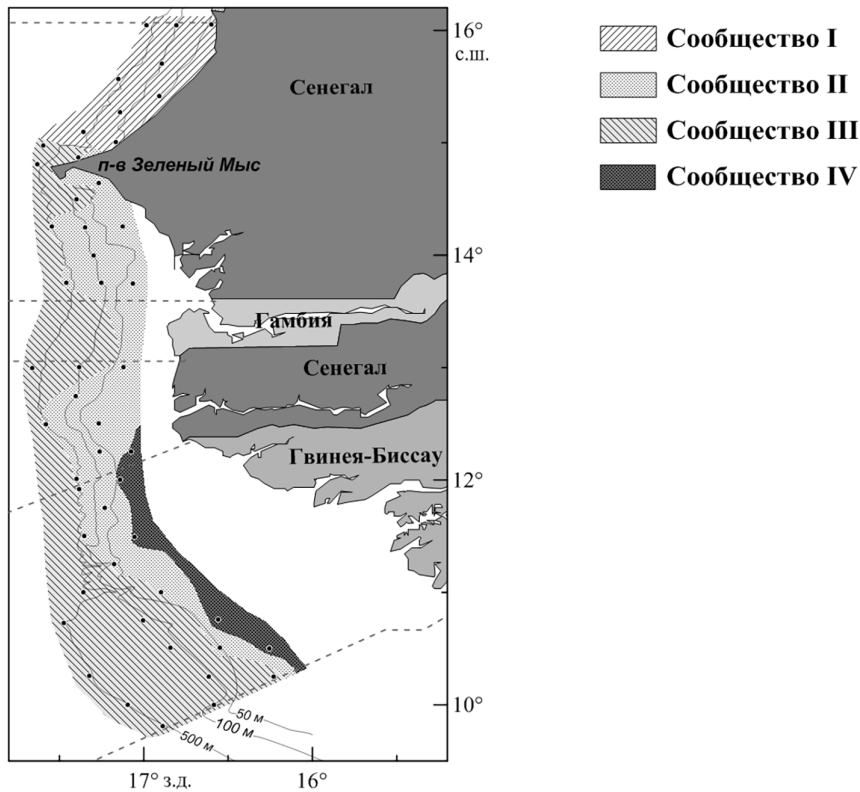


Рис. 5. Пространственное распределение сообществ мезозопланктона прибрежных вод Сенегала и Гвинеи-Бисау зимой 2012/13 г.

Fig. 5. Spatial distribution of mesozooplankton communities in the coastal waters of Senegal and Guinea-Bissau in the winter of 2012/13

неритические, нерито-океанические и океанические виды *Paracalanus indicus*, *Oithona plumifera* и *Farranula gracilis* соответственно (табл. 4). Индексы Шеннона и Пиелу превышали 4,3 бит/экз. и 0,75 и были максимальными среди всех четырех сообществ (табл. 3).

Сообщество распространялось южнее п-ва Зеленый Мыс преимущественно в океанической части и над материковым склоном (рис. 5). Кроме того, нередко оно широко проникало на шельф вместе с водами океанического происхождения. Очевидно, что это сообщество было ассоциировано с северной ветвью Межпассатного течения и биотопически приурочено к ЮАЦВ (рис. 1, 5).

Сообщество IV. Сообщество характеризовалось экстремально высокими пока-

зателями обилия: численность и биомасса превышали 30 тыс. экз./м³ и 2 г/м³ (табл. 3). Оно было сформировано главным образом неритическими видами. В его трофической структуре преобладали преимущественно тонкие и грубые фильтраторы. Видовая структура сообщества была образована относительно небольшим количеством таксонов (табл. 3), и в ней отмечалась высокая степень доминирования представителей только одной группы – личинок двустворчатых моллюсков (табл. 4). Среди доминантов также выступали ракушковые ракообразные и неритические виды веслоногих и ветвистоусых ракообразных (*Paracalanus indicus* и *Penilia avirostris*). Функцию субдоминантов выполняли *Temora turbinata* и *Subeucalanus pileatus*. Индексы

Шеннона и Пиелу были минимальными среди всех четырех сообществ (табл. 3).

Это сообщество распространялось узкой лентой вдоль побережья юга Сенегала и Гвинеи-Бисау и развивалось на шельфе на глубинах менее 35 м, вытесняя сообщество II (рис. 5). Его биотопом служили распресненные и обогащенные биогенными элементами прибрежные воды, наиболее модифицированные материковым стоком (рис. 1, 5).

Обсуждение

Наши исследования, проведенные в декабре-январе 2012/13 гг., судя по классификации, представленной (Diouf, 1991), пришлись на переходный период между теплым и холодным гидрологическими сезонами, когда отмечается наиболее сложная гидрологическая структура вод. Она обусловлена активизацией Канарского течения, которое, продвигаясь с севера далеко на юг, достигает Сенегала и Гвинеи-Бисау и приносит с собой САЦВ. Вследствие этого на акваторию одновременно начинают оказывать влияние воды северного (САЦВ) и южного (ЮАЦВ) происхождения, а также развивающийся между ними СМФ, воды прибрежного апвеллинга и пресные воды интенсивного материкового стока. Именно такая структура вод, типичная для переходного гидрологического сезона, наблюдалась в период наших исследований, определяя фаунистический состав и развитие планктона (рис. 1).

Полученный нами фаунистический список сопоставим со списками, приводимыми другими авторами для района Канарского апвеллинга (Гордеева, Шмелева, 1974; Vives, 1982). Все представители крупных таксонов, а также виды ветвистоусых и веслоногих ракообразных типичны для вод Канарского апвеллинга (Гордеева, Шмелева, 1971). Одни из них, судя по литературным данным, игра-

ют важную роль в структуре зоопланктона вод Сенегала и Гвинеи-Бисау в течение всего года, а другие отмечены в определенный гидрологический сезон (Segun, 1966; Diouf, 1991). Так, щетинкочелюстные, аппендикулярии, личинки моллюсков, остракоды, личинки десятиногих ракообразных *Lucifer* spp., ветвистоусые ракообразные *Penilia avirostris* обычно встречаются в течение всего года. Зимой 2012/13 гг., судя по нашим данным, эти таксоны участвовали в формировании не только фаунистического фона района (были встречены на половине исследованной акватории), но и составляли основу численности или биомассы (табл. 1, 2).

Среди веслоногих ракообразных в течение всего года авторы отмечают *Subeucalanus pileatus*, *Eucalanus subtenuis*, *Euchaeta marina*, *Scolecithrix danae*, *Temora stylifera*, *Temora turbinata*, *Centropages chierchiae*, *Candacia pachidactyla* и *Candacia curta* (Segun, 1966; Diouf, 1991). Судя по нашим данным, большинство указанных видов – широкотропические и, встречаясь на более чем 25 % исследованной акватории, также играли важную роль в создании фаунистического фона района зимой 2012/13 гг. (табл. 1), а некоторые из них (*T. turbinata* и *T. stylifera*) участвовали и в создании основы численности и биомассы (табл. 2). Только два вида этой группы (*S. pileatus* и *T. turbinata*) – южноцентральные, биотопически связанные с ЮАЦВ. Их пространственное распределение соответствует распределению этой водной массы в районе исследований (рис. 2).

Calanoides carinatus, *Pareucalanus attenuatus*, *Eucalanus crassus*, *Euchirella rostrata*, *Paraeuchaeta hebes* и *Candacia bipinnata* встречаются только в переходный и холодный гидрологический сезоны (Segun, 1966; Diouf, 1991). Два из них (*C. carinatus* и *P. attenuatus*) были широко распространены зи-

мой 2012/13 гг. (табл. 1), а в водах СМФ они участвовали в формировании зон интенсивного развития зоопланктона. Остальные четыре вида из этого списка встречались реже и не играли заметной роли в структуре зоопланктона.

В целом фауна Copepoda побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау имеет ряд особенностей. Во-первых, фаунистический фон здесь формировали нерито-океанические и океанические виды, среди которых заметную роль играли представители сем. Eucalanidae. Это нехарактерно для севера экосистемы Канарского апвеллинга (побережье Марокко), где фаунистический фон формируют главным образом неритические широкотропические виды (Lidvanov et al., 2018). Во-вторых, в водах побережья Сенегала обнаружен только один случайно встреченный североцентральный вид *Calanus helgolandicus* (рис. 2); тогда как в водах побережья Марокко количество видов с таким типом ареала на порядок больше (Лидванов и др., 2013). С другой стороны, виды с южноцентральным ареалом часто встречаются как на севере, так и на юге экосистемы Канарского апвеллинга; хотя в районе Сенегала и Гвинеи-Бисау они играют более существенную роль как в фауне, так и структуре сообществ (табл. 1, 4; рис. 2).

По-видимому, различия в составе и структуре фауны отдельных районов экосистемы Канарского апвеллинга связаны с различиями в структуре биотопа. Биотоп северных районов экосистемы формируется под подавляющим влиянием САЦВ, что и обуславливает значимое присутствие здесь населяющих эту водную массу североцентральных видов. Южноцентральные виды, которые встречаются в водах побережья Марокко, проникают сюда с водами ЮАЦВ как в составе поверхностного Межпассатного течения, так и с Канарским подповерхност-

ным течением (Лидванов и др., 2013). В частности, *Calanoides carinatus* – типичный для побережья Марокко южноцентральный вид (Hernández-León et al., 2007). Считается, что здесь формируется его зависимая нестерильная популяция, распространению которой на север способствует Канарское подповерхностное течение (Postel et al., 1995).

Биотоп побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау сформирован преимущественно ЮАЦВ, что и обуславливает важную роль населяющих эту водную массу южноцентральных видов. Только в переходный и холодный гидрологические сезоны, как описано выше, побережье Сенегала находится под влиянием САЦВ, которая в поверхностных слоях проникает с севера в составе интенсифицированного Канарского течения. Очевидно, что вместе с этой водной массой зимой 2012/13 гг. в район исследований проникло население вод Канарского течения, в том числе и североцентральный вид *Calanus helgolandicus* (рис. 2).

Средние значения показателей обилия зоопланктона, зарегистрированные в районе исследований, сопоставимы с таковыми, полученными здесь ранее (Binet, 1991; Berraño et al., 2015). Эти значения, превышающие 15 тыс. экз./м³ и 900 мг/м³, соответствуют основному сезонному максимуму численности и биомассы зоопланктона, который приходится на ноябрь-январь.

В зоопланктоне побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау, судя по представленным результатам, численно доминировал преимущественно один неритический широкотропический вид *Paracalanus indicus* (табл. 2). Это структурообразующий вид, характерный не только для экосистемы Канарского апвеллинга, но и для других прибрежных апвеллинговых экосистем (Hidalgo et al., 2010; Lidvanov et al., 2018). Основу биомассы формировал

не столько *Paracalanus indicus*, сколько неритический широкотропический вид ветвистоусых ракообразных *Penilia avirostris* (табл. 2). Это вид также широко распространен в районе Канарского апвеллинга и очень часто формирует пятна повышенных концентраций (Хлыстова, Кейта, 1988; Лидванов и др., 2013). Оба этих вида, будучи г-стратегами и тонкими фильтраторами, способны потреблять пищевые объекты размером 1–6 мкм, активно размножаются и быстро занимают акватории с высокой первичной продукцией.

Традиционно в качестве основной причины высокой биологической продуктивности восточных пограничных экосистем рассматривают прибрежный апвеллинг (Берников и др., 2002). В экосистеме Канарского апвеллинга его ведущее значение наглядно продемонстрировано в северных районах (Hernández-León et al., 2007; Arístegui et al., 2009). Но на более или менее ограниченных акваториях не менее важную роль могут приобретать фронтальные зоны и материковый сток (Lidvanov et al., 2010; Грабко и др., 2017). Зимой 2012/13 гг. высокая биологическая продуктивность вод отдельных акваторий побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау, по-видимому, формировалась независимо тремя различными путями. В частности, к северу от п-ва Зеленый Мыс ведущее значение имел СМФ (рис. 1, 3). Ситуации, когда под влиянием этого фронта развивалась высокопродуктивная зона, неоднократно описаны (Гордеева, Шмелева, 1971; Lidvanov et al., 2010). Очевидно, что активные динамические процессы, протекающие в смешанных водах СМФ, создают благоприятные условия для размножения, развития и концентрирования планктона. Об этом свидетельствуют не только высокие значения численности и биомассы, но и обилие науплиев *Calanoides carinatus* и науплиев представителей сем. Eucalanidae.

Вторая высокопродуктивная зона, выявленная на шельфе южнее п-ва Зеленый Мыс около 14° с.ш., развивалась за счет структурообразующих таксонов сообщества вод шельфа (*P. indicus*, *T. turbinata*, *P. avirostris* и *Gastropoda*) по классическому сценарию – под влиянием прибрежного апвеллинга, где, более того, складывалась циклоническая мезомасштабная циркуляция вод (рис. 1, 3). В зоне другого прибрежного апвеллинга, локализованного севернее п-ва Зеленый Мыс между 15°10'–16°00' с.ш., где, наоборот, складывалась антициклоническая мезомасштабная циркуляция, высокого обилия зоопланктона не зафиксировано. Такая зависимость обилия зоопланктона от динамических условий замечена не только в экосистеме Канарского апвеллинга, но и в других районах Мирового океана (Жигалова, 1976; Nakata et al., 2000).

И, наконец, третья зона, где отмечена экстремально высокая численность и биомасса, располагалась на юге акватории исследований и биотопически была приурочена к распресненным и насыщенным биогенными элементами шельфовым водам, модифицированным мощным материковым стоком. Эта высокопродуктивная зона обособлялась и ранее (Ndour et al., 2018). И, возможно, она существует здесь квазистационарно. В период наших исследований она формировалась за счет интенсивного развития преимущественно двух структурообразующих таксонов сообщества вод шельфа (*P. avirostris* и личинок *Bivalvia*), что может быть связано с их большей экологической валентностью по отношению к фактору солености. В этой же зоне наблюдалась очень интенсивная вегетация диатомовых водорослей, а также были встречены пресноводные виды синезеленых (*Anabaena* spp., *Woronichinia* spp., *Merismopedia* spp.) и зеленых водорослей (*Tetrastrum* spp., *Monoraphidium* spp.) (Грабко

и др., 2017). Хотя пресноводная планктонная фауна нами так и не была обнаружена.

Ценотическая организация зоопланктона наиболее полно исследована на севере экосистемы Канарского апвеллинга (Lidvanov et al., 2010, 2018). Тем не менее на основе приведенных результатов и с привлечением концепции архитектурного комплекса пелагических сообществ (Беклемишев, 1969; Beklemishev, 1981) возможно типизировать выделенные сообщества зоопланктона побережья Сенегала и Гвинеи-Бисау. Сообщество II, биотопически приуроченное к шельфовым водам, модифицированным прибрежным апвеллингом или речным стоком (рис. 1, 5), имело высокую численность и биомассу, было сформировано преимущественно неритическими видами, в его трофической структуре преобладали тонкие и грубые фильтраторы и мелкие хвататели (табл. 3, 4). По-видимому, оно представляет собой типичное неритическое сообщество с биотопической и трофической структурами, характерными и для северных районов экосистемы Канарского апвеллинга (Lidvanov et al., 2018).

Сообщество III, биотопически приуроченное к водам северной ветви Межпассатного течения, было сформировано преимущественно нерито-океаническими видами, отличалось низким обилием и высоким индексом видового разнообразия. Это позволяет рассматривать его как дальненеритическое сообщество, развивающееся между прибрежным неритическим сообществом и первичным океаническим сообществом зоны халистазы. Это сообщество экотонного типа, находящееся под мощным модифицирующим влиянием прибрежной фауны, что и обуславливает его высокое видовое разнообразие и важную роль неритических видов в видовой структуре (табл. 3, 4). В целом в экосистеме Канарского апвеллинга сообщества такого

типа отличаются относительно широкой межгодовой изменчивостью видовой, биотопической и трофической структур, обусловленной интенсивностью выноса неритической фауны (Lidvanov et al., 2018).

Сообщество IV биотопически было приурочено к распресненным и обогащенным биогенными элементами водам, наиболее модифицированным материковым стоком. В таких условиях создается мощное поступление дополнительной внешней энергии, которая обычно нарушает пространственную однородность сообщества, усиливая его гетерогенность (Бурковский, 2006). Материковый сток, очевидно, вызвал дифференцировку неритического сообщества и привел к обособлению нового сообщества, отличающегося экстремально высокой численностью и биомассой, пониженным индексом видового разнообразия и упрощенными видовой (высокий уровень доминирования личинок двустворчатых моллюсков), биотопической (высокий уровень доминирования неритических видов) и трофической (высокий уровень доминирования фильтраторов) структурами.

Выяснение происхождения и причин дифференцировки сообщества I, выявленного севернее п-ва Зеленый Мыс, требует тщательного изучения акваторий, находящихся под влиянием мигрирующего СМФ. Проведенные ранее исследования позволили описать подобное сообщество СМФ на юге побережья Марокко и в зоне Мавритании (Lidvanov et al., 2018). Его пространственно-биотопическая приуроченность, состав и структура позволили тогда предположить, что оно представляет собой сообщество экотонного типа, формирующееся между неритическими и дальненеритическими сообществами побережья Марокко, с одной стороны, и Мавритании – с другой. Однако теперь есть основания полагать, что в зоне Сенегала выделенное сообщество

щество I представляет собой целый комплекс сообществ, различных по происхождению, структуре и особенностям вертикального распределения. Высказанные предположения возможно подтвердить дополнительными исследованиями, в обязательном порядке включающими в себя вертикальные послойные сборы зоопланктона.

Список литературы / References

Баканов А.И. (2005) Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. *Количественные методы экологии и гидробиологии*. Розенберг Г.С. (ред.) Тольятти, СамНЦ РАН, с. 37–67 [Bakanov A.I. (2005) Quantitative evaluation of domination in ecological communities. *Quantitative methods in ecology and hydrobiology*. Rozenberg G.S. (ed.) Tolyatti, Samara Science Center of the Russian Academy of Sciences, p. 37–67 (in Russian)]

Беклемишев К.В. (1969) *Экология и биогеография пелагиали*. М., Наука, 291 с. [Beklemishev K. V. (1969) *Ecology and biogeography of pelagial*. Moscow, Nauka, 291 p. (in Russian)]

Берников Р.Г., Доманевский Л.Н., Кудерский С.К., Яковлев В.Н. (2002) Центральное-Восточная Атлантика. *Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана. По результатам исследований АтлантНИРО и Запрыбпромразведки. Т. 1*. Яковлев В.Н. (ред.) Калининград, АтлантНИРО, с. 146–195 [Bernikov R.G., Domanevskii L.N., Kuderskii S.K., Yakovlev V.N. (2002) Central Eastern Atlantic. *Commercial biological studies in the Atlantic Ocean and the Southern part of the Pacific Ocean based on the data provided by AtlantNIRO and Zaprybpromrazvedka office. Vol. 1*. Yakovlev V.N. (ed.) Kaliningrad, AtlantNIRO, p. 146–195 (in Russian)]

Бурковский И.В. (2006) *Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем*. М., Товарищество научных изданий КМК, 285 с. [Burkovskii I. V. (2006) *Marine biogeocenology. Organization of communities and ecosystems*. Moscow, КМК, 285 p. (in Russian)]

Виноградов М.Е. (1968) *Вертикальное распределение океанического зоопланктона*. М., Наука, 320 с. [Vinogradov M. E. (1968) *Vertical distribution of ocean zooplankton*. Moscow, Nauka, 320 p. (in Russian)]

Глубоковский М.К., Глубоков А.И., Орлов А.М., Петров А.Ф., Бизиков В.А. (2013) *Международное рыболовство – интересы России*. М., Изд-во ВНИРО, 260 с. [Glubokovskiy M. K., Glubokov A. I., Orlov A. M., Petrov A. F., Bizikov V. A. (2013) *International fishery – A Russian perspective*. Moscow, VNIRO, 260 p. (in Russian)]

Гордеева К.Т., Шмелева А.А. (1971) Зоопланктон тропической Атлантики. *Plankton and biological productivity of the Tropical Atlantic*. Грезе В.Н. (ред.) Киев, Наукова думка, с. 162–214 [Gordeeva K. T., Shmeleva A. A. (1971) Zooplankton of tropic Atlantic. *Plankton and biological productivity of tropic Atlantic*. Greze V.N. (ed.) Kiev, Naukova Dumka, p. 162–214 (in Russian)]

Гордеева К.Т., Шмелева А.А. (1974) Пелагические копеподы тропической Атлантики и особенности распределения их массовых видов. *Видовой состав и распределение океанического планктона. Сборник научных трудов Всесоюзного гидробиологического общества. Т. 20*. М., Наука, с. 109–143 [Gordeeva K. T., Shmeleva A. A. (1974) Pelagic copepods of the Tropical Atlantic and specific distribution of mass species. *Species composition and distribution of oceanic plankton. Collection of scientific works of the All-Union Hydrobiological Society. Vol. 20*. Moscow, Nauka, p. 109–143 (in Russian)]

Грабко О. Г., Дюшков Н. П., Лидванов В. В., Королькова Т. Г. (2017) Видовой состав, структура и пространственное распределение фито- и зоопланктона в водах Гвинеи-Бисау в январе 2013 года. *Труды АтлантНИРО. Новая серия*, 1(3): 132–149 [Grabko O. G., Dyushkov N. P., Lidvanov V. V., Korol'kova T. G. (2017) Species composition, structure and spatial distribution of phyto- and zooplankton in the waters of Guinea-Bissau in January 2013. *Proceedings of AtlantNIRO. New series*. [Trudy AtlantNIRO. Novaya seriya], 1(3): 132–149 (in Russian)]

Грезе В. Н. (1971) Основные этапы биологического изучения пелагиали тропической Атлантики. *Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики*. Грезе В. Н. (ред.) Киев, Наукова думка, с. 10–16 [Greze V. N. (1971) The main stages of the biological study of the Tropical Atlantic pelagial. *Plankton and biological productivity of tropic Atlantic*. Greze V. N. (ed.) Kiev, Naukova Dumka, p. 10–16 (in Russian)]

Жигалова Н. Н. (1976) Динамика развития зоопланктона в районе от мыса Кап-Блан до порта Сен-Луи с сентября по май 1971–1972 гг. *Океанологический режим промысловых районов Атлантического океана. Сборник научных трудов АтлантНИРО. Вып. LXVII*. Калининград, АтлантНИРО, с. 75–86 [Zhigalova N. N. (1976) Dynamics of zooplankton development in the area between Cabo Blanco and port of Saint-Louis from September to May 1971–1972. *Oceanological regime of fishing areas in the Atlantic Ocean. Collection of scientific works of AtlantNIRO. Issue LXVII*. Kaliningrad, AtlantNIRO, p. 75–86 (in Russian)]

Канаева И. П. (1965) О количественном распределении планктона Атлантического океана. *Исследования по программе Международного Геофизического Года. Сборник II. Сборник научных трудов ВНИРО. Т. LVII*. М., Пищевая промышленность, с. 333–343 [Kanaeva I. P. (1965) On the quantitative distribution of plankton in the Atlantic Ocean. *Research within the International Geophysical Year Program. Issue II. Collection of scientific works of VNIRO. Vol. LVII*. Moscow, Pishchevaya Promyshlennost, p. 333–343 (in Russian)]

Каредин Е. П. (1982) *Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона*. Владивосток, ТИНРО, 29 с. [Karedin E. P. (1982) *A guide to quantitative treatment of marine net plankton*. Vladivostok, TINRO, 29 p. (in Russian)]

Лидванов В. В., Жигалова Н. Н., Бутович Я. Ф. (2005) Зоопланктонные базы данных и их эксплуатация в АтлантНИРО. *Комплексные и гидробиологические базы данных: ресурсы, технологии и использование. Адаптация гидробионтов. Матер. молодежных школ (Азов, октябрь 2005 г.)*. Ростов-на-Дону, ЮНЦ РАН, с. 67–70 [Lidvanov V. V., Zhigalova N. N., Butovich Ya. F. (2005) Zooplankton databases and their applications at AtlantNIRO. *Complex and hydrobiological databases: resources, technologies, and applications. Adaptation of hydrobionts. Proceedings of schools for young scientists (Azov, October 2005)*. Rostov-on-Don, Southern Scientific Center RAS, p. 67–70 (in Russian)]

Лидванов В. В., Кукуев Е. И., Кудерский С. К., Грабко О. Г. (2013) Таксономический состав мезозoopланктона экосистемы Канарского течения (побережье Марокко). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 6(3): 290–312 [Lidvanov V. V., Kukuev E. I., Kuderskiy S. K., Grabko O. G. (2013) Mesozooplankton taxonomic composition of the Canaries Current ecosystem (coast of Morocco). *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 6(3): 290–312 (in Russian)]

Носков А. С., Виноградов В. И., Романченко А. Н. (1983) *Методические указания по сбору проб зоо-, ихтиопланктона планктоносборщиком «БОНГО» и их обработке*. Калинин-

град, АтлантНИРО, 36 с. [Noskov A. S., Vinogradov V. I., Romanchenko A. N. (1983) *A guide to sampling of zoo- and ichthyoplankton by Bongo Plankton Collector and their processing*. Kaliningrad, AtlantNIRO, 36 p. (in Russian)]

Пастернак А. Ф. (2009) *Эколого-физиологические основы формирования жизненных циклов планктонных копепод высоких широт. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук*. М., Институт океанологии РАН, 50 с. [Pasternak A. F. (2009) *Ecological and physiological aspects of life cycles in planktonic copepods in high latitudes. Executive summary of the dissertation for Doctoral Degree in Biology*. Moscow, Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, 50 p. (in Russian)]

Сажина Л. И. (1985) *Науплиусы массовых видов пелагических копепод Мирового океана*. Киев, Наукова Думка, 238 с. [Sazhina L. I. (1985) *Nauplii of mass species of pelagic copepods in the World Ocean*. Kiev, Naukova dumka, 238 p. (in Russian)]

Самышев Э. З., Волошина Г. В., Будниченко Э. В. (1986) Трофическая структура антарктического зоопланктона. *Питание морских беспозвоночных в естественных условиях*. М., Институт океанологии им. П. П. Ширшова, с. 34–56 [Samyshev E. Z., Voloshyna G. V., Budnichenko E. V. (1986) The trophic structure of Antarctic zooplankton. *Feeding habits of marine invertebrates in natural conditions*. Moscow, Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, p. 34–56 (in Russian)]

Сапожников В. В., Агатова А. И., Аржанова Н. В., Мордасова Н. В., Лапина Н. М., Зубаревич В. Л., Лукьянова О. Н., Торгунова Н. И. (2003) *Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана*. М., ВНИРО, 202 с. [Sapozhnikov V. V., Agatova A. I., Arzhanova N. V., Mordasova N. V., Lapina N. M., Zubarevich V. L., Lukyanova O. N., Torgunova N. I. (2003) *Guidelines to chemical analysis of marine and fresh waters within environmental monitoring of fishery reservoirs and commercially viable areas of the World Ocean*. Moscow, VNIRO, 202 p. (in Russian)]

Хлыстова Л. М., Кейта А. (1988) Зоопланктон (состав и распределение). *Тропическая Атлантика. Регион Гвинеи*. Еремеев В. Н. (ред.) Киев, Наукова думка, с. 257–274 [Khlystov L. M., Kejta A. (1988) Zooplankton (composition and distribution). *The Tropical Atlantic. The region of Guinea*. Eremeev V. N. (ed.) Kiev, Naukova dumka, p. 257–274 (in Russian)]

Шувалов В. С. (1980) *Веслоногие рачки-циклопиды семейства Oithonidae Мирового океана*. Ленинград, Наука, 198 с. [Shuvalov V. S. (1980) *Cyclopoids of the Oithonidae family in the World Ocean*. Leningrad, Nauka, 198 p. (in Russian)]

Andronov V. N. (2002) The calanoid copepods (Crustacea) of the genera *Diaixis* Sars, 1902, *Parundinella* Fleminger, 1957, *Undinella* Sars, 1900 and *Tharybis* Sars, 1902. *Arthropoda Selecta*, 11(1): 1–80 (in Russian)

Arístegui J., Barton E. D., Álvarez-Salgado X. A., Santos A. M., Figueiras F. G., Kifani S., Hernández-León S., Mason E., Machú E., Demarcq H. (2009) Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling. *Progress in Oceanography*, 83(1–4): 33–48

Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino (1981) Boltovskoy D. (ed.) Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina, 936 p.

Beklemishev C. W. (1981) Biological structure of the Pacific Ocean as compared with two other oceans. *Journal of Plankton Research*, 3(4): 531–549

Berraho A., Somoue L., Hernández-León S., Valdés L. (2015) Zooplankton in the Canary Current Large Marine Ecosystem. *Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem: IOC Technical Series*. № 115. Paris, IOC-UNESCO, p. 183–195

Binet D. (1991) Dynamique du plankton dans les eaux côtières ouest-africaines: ecosystems équilibrés et déséquilibrés. *Pêcheries Ouest Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. Cury Ph., Roy C. (eds.) Paris, Institut Français de Recherche Scientifique Pour le Développement en Coopération, p. 17–136

Clarke K.R., Warwick R.M. (2001) *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation (2nd edition)*. Plymouth, Plymouth Marine Laboratory, 175 p.

Diouf P.S. (1991) Le zooplankton au Sénégal. *Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. Cury Ph., Roy C. (eds.) Paris, Institut Français de Recherche Scientifique Pour le Développement en Coopération, p. 103–116

Hernández-León S., Gómez M., Arístegui J. (2007) Mesozooplankton in Canary Current System: The coastal-ocean transition zone. *Progress in Oceanography*, 74(2–3): 397–421

Hidalgo P., Escribano R., Vergara O., Jorquera E., Donoso K., Mendoza P. (2010) Patterns of copepod diversity in the Chilean coastal upwelling system. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(24–26): 2089–2097

Lidvanov V.V., Zhigalova N.N., Kuderskiy S.K. (2010) Vertical distribution of mesozooplankton in the interaction zone of the Canary and the Northern Branch of the Intertrades currents. *Oceanology*, 50(3): 356–364

Lidvanov V.V., Grabko O.G., Kukuev E.I., Korolkova T.G. (2018) Structure of mesozooplankton communities in the coastal waters of Morocco. *Oceanology*, 58(2): 213–227

Nakata H., Kimura S., Okazaki Y., Kasai A. (2000) Implications of meso-scale eddies caused by frontal disturbances of the Kuroshio Current for anchovy recruitment. *ICES Journal of Marine Science*, 57(1): 143–152

Ndour I., Berraho A., Fall M., Ettahiri O., Sambe B. (2018) Composition, distribution and abundance of zooplankton and ichthyoplankton along the Senegal-Guinea maritime zone. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 44(2): 109–124

Postel L., Arndt E.A., Brenning U. (1995) Rostock zooplankton studies off West Africa. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 49(1–4): 829–847

Rose M. (1933) *Copépodes pélagiques. Faune de France*.v. 26. Office Central de Faunistique, Paris, 374 p.

Seguin G. (1966) Contribution à l'étude de la biologie du plancton de surface de la baie de Dakar (Senegal). Etude quantitative, qualitative et observation écologique au cours d'un cycle annuel. *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire, Série A: Sciences naturelles*, 28: 1–90

Vives F. (1982) Sur les copépodes de la région CINECA (parties nord et centrale). *Rapport Procès-Verbal Réunion Conseil Internationale pour l'Exploration de la Mer*, 180: 289–296

DOI 10.17516/1997-1389-0403

EDN: JMYGOI

УДК 615.322:547.587: 582.998.1

Determining the Amount of Phenylpropanoids in Belowground Organs of Purple Coneflower (*Echinacea purpurea* (L.) Moench., Asteraceae)

Elena Yu. Babaeva^{a*},
Ifrat N. Zilfikarov^{a, b}, Valentina A. Sagaradze^a,
Olga A. Semkina^a, Janna V. Dayronas^c
^aAll-Russian Scientific Research Institute
of Medicinal and Aromatic Plants
Moscow, Russian Federation
^bMaykop State Technological University
Maykop, Republic of Adygea, Russian Federation
^cPyatigorsk Medical and Pharmaceutical Institute –
Branch of Volgograd State Medical University
Pyatigorsk, Russian Federation

Received 21.12.2021, received in revised form 09.11.2022, accepted 05.12.2022

Abstract: *Echinacea purpurea* (L.) Moench plants serve as a source of medicinal raw materials: fresh and dried aboveground parts and rhizomes with roots (Rhizomata cum radicibus). They contain total phenylpropanoids (formerly “oxycinnamic acids”, “hydroxycinnamic acids”) and their derivatives, which underlie the immunostimulatory effect of the preparations. Tincture is the most common preparation. Accumulation of total phenylpropanoid derivatives in *Echinacea* rhizomes with roots is the least studied aspect. The purpose of the present work is to study the effect of the timing and frequency of removal of the aboveground part on total phenylpropanoids in *Echinacea* rhizomes with roots collected from cultivated plants of different ages. Another aim was to determine total phenylpropanoids in the tincture prepared from raw material ground to various degrees. *Echinacea purpurea* rhizomes with roots harvested in Moscow in 2008–2010, at the end of the growing period of plants aged 2, 3, 4, 5, and 7 years, were studied. The shoots were cut down during the stem formation (by single and repeated mowing during the growing period), budding, and flowering stages. The intact raw material was used

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: babaeva@vilarnii.ru

ORCID: 0000-0002-4992-6926 (Babaeva E.); 0000-0002-8638-9963 (Zilfikarov I.); 0000-0001-5526-7675 (Sagaradze V.); 0000-0002-2611-4490 (Semkina O.); 0000-0002-1274-4512 (Dayronas J.)

to provide control samples. In 2008–2009, the highest accumulation of phenylpropanoid derivatives in rhizomes with roots was observed in groups with both repeated and single shoot removals performed during the shoot development stage at all plant ages. The shoot removals during the budding and flowering stages resulted in a significant reduction in phenylpropanoids. During the regional drought in July and August 2010, the raw material samples in the group with repeated shoot removals demonstrated the lowest accumulation of phenylpropanoids. The samples in the group with single shoot removal during the shoot development stage showed greater phenylpropanoid accumulation compared with the repeated mowing group. The content of phenylpropanoids in raw material from 2–4-year-old plants, regardless of the period of shoot removal and the year of the experiment, was significantly higher than in the raw material from older plants. It is recommended to supplement the “Agro-recommendation for the cultivation of *Echinacea purpurea*” with the agricultural method of repeated mowing of the aboveground part in the phenological phase of shoot development when the plant is grown as a source of rhizomes with roots. No effect of the particle size of the ground raw material (from 0.25 to 1.0 mm) on total phenylpropanoids in the tincture has been revealed.

Keywords: *Echinacea purpurea*, plant age, belowground organs, hydroxycinnamic acids, mowing the aboveground parts of plants.

Citation: Babaeva E. Yu., Zilfikarov I.N., Sagaradze V.A., Semkina O.A., Dayronas J.V. Determining the amount of phenylpropanoids in belowground organs of purple coneflower (*Echinacea purpurea* (L.) Moench., Asteraceae). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(4), 552–561. DOI: 10.17516/1997-1389-0403



Определение суммы фенилпропаноидов в подземных органах эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea* (L.) Moench., Asteraceae)

Е. Ю. Бабаева^а, И. Н. Зилфикаров^{а, б},
В. А. Сагарадзе^а, О. А. Семкина^а, Ж. В. Дайронас^в

^аВсероссийский государственный
научно-исследовательский институт лекарственных
и ароматических растений ФГБНУ ВИЛАР
Российская Федерация, Москва

^бМайкопский государственный технологический университет
ФГБОУ ВО МГТУ

Российская Федерация, Республика Адыгея, Майкоп
^вПятигорский медико-фармацевтический институт –
филиал ФГБОУ ВО ВолгГМУ
Российская Федерация, Пятигорск

Аннотация. От эхинацеи пурпурной получают виды лекарственного растительного сырья: траву свежую и высушенную, корневища с корнями. В них содержится сумма фенилпропаноидов

(ранее «оксикоричные кислоты», «гидроксикоричные кислоты») и их производные, обеспечивающие иммуностимулирующий эффект препаратов, основным из которых является настойка. Накопление суммы фенилпропаноидов в корневищах с корнями эхинацеи наименее изучено. Цель – изучение влияния сроков и кратности удаления надземной части на содержание суммы фенилпропаноидов в корневищах с корнями эхинацеи, полученных от растений разных возрастов при культивировании, а также определение содержания изучаемых веществ в настойке при разной степени измельчения сырья. Исследованы корневища с корнями эхинацеи пурпурной, заготовленные в Москве в 2008–2010 гг. в фазу окончания вегетации растений 2-го, 3-го, 4-го, 5-го, 7-го гг. развития. Побегов скашивали в фазы стеблевания (однократно и многократно в течение вегетации), бутонизации, цветения. Контроль – получение сырья без удаления надземной части. В 2008–2009 гг. наибольшее накопление суммы фенилпропаноидов в подземных органах наблюдали при многократном и однократном скашивании побегов в период стеблевания, независимо от возраста растений. Удаление побегов в фазах бутонизации и цветения привело к значительному снижению содержания суммы фенилпропаноидов. В июле-августе 2010 г. в регионе была засуха. Наименьшее содержание изучаемых веществ в сырье отмечено при многократном удалении побегов. В лучшем положении оказалось сырье растений, у которых надземную массу срезали однократно в фазу стеблевания. При сравнении растений разных возрастов установлено, что в сырье растений 2–4 гг. вегетации накопление веществ, независимо от срока удаления надземной части и года проведения опыта, достоверно выше, чем в сырье от растений старших возрастов. Рекомендовано дополнить «Агрорекомендацию по возделыванию эхинацеи пурпурной» при выращивании для получения корневищ с корнями агроприемом многократного скашивания надземной части в фенологической фазе стеблевания. Влияние размера частиц измельченного сырья (от 0,25 мм до 1,0 мм) на содержание биологически активных веществ в настойке не наблюдалось.

Ключевые слова: эхинацея пурпурная, возраст растений, подземные органы, фенилпропаноиды.

Цитирование: Бабаева, Е.Ю. Определение суммы фенилпропаноидов в подземных органах эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea* (L.) Moench., Asteraceae) / Е.Ю. Бабаева, И.Н. Зилфикаров, В.А. Сагарадзе, О.А. Семкина, Ж.В. Дайронас // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 552–561. DOI: 10.17516/1997-1389-0403

Введение

Эхинацея пурпурная (*Echinacea purpurea* (L.) Moench., сем. астровые – Asteraceae) – многолетнее травянистое растение, культивируемое в южных и центральных регионах РФ. Эхинацея пурпурная является производящим растением для нескольких видов лекарственного растительного сырья (ЛРС) – трава свежая и высушенная, корневища с корнями, из которых изготавливают лекарственные препараты и биологически активные добавки

к пище (БАД). В настоящее время, согласно Государственному реестру лекарственных средств, в РФ зарегистрировано 12 наименований лекарственных препаратов, получаемых из травы эхинацеи пурпурной (Государственный реестр..., 2021). Корневища с корнями эхинацеи пурпурной входят в композицию из смеси ЛРС, предназначенную для приготовления суммарного экстракта, включенного в состав БАД «МИРТАбиотик» (ООО «Витаукт-пром», Республика Адыгея;

Сайт производителя: <https://vitauct.ru/catalog/fitokompleksy/mirtabiotik>).

Как трава, так и корневища с корнями эхинацеи пурпурной содержат различные группы биологически активных веществ (БАВ): сумму фенилпропаноидов (Σ ФП) и их производные, полисахариды (в подземных органах преимущественно инулин), алкаамиды и др. (Manayi et al., 2015; Hohmann et al., 2011; Zaushintsena et al., 2019; Шевченко и др., 2014). Основной вклад в фармакотерапевтические эффекты вносит Σ ФП – кофейная, феруловая, синаповая, цикориевая кислоты и др. (Технические условия, 2013). Доказано, что цикориевая кислота – депсид кофейной и винной кислот – является иммуностимулятором (Manayi et al., 2015). ФП хорошо растворимы в спирте этиловом, а их комплексы с сахарами и гликозидами флавоноидов – в воде, поэтому наиболее распространённым лекарственным препаратом из ЛРС эхинацеи пурпурной является настойка, полученная спиртом этиловым 40 %, которую назначают для достижения иммуностимулирующего эффекта (Сакович и др., 2010).

Качество травы эхинацеи пурпурной (*Echinaceae purpureae herba*) нормируется ФС.2.5.0055.15 Государственной фармакопеи Российской Федерации XIV изд. по содержанию Σ ФП, в пересчете на цикориевую кислоту (Государственная фармакопея РФ, 2018). Европейская Фармакопея (European Pharmacopoeia 10.6) регламентирует качество как травы, так и корневищ с корнями эхинацеи пурпурной (*Echinaceae purpureae rhizomata cum radicibus*), по содержанию каftarовой и цикориевой кислот (European Pharmacopoeia, 2021). Согласно ТУ 9373–122–04868244–2013 «Корневища с корнями эхинацеи пурпурной», содержание в корневищах с корнями Σ ФП, установленное УФ-спектрофотометрическим методом, должно быть не менее 1,5 % в пересчете на цикориевую кислоту и абсолютно

сухое сырье (Технические условия, 2013). Несмотря на широкое применение в медицине препаратов из травы эхинацеи пурпурной, изучение накопления БАВ в корневищах с корнями представляет несомненный интерес. О подземных органах информации меньше либо они упоминаются вскользь (Manayi et al., 2015; Логвиненко, Шевчук, 2019).

Известно, что более высокое содержание БАВ в подземных органах растений наблюдается при отсутствии жизненных процессов в надземной части, т.е. в начале и конце вегетации (Čiplienė et al., 2015). Это связано с перемещением БАВ в подземные органы. В фазы бутонизации – цветения растения максимально направляют БАВ к соцветиям для обеспечения плодоношения с целью сохранения и распространения вида. При удалении цветоносного стебля у растений, имеющих розетку прикорневых листьев, которые продолжают обеспечивать фотосинтез, происходит перераспределение БАВ в пользу подземных органов. При культивировании с целью увеличения накопления БАВ в подземных органах возможно удаление надземной части растений в разные сроки и с разной кратностью (например, используется при выращивании валерианы лекарственной) (Атлас лекарственных растений России, 2021).

Целью настоящей работы было изучение влияния сроков и кратности удаления надземной части эхинацеи пурпурной на содержание Σ ФП в корневищах с корнями, полученных от растений разных возрастов. Также задачей исследования было определение содержания Σ ФП в настойке, приготовленной с использованием спирта этилового 40 %, при разной степени измельчения ЛРС.

Материалы и методы

Исследованы опытные партии корневищ с корнями эхинацеи пурпурной, заготовлен-

ных на территории опытного севооборота биокolleкции ФГБНУ ВИЛАР (г. Москва, Центральный регион Нечернозёмной зоны) в 2008–2010 гг. в фазу окончания вегетации растений второго, третьего, четвёртого, пятого и седьмого годов развития (Цицилин и др., 2022). Опыт с получением ЛРС от растений эхинацеи пурпурной разных возрастов в определенной мере нивелирует влияние погодных условий на изучаемые факторы. Также с помощью этого приёма можно изучить влияние возраста растений на накопление БАВ в ЛРС.

Чтобы оценить влияние удаления надземной части на накопление в корневищах с корнями эхинацеи пурпурной Σ ФП, побеги растений скашивали в фазы стеблевания, бутонизации, цветения, а также многократно в течение вегетационного периода, т.е. каждый раз, когда растения находились в фенологической фазе «стеблевание». Наступление этой фенофазы прекращается у эхинацеи пурпурной обычно в конце августа, при уменьшении длины светового дня и снижении температуры воздуха. Контроль – вариант без удаления надземной части. Повторность в вариантах опыта четырехкратная. Уборка в фазу окончания вегетации.

Количественное определение содержания Σ ФП в ЛРС проводили УФ-спектрофотометрическим методом в трёхкратной повторности (Технические условия, 2013). Методика количественного определения Σ ФП заключается в следующем. Аналитическую пробу сырья измельчают на лабораторной мельнице до размера частиц, проходящих сквозь сито с отверстиями диаметром 0,5 мм. Около 1,0 г (точная навеска) измельченного сырья помещают в коническую колбу со шлифом вместимостью 100 мл и экстрагируют спиртом этиловым 40 % трехкратно порциями 25, 20 и 20 мл. Экстракцию проводят при нагревании

на водяной бане с обратным холодильником при температуре 60–70 °С, на первой стадии в течение 1 ч, далее – в течение 30 мин, при периодическом перемешивании. Объединенные извлечения фильтруют через бумажный фильтр «красная лента» и упаривают в ротационном испарителе под вакуумом досуха при температуре не выше 80 °С. К остатку прибавляют 2 мл воды и нагревают на водяной бане при температуре 30 °С при перемешивании в течение 10 мин. Затем к смеси прибавляют 0,2 г щавелевой кислоты, перемешивают в течение 1 мин, прибавляют 10 мл спирта этилового 96 %, вновь перемешивают в течение 1 мин. Содержимое колбы переносят в центрифужную пробирку и центрифугируют при 3000 об/мин в течение 3 мин; надосадочную жидкость отделяют в другую пробирку или стакан (раствор А).

Далее осуществляют фракционирование путем удаления из раствора А неполярных веществ, растворимых в хлороформе. Для этого на стартовую линию листа хроматографической или фильтровальной бумаги размером 15×15 см наносят микрошприцем по 0,02 мл раствора А в виде двух полос, шириной около 3 см каждая. После высыхания границы пятен отмечают графитовым карандашом, бумагу помещают в камеру с хлороформом и хроматографируют восходящим способом. Когда фронт растворителя пройдет около 5 см, бумагу вынимают, высушивают на воздухе в течение 30 мин. Участки, отмеченные на старте, вырезают ножницами, помещают в две конические колбы со шлифом вместимостью 25 мл. В каждую колбу приливают по 10,0 мл 0,1 М раствора хлороводородной кислоты, перемешивают на шейкере в течение 30 мин. Полученное таким образом извлечение фильтруют через бумажный фильтр (раствор Б).

Измеряют оптическую плотность раствора Б на спектрофотометре при длине вол-

ны 328 нм в кювете с толщиной слоя 10 мм. В качестве раствора сравнения используют 0,1 М раствор хлороводородной кислоты.

Содержание Σ ФП рассчитывают по удельному показателю поглощения ($E_{1\text{см}}^{1\%}$) цикориевой кислоты, установленному нами в условиях анализа с использованием стандартного образца производства компании Sigma Aldrich (США) и равному 782.

Содержание Σ ФП в пересчете на цикориевую кислоту и абсолютно сухое сырье (X) в процентах рассчитывают по формуле:

$$X = \frac{A \cdot 12 \cdot 10 \cdot 100}{782 \cdot a \cdot 0,02 \cdot (100 - W)}$$

где А – оптическая плотность раствора Б; а – навеска сырья в граммах; W – влажность сырья в процентах; 782 – удельный показатель поглощения цикориевой кислоты в условиях анализа.

Для получения образцов настойки сырье измельчали до размера частиц, проходящих сквозь сито с диаметром отверстий 0,25 мм, 0,5 мм и 1,0 мм. Настойку получали методом мацерации с использованием в качестве экстрагента спирта этилового 40 % в соотношении сырье-готовый продукт 1:10. Коэффициент поглощения экстрагента сырьем составил 2,8. Анализ полученных образцов настоек по содержанию Σ ФП осуществляли УФ-спектрофотометрическим методом. Пробоподготовка при этом заключается в следующем: 10,0 мл настойки помещают в колбу для отгонки вместимостью 100 мл и упаривают в ротационном испарителе под вакуумом досуха при температуре не выше 80 °С. Далее анализ осуществляют в соответствии с методикой, изложенной выше для ЛРС.

Содержание в настойке Σ ФП в пересчете на цикориевую кислоту и сухой остаток (X) в процентах рассчитывают по формуле:

$$X = \frac{A \cdot 12 \cdot 10 \cdot 100}{782 \cdot 10 \cdot 0,02 \cdot C}$$

где А – оптическая плотность раствора Б; С – сухой остаток в настойке в процентах; 782 – удельный показатель поглощения цикориевой кислоты в условиях анализа.

Обработку полученных данных осуществляли с помощью программы IBM SPSS Statistics 26. Рассчитывали наименьшую существенную разность (НСР), используя дисперсионный анализ двухфакторного опыта; также проводили расчет интервальной оценки с помощью t-критерия. Уровень вероятности – 95 %.

Результаты и обсуждение

В 2008 и 2009 гг. отмечено достоверно наибольшее накопление Σ ФП в исследуемом ЛРС при многократном удалении образующихся побегов, независимо от возраста растений (табл. 1). При таком агротехническом приеме поток метаболитов принудительно направляется в подземные органы, что и привело к значительному (в среднем в 2,8–2,9 раза выше по сравнению с требованием НД) содержанию в них изучаемых веществ. Существенно снижалось содержание Σ ФП в ЛРС при удалении надземной массы в фазу стеблевания. Уменьшение по сравнению с вариантом, где производилась многократная срезка побегов, отмечалось у растений всех возрастов и составило в среднем 0,57 % в 2008 г. и 0,78 % в 2009 г. Отчуждая надземную массу в фазу стеблевания, мы сдвигаем сроки бутонизации и цветения эхинацеи пурпурной примерно на 2–3 недели, что позволяет подземным органам все же накопить значительное количество Σ ФП. Результаты в контрольном варианте в 2008–2009 гг. были достоверно ниже по сравнению с двумя вышеназванными; в среднем на 1,24 % по сравнению с вариантом с многократным удалением надземной массы.

Таблица 1. Содержание суммы фенолпропаноидов (% в пересчете на абсолютно сухое сырье) в корневищах с корнями эхинацеи пурпурной в зависимости от возраста растений и фенологической фазы удаления надземной части

Table 1. Total phenylpropanoids (% DW) in rhizomes and roots of *Echinacea purpurea* depending on the age of the plants and the phenological phase of the removal of the aboveground part

Год вегетации производящего растения (возраст растения)	Без удаления надземной части	Срок удаления надземной части			
		Фенологическая фаза			Множественное удаление побегов
		Стеблевание	Бутонизация	Цветение	
2008 г.					
Второй	3,31	3,95	1,91	1,80	4,23
Третий	3,39	4,10	2,10	2,31	4,40
Четвёртый	3,30	4,02	2,12	2,20	4,40
Пятый	2,94	3,46	1,89	2,15	4,63
Седьмой	2,29	2,44	1,56	1,28	3,17
НСР	НСР _{0,5} ^A = 0,10		НСР _{0,5} ^{B и AB} = 0,16		
2009 г.					
Второй	3,30	3,95	1,90	1,78	4,27
Третий	3,60	3,95	1,97	1,90	4,88
Четвёртый	3,00	4,02	1,95	2,01	4,64
Пятый	2,85	3,58	1,80	2,04	4,79
Седьмой	2,20	2,38	1,49	1,29	3,19
НСР	НСР _{0,5} ^A = 0,11		НСР _{0,5} ^{B и AB} = 0,14		
2010 г.					
Второй	2,99	4,52	3,00	2,94	2,15
Третий	2,82	4,16	2,81	2,65	2,12
Четвёртый	2,75	3,49	2,68	2,19	1,86
Пятый	2,69	2,57	1,91	1,67	1,24
Седьмой	2,00	2,13	1,54	1,12	1,10
НСР	НСР _{0,5} ^A = 0,13		НСР _{0,5} ^{B и AB} = 0,15		

Примечание: НСР – наименьшая существенная разность – величина, указывающая границу предельным случайным отклонениям, получаемая перемножением ошибки разности средних на значение t-критерия при принятом уровне степеней свободы; фактор А – возраст растений, фактор В – срок удаления надземной части.

Минимальное содержание Σ ФП отмечено при срезке надземной части в фазы бутонизации и цветения. В Центральном регионе Нечернозёмной зоны РФ эти фенологические фазы у эхинацеи пурпурной наблюдаются в июле-августе. При удалении побегов в эти сроки растения теряют большое количество Σ ФП с отчуждаемой массой. Они не успевают до конца вегетации восполнить и переместить в подземные органы изучаемые БАВ.

Это и обусловило получение такого результата: снижение по сравнению с вариантом с многократным скашиванием составило в 2008 г. в среднем 2,25 % и 2,22 %, а в 2009 г. – 2,53 % и 2,55 % соответственно.

В июле и августе 2010 г. в регионе складывалась ситуация атмосферной и почвенной засухи: высокая температура воздуха и отсутствие осадков. В более южных районах Европейской части РФ засухи повторяются,

и засуха 2010 г. не была явлением исключительным (Матвеев и др., 2012). Однако в Центральном регионе Нечернозёмной зоны РФ подобная засуха была феноменом. При этом возможность полива отсутствовала. В таких условиях отмечено иное накопление Σ ФП в подземных органах эхинацеи пурпурной в зависимости от сроков скашивания надземной части. У растений в это время происходило сильное обезвоживание, нарушение процессов роста и фотосинтеза. В ситуации теплового шока удаление надземной массы резко ухудшило их состояние. Наиболее пострадали растения, у которых несколько раз отчуждали надземную часть. Независимо от возраста растений, в среднем снижение содержания Σ ФП в корневищах с корнями эхинацеи по сравнению с другими вариантами составило 1,0 %. По сравнению с 2008 и 2009 гг. в среднем содержание Σ ФП упало в 2,3 раза (табл. 1).

В относительно лучшем положении оказались растения, у которых надземную массу срезали в фазу стеблевания, т.е. в начале июня. К моменту начала экстремальных погодных условий они имели оптимальное соотношение между надземной и подземной частями – 1,5. Срезка побегов подхлестнула развитие подземных органов, поглощение ими из почвы воды и элементов питания, поэтому жесткие погодные условия отразились на растениях в меньшей степени. Оказалось, что в 2010 г. превышение концентрации Σ ФП в ЛРС в этом варианте опыта в сравнении с остальными вариантами составило в среднем 1,76 %. Уменьшение уровня БАВ в этом варианте по сравнению с 2008–2009 гг. составило 0,21 %. Такое же снижение мы отмечаем в контрольном варианте.

Выявленные в 2010 г. изменения могут быть объяснены тем, что эхинацея пурпурная относится к мезофитам, и хотя ее ареал нахо-

дится в прериях на территории США, такие суровые погодные условия там редки (Мингалев, Брусницына, 2019).

Нами также рассмотрены закономерности изменения содержания Σ ФП в изучаемом ЛРС в зависимости от возраста производящих растений. Установлено, что в ЛРС, полученном от растений второго года вегетации, накопление Σ ФП в среднем, независимо от срока удаления надземной части и года проведения опыта, достоверно не менялось и составило 3,07 %. У ЛРС, полученного от растений 3–4-летнего возраста в 2008–2009 гг., уровень БАВ существенно не отличался, в 2010 г. отмечено достоверное снижение.

В ЛРС, полученном от растений 5-го года вегетации, засуха 2010 г. привела к существенному уменьшению (практически на 1,0 %) уровня Σ ФП по сравнению с ЛРС, произведенным в благоприятные по погодным условиям годы. Содержание БАВ в варианте с многократным удалением побегов было даже ниже требований к сырью, указанных в ТУ 9373–122–04868244–2013. Наиболее резкое падение концентрации Σ ФП в 2010 г. отмечено для корневищ с корнями от растений эхинацеи 7-го года вегетации. Только в контроле и при удалении надземной части в фазу стеблевания накопление изучаемых БАВ соответствовало требованиям НД.

Было проведено повторение исследований в последующие годы, которое показало схожесть в пределах ошибки опыта в изучении влияния сроков и кратности удаления надземной части у растений эхинацеи пурпурной разных возрастов на содержание Σ ФП в подземных органах.

Из усредненного образца корневищ с корнями эхинацеи нами была получена настойка, в которой содержание Σ ФП оценивали в зависимости от размера частиц измельченного сырья. Значимых различий в содержании

ΣФП в образцах настойки, полученной при изучаемых размерах частиц ЛРС, не выявлено – в среднем оно составило $2,23 \pm 0,03$ % в пересчете на сухое вещество.

Заключение

Концепция существенного повышения содержания БАВ в подземных органах растений, имеющих прикорневую розетку листьев, при удалении цветоносного побега подтверждена нами в опыте с эхинацей пурпурной. Она была верна даже в условиях засухи 2010 г. Рекомендуем внести в «Агрорекомендацию по возделыванию эхинацеи пурпурной» дополнение: при выращивании эхинацеи пурпурной для получения корневищ с корнями

с высоким содержанием ΣФП следует многократно скашивать надземную часть в фенологической фазе стеблевания. Если условия второй половины лета засушливы, то после однократного скашивания в фазу стеблевания последующие не желательны.

В ЛРС, полученном от растений 2–4 гг. вегетации, накопление ΣФП независимо от срока удаления надземной части растения и года проведения опыта достоверно выше, чем в ЛРС от растений более старшего возраста.

Содержание ΣФП в настойке из корневищ с корнями эхинацеи на 40 % спирте этиловом не зависело от размера частиц измельченного сырья (от 0,25 мм до 1,0 мм).

Список литературы / References

Атлас лекарственных растений России (2021) Издание 2-е, перераб. и доп. Сидельников Н. И. (отв. ред.) М., Наука, 646 с. [*Atlas of medicinal plants of Russia* (2021) 2nd edition. Sidelnikov N. I. (ed.) Moscow, Nauka, 646 p. (in Russian)]

Государственный реестр лекарственных средств Российской Федерации (2021) URL <http://grls.rosminzdrav.ru> [*State register of medicines of the Russian Federation* (2021) URL <http://grls.rosminzdrav.ru> (in Russian)]

Государственная фармакопея Российской Федерации (2018) XIV изд. Том 3, 4. Министерство здравоохранения Российской Федерации. URL <https://femb.ru/record/pharmacopea14> [*State Pharmacopoeia of the Russian Federation* (2018) 14th edition, Vol. 3, 4. Ministry of Health of the Russian Federation. URL <https://femb.ru/record/pharmacopea14> (in Russian)]

Логвиненко Л. А., Шевчук О. М. (2019) Особенности роста и развития видов рода *Echinacea* Moench в условиях южного берега Крыма. *Биология растений и садоводство: теория, инновации*, 2: 55–65 [Logvinenko L. A., Shevchuk O. M. (2019) Features of growth and development of species of the genus *Echinacea* Moench under the conditions of the southern coast of the Crimea. *Plant Biology and Horticulture: Theory, Innovation* [Biologiya rastenii i sadovodstvo: teoriya, innovatsii], 2: 55–65 (in Russian)]

Матвеев С. М., Матвеева С. В., Шурыгин Ю. Н. (2012) Повторяемость сильных засух и многолетняя динамика радиального прироста сосны обыкновенной в Усманском и Хреновском борах Воронежской области. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 5(1): 27–42 [Matveev S. M., Matveeva S. V., Shurygin Yu. N. (2012) Recurrence of severe droughts and long-term dynamics of radial increment of the Scots pine in the Usman and Khrenovoe forests in the Voronezh region. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 5(1): 27–42 (in Russian)]

Мингалев С. К., Брусницына О. В. (2019) Морфо-биологические особенности иммуностимулирующих растений. *Аграрное образование и наука*, 3: 13 [Mingalev S. K., Brusnitsyna O. V. (2019)

Morpho-biological features of immunostimulating plants. *Agrarian Education and Science* [Agrarnoe obrazovanie i nauka], 3: 13 (in Russian)]

Сакович Г. С., Колхир В. К., Сокольская Т. А., Воскобойникова И. В. (2010) Некоторые итоги клинического изучения препаратов и компонентов эхинацеи, результаты исследования безопасности, возможные побочные эффекты, взаимодействие с другими лекарственными средствами. *Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии*, 4: 11–19 [Sakovich G. S., Kolkhir V. K., Sokol'skaya T. A., Voskoboinikova I. V. (2010) Some results of clinical investigation of *Echinacea* preparations and components: safety evaluation, possible side effects, interaction with other medicinals. *Problems of Biological, Medical and Pharmaceutical Chemistry* [Voprosy biologicheskoi, meditsinskoi i farmatsevticheskoi khimii], 4: 11–19 (in Russian)]

ТУ 9373–122–04868244–2013 (2013) *Корневища с корнями эхинацеи пурпурной*. М., Изд-во ВИЛАР, 13 с. [Technical specification 9373–122–04868244–2013 (2013) *Echinacea purpurea rhizomes with roots*. Moscow, All Russian Scientific Research Institute of Medicinal and Aromatic Plants, 13 p. (in Russian)]

Цицилин А. Н., Ковалев Н. И., Коротких И. Н., Басалаева И. В., Бабенко Л. В., Савченко О. М., Хазиева Ф. М. (2022) *Методика исследований при интродукции лекарственных и эфиромасличных растений. Издание 2-е, дополненное и переработанное*. М., ФГБНУ ВИЛАР, 64 с. [Tsitsilin A. N., Kovalev N. I., Korotkikh I. N., Basalaeva I. V., Babenko L. V., Savchenko O. M., Khazieva F. M. (2022) *Research methodology during the introduction of medicinal and essential oil plants. 2nd Edition, supplemented and revised*. Moscow, All Russian Scientific Research Institute of Medicinal and Aromatic Plants, 64 p. (in Russian)]

Шевченко А. М., Волокитин С. В., Шатило В. В. (2014) Обоснование технологии производства и методов стандартизации шипучих гранул с сухим экстрактом эхинацеи и аскорбиновой кислотой. *Разработка, исследование и маркетинг новой фармацевтической продукции. Сборник научных трудов, выпуск 69*. Пятигорск, Пятигорский медико-фармацевтический институт – филиал ГБОУ ВПО ВолГМУ Минздрава России, с 171–175 [Shevchenko A. M., Volokitin S. V., Shatilo V. V. (2014) Substantiation of the «know-how» and methods of standardization of sparkling granules with a dry extract *Echinacea* and ascorbic acid. *Development, research and marketing of new pharmaceutical products. Collection of scientific papers, Issue 69*. Pyatigorsk, Pyatigorsk Medical and Pharmaceutical Institute – Branch of Volgograd Medical University of Ministry of Health of Russia, p. 171–175 (in Russian)]

Čiplienė A., Maruška A., Raila A., Zvicevičius E., Ragažinskienė O., Stankevičius M. (2015) The quantity of biologically active substances in purple coneflower as influenced by the preparation methods and drying technologies. *Zemdirbyste*, 102(3): 297–304

European Pharmacopoeia. 10th Edition (2021) URL <https://www.edqm.eu/en/european-pharmacopoeia-ph-eur-10th-edition>

Hohmann J., Rédei D., Forgo P., Szabó P., Freund T. F., Haller J., Bojnik E., Benyhe S. (2011) Alkamides and a neolignan from *Echinacea purpurea* roots and the interaction of alkamides with G-protein-coupled cannabinoid receptors. *Phytochemistry*, 72(14–15): 1848–1853

Manayi A., Vazirian M., Saeidnia S. (2015) *Echinacea purpurea*: Pharmacology, phytochemistry and analysis methods. *Pharmacognosy Reviews*, 9(17): 63–72

Zaushintsena A. V., Milentyeva I. S., Babich O. O., Noskova S. Yu., Kiseleva T. F., Popova D. G., Bakin I. A., Lukin A. A. (2019) Quantitative and qualitative profile of biologically active substances extracted from purple echinacea (*Echinacea purpurea* L.) growing in the Kemerovo region: functional foods application. *Foods and Raw Materials*, 7(1): 84–92