

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

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2022 15 (1)

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

2022 15(1)

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

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*

№ 1. 30.03.2022. 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 21.03.2022. Формат 84х108/16. Усл. печ. л. 11,5.

Уч.-изд. л. 11,0. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 15833.

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
- Joseph Gitelzon, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Viktor Glupov, Corresponding Member of RAS, 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
- Akira Osawa, Kyoto University, Kyoto, Japan
- 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

Olesya E. Yolgina, Alexander P. Tolomeev and Olga P. Dubovskaya Computer Processing and Analysis of Scanned Zooplankton Samples: Guidelines.....	5
Nadezhda A. Kirova and Choigana K. Oydup Zooplankton of the Brackish Lakes in Turan-Uyuk Basin (Republic of Tyva)	31
Stanislav N. Fomin, Valentin V. Barinov and Vladimir S. Myglan Outbreaks of <i>Lymantria dispar</i> (L.) in Tyva, Research History	48
Olga G. Voronova, Natalya A. Alekseeva and Natalya V. Khozyainova Flora and Vegetation of the Aleksandrovskiy Wildlife Area (Tyumen Oblast, Vikulovo District)	72
Elena V. Zhmud, Altynai A. Achimova, Irina N. Kuban, Maksim B. Yamtirov and Olga V. Dorogina <i>Rhaponticum carthamoides</i> (Asteraceae) in the Altai Republic: Assessment of the State of the Plant Affected by Human Activities	92
Svetlana Yu. Ogorodnikova, Elena A. Domnina and Sergey V. Pestov The Content of Phosphorus in the Needles of <i>Pinus sylvestris</i> L. Affected by Industrial Air Pollution	107
Lidiya B. Vysotskaya, Arina V. Feoktistova and Guzel R. Kudoyarova Secondary Active Transporters Decrease Cytokinin Flow into Barley Shoots and Inhibit their Growth under Phosphate Deficit	120
Sergey S. Popov, Ludmila F. Popova, Aleksey V. Malkov, Anna N. Trofimova and Dmitry A. Nikitin Assessment of the Distribution of Heavy Metals in Soils of Severny Island (Novaya Zemlya).....	129

СОДЕРЖАНИЕ

О.Е. Ёлгина, А.П. Толмеев, О.П. Дубовская

Компьютерная обработка и анализ сканированных проб зоопланктона:
методические рекомендации 5

Н.А. Кирова, Ч.К. Ойдул

Таксономический состав зоопланктона солоноватых озер Турано-Уюкской котловины
(Республика Тыва) 31

С.Н. Фомин, В.В. Баринев, В.С. Мыглан

Вспышки массового размножения *Lymantria dispar* (L.) в Республике Тыва,
история исследований 48

О.Г. Воронова, Н.А. Алексеева, Н.В. Хозяинова

Флора и растительность участка «Александровский»
(Тюменская область, Викуловский район) 72

Е.В. Жмудь, А.А. Ачимова,

И.Н. Кубан, М.Б. Ямтыров, О.В. Дорогина

Rhaponticum carthamoides (Asteraceae) в Республике Алтай:
оценка состояния при антропогенном воздействии 92

С.Ю. Огородникова, Е.А. Домнина, С.В. Пестов

Содержание фосфора в хвое *Pinus sylvestris* L.
в условиях аэротехногенного загрязнения 107

Л.Б. Высоцкая, А.В. Феоктистова, Г.Р. Кудоярова

Вторично активные переносчики снижают приток цитокининов в побеги растений ячменя
и подавляют их рост при дефиците фосфатов 120

С.С. Попов, Л.Ф. Попова,

А.В. Малков, А.Н. Трофимова, Д.А. Никитин

Оценка распределения тяжелых металлов в почвах о. Северный (Новая Земля) 129

DOI 10.17516/1997-1389-0360

УДК 581.526.325:543.9:004.9

Computer Processing and Analysis of Scanned Zooplankton Samples: Guidelines

Olesya E. Yolgina^a,
Alexander P. Tolomeev^{a, b} and Olga P. Dubovskaya^{*a, b}

^a*Institute of Biophysics SB RAS
Federal Research Center «Krasnoyarsk Science Center SB RAS»
Krasnoyarsk, Russian Federation*

^b*Siberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 14.12.2020, received in revised form 12.06.2021, accepted 22.09.2021, published online 12.01.2022

Abstract. Guidelines for computer analysis of images obtained by scanning zooplankton samples using ImageJ / Fiji and ilastik software have been developed. Instructions are given for post-processing of the primary pre-scanned material, which includes segmentation of zooplankton images and creating collections for subsequent recognition in the Object Classification / ilastik module. Creating these collections optimizes the work with large high-resolution image files and simplifies constructing a classifier. The method proved effective for studying spatial distribution of size structure in the population of copepod *Arctodiaptomus salinus* in Lake Shira. The technique was also tested on samples of natural zooplankton from lakes in the northern part of Minusinsk Lowlands (Republic of Khakassia) which have different species compositions and abundance of planktonic organisms. The capacity of bioimage analysis (BIA) for identification of zooplankton species is limited. However, in combination with traditional microscopy, it can be also used for studying the taxonomic structure of zooplankton. Based on the research results, the advantages, limitations and implications of BIA methods for processing zooplankton samples are discussed.

Keywords: zooplankton, bioimage analysis, zooscan, microscopy, size structure, taxonomic structure.

Acknowledgements. This work was supported by a grant from the Russian Foundation for Basic Research No. 19–04–00362 and a joint grant from the Russian Foundation for Basic Research, the Government

© 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: dubovskaya@ibp.krasn.ru
ORCID: 0000-0002-9124-4566 (Tolomeev A.)

of the Krasnoyarsk Territory and the Regional Science Foundation No. 19–44–240010, and partly by Russian Federal Tasks of Fundamental Research to Institute of Biophysics SB RAS (project no. 51.1.1) and to Siberian Federal University (No. FSRZ-2020-0006).

Citation: Yolgina O. E., Tolomeev A. P., Dubovskaya O. P. Computer processing and analysis of scanned zooplankton samples: guidelines. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(1), 5-30. DOI: 10.17516/1997-1389-0360

Компьютерная обработка и анализ сканированных проб зоопланктона: методические рекомендации

О. Е. Ёлгина^а, А. П. Толмеев^{а,б}, О. П. Дубовская^{а,б}

^аИнститут биофизики ФИЦ КНЦ СО РАН
Российская Федерация, Красноярск
^бСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Разработаны методические рекомендации для компьютерного анализа получаемых в результате сканирования проб зоопланктона изображений с помощью программного обеспечения ImageJ/Fiji и ilastik. Приведены инструкции для постобработки первичного отсканированного материала, процедур сегментирования и создания коллекций изображений зоопланктеров с целью последующего распознавания в модуле Object Classification / ilastik. Предлагаемая методика оптимизирует работу с большими файлами изображений в высоком разрешении благодаря созданию коллекций и упрощает задачу построения классификатора. Методика оказалась эффективной для решения задачи изучения пространственного распределения размерной структуры популяции копепода *Arctodiaptomus salinus* в оз. Ши́ра. Кроме того, методика тестировалась на пробах естественного зоопланктона озер Северо-Минусинской котловины (Республика Хакасия), имеющих разные видовой состав и численность планктонных организмов. Возможности видовой идентификации зоопланктеров по сканированным пробам были ограничены, однако в сочетании с традиционной микроскопией метод биоимидж-анализа (БИА) также позволяет выполнять исследования таксономической структуры зоопланктона. На основе результатов тестирования приводится обсуждение преимуществ, ограничений и перспектив развития методов БИА для обработки проб зоопланктона.

Ключевые слова: зоопланктон, визуализация (биоимидж-анализ), сканирование, микрофотографирование, размерная структура, таксономическая структура.

Благодарности. Работа поддержана грантом РФФИ № 19–04–00362 и совместным грантом РФФИ, Правительства Красноярского края и Краевого фонда науки № 19–44–240010, частично – Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ (тема

№ 51.1.1) и Государственным заданием Министерства науки и высшего образования Российской Федерации Сибирскому федеральному университету (№ FSRZ-2020-0006).

Цитирование: Ёлгина, О. Е. Компьютерная обработка и анализ сканированных проб зоопланктона: методические рекомендации / О. Е. Ёлгина, А. П. Толмеев, О. П. Дубовская // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(1). С. 5–30. DOI: 10.17516/1997-1389-0360

Введение

Биоимидж-анализ (БИА) является универсальным инструментом для широкого спектра биологических дисциплин, позволяющим извлекать количественные показатели из цифровых изображений исследуемых объектов различных уровней организации – от субклеточного до популяционного (Miura, Sladoje, 2020; Rebollo, Bosch, 2019). Цифровой материал, обрабатываемый методами БИА, может представлять из себя сложный комплекс данных, от 2D-изображений, полученных с помощью фотокамер или планшетного сканера, до сканирующей конфокальной микроскопии (5D-изображения, включающие съемку в разных спектральных диапазонах в трехмерном пространстве и с временным разрешением). Уровень качества (разрешения снимков) и сложности (многоканальности) получаемого материала постоянно повышается.

В последние десятилетия для оптимизации сбора информации в водоеме и обработки проб морские биологи активно используют цифровые технологии, в частности методы визуализации, как *in situ*, так и в лаборатории (обзоры Benfield et al., 2007; Lombard et al., 2019). Однако использование дорогостоящей и высокотехнологичной аппаратуры не всегда доступно исследователям. Многие подводные аппараты существуют в ограниченном количестве и являются уникальными разработками отдельных институтов, например FIDO-Ф, VPR, LAPIS, ZOOVIS-SC и т. д. (Benfield et al., 2007). Примером применения

метода визуализации *in situ* служит получение профиля планктона и взвешенных частиц с помощью коммерчески доступного аппарата UVP – underwater video (vision) profiler (например, Jouandet et al., 2011). В пресноводных экологических исследованиях также начинают применять современные технологии получения фото- и видеоматериала, включая 3D-видеорегистрацию биологических объектов *in situ* (например, Simoncelli et al., 2019).

Альтернативой дорогостоящему оборудованию может быть использование бытовых экшн-камер и планшетных сканеров. Полученные с помощью этих устройств цифровые изображения зоопланктона могут быть обработаны методами БИА и программами, использующими алгоритмы машинного обучения. Этот подход может дать эффективные методики для решения проблемы рутинной обработки проб зоопланктона. Данный принцип был, например, реализован в проекте ZOOSCAN (Grosjean et al., 2004), который включал инструмент для сканирования проб на основе сканера профессиональной серии Epson Perfection и программного обеспечения на основе ImageJ (Abramoff et al., 2004). Проект получил свое последующее развитие (например, Gorsky et al., 2010; Vandromme et al., 2012) как аналитическая платформа PIQv (<https://sites.google.com/view/piqv/home>, обращение 03.12.2020), являясь частью Imaging platforms EMBRC-France (<https://www.embrc-france.fr/en/nos-services/plate-formes-technologiques/imagery>, обращение 03.12.2020). Аналитическая плат-

форма включает такие компоненты, как программное обеспечение ZooProcess для обработки первичного цифрового материала (инструментов ZooScan, FlowCam и UVP) и ECOTAXA для таксономической классификации. В основном платформа используется для анализа морского планктона.

Для анализа озерных проб зоопланктона мы также применяли связку планшетного сканера Epson Perfection V 850 Pro с программой imageJ/Fiji, добавив возможности ilastik (Berg et al., 2019). Цель работы – оценить потенциал методики обработки проб с использованием сканера и доступного программного обеспечения для решения различных задач, в частности для определения численно-размерной структуры популяций зоопланктеров, для цветовой дифференциации живых и мертвых особей после соответствующей окраски проб прижизненным красителем, для таксономической идентификации организмов по видимым признакам. Реализация этой цели состояла в нахождении определенной последовательности фильтров, преобразований и настройки параметров приложения, оптимальных для сегментации и распознавания организмов зоопланктона по сканированным изображениям. При этом часть рутинных процедур автоматизировалась с помощью минимального программного кода в imageJ/Fiji. Итогом стали представляемые здесь методические рекомендации для анализа природных проб зоопланктона, в которых помимо самих зоопланктеров присутствует множество объектов сопоставимого размера – крупные водоросли и детрит. Мы старались избегать инструкций, усложняющих либо избыточно детерминирующих процесс обработки изображений. Все это сохраняет свободу модификаций алгоритма и позволяет не зависеть от версий используемых программ.

Материалы и методы, методические рекомендации

Весь процесс обработки проб зоопланктона методом БИА можно разделить на три этапа. На первом этапе производится подготовка проб для сканирования с заданными параметрами. На втором этапе осуществляется первичная обработка изображений и создается коллекция объектов для распознавания и измерения. На третьем этапе проводится обучение алгоритмам, классифицирующим интересные нас объекты. Результатом БИА является итоговая таблица с количественными характеристиками каждого объекта.

Каждый из этапов имеет «узкие» места, где неудача способна существенно понизить качество или даже сделать невозможным обработку сканированных проб методом БИА. Прежде всего, необходимо получить качественные изображения организмов зоопланктона, что служит основой дальнейшей обработки. Последующая обработка (постобработка) изображений не сможет существенным образом исправить дефекты первого этапа, если таковые будут присутствовать. Во-вторых, необходимо максимально упростить задачу распознавания объектов для программы. Не стоит надеяться на сверхвозможности имеющихся в настоящее время алгоритмов обучения и распознавания объектов. Разнообразие объектов должно быть как можно ниже для отдельно обрабатываемого изображения. Добиться этого можно двумя способами: 1) предварительное фракционирование проб с помощью сит разного размера и 2) компьютерная очистка уже полученных изображений и создание выборочной коллекции интересных нас объектов. Далее приводятся методические рекомендации, позволяющие повысить качество анализа сканированных проб зоопланктона для каждого этапа.

1. Подготовка материала и сканирование

Сканирование проб зоопланктона осуществляли с помощью планшетного сканера Epson Perfection V 850 Pro. Для работы с пробами использована специально изготовленная камера, состоящая из рамки размером 9х14 см, напечатанной на 3D-принтере, с приклеенным к ней прозрачным дном из PPTE пластика 0.5 мм. Рамка вставлялась в держатель, идущий в комплекте со сканером. Верхние выступающие края рамки позволяли зафиксировать камеру в держателе таким образом, чтобы дно располагалось в 2 мм от стекла. Такое положение камеры обеспечивает правильную фокусировку сканера на образце при высоких разрешениях.

Разделение пробы на размерные фракции проводили с помощью полиамидных сит с размером ячеек 120 и 400 мкм. Через мелкое сито промывали пробы от фиксатора (формалина либо спирта). Эта процедура также способствовала удалению мелких мусорных частиц <120 мкм, накапливающихся в хранящихся пробах. С помощью крупного сита промытую пробу делили на две размерные фракции (менее 400 мкм и более 400 мкм) для последующего сканирования.

Заполнение камеры и отделение организмов друг от друга проводили по методике для работы с ZooScan (Picheral, Elineau, 2020). Чтобы избежать появления пузырьков в камере, проба разбавлялась кипяченой водой, остуженной до 60 °C. Разделение скоплений организмов и отделение их от границ камеры проводили с помощью мягкой препаровальной иглы, не экономя время, поскольку от тщательности разделения особей и их расположения зависит качество обработки изображений.

Настройки параметров сканера были следующие: сканирование с верхним освещением, прозрачный образец с держателем,

цветное изображение с разрешением 6400 DPI. Область сканирования задавали для всей камеры с незначительным (1–2 мм) захватом границ рамки.

2. Постобработка первичных изображений

Постобработка полученных первичных изображений сканированных проб зоопланктона была выполнена в программах IrfanView-64 и ImageJ/Fiji-64. Постобработка заключалась в уменьшении исходного размера сканов, сглаживании шумов и вычитании фона. Работа с первичными изображениями показала, что сканирование с разрешением более 6400 DPI почти не улучшает качество БИА, но критическим образом увеличивает время обработки изображений и повышает требования к памяти и вычислительным мощностям компьютера. Для обработки изображений методом БИА желательно использовать производительные компьютеры с объемом памяти 16 Гб и процессором уровня Intel core-i7. Тем не менее первичное сканирование проб все же важно проводить при 6400 и более DPI. Позднее при необходимости можно понизить разрешение на стадии постобработки, что даст более качественное изображение объектов, чем сканирование с низким DPI. Более того, изображения с высоким разрешением могут быть обработаны повторно на более мощных ПК.

Постобработку первичных изображений проводили с использованием программы IrfanView. В ней проводили уменьшение исходного размера скана в два раза и удаление темных полей рамки вокруг открытого поля камеры. Однако если производительность компьютера позволяет, то все операции можно осуществлять только в ImageJ/Fiji. В программе ImageJ/Fiji проводили понижение уровня шума путем применения фильтра Median с параметром Radius = 1 пиксель. Этот

фильтр позволяет уменьшить шум, сохраняя резкость контуров, что важно для применения процедуры сегментирования на более поздних этапах обработки. После этого убирали серый фон изображения простым вычитанием порогового значения. Ниже дана подробная инструкция постобработки изображений.

- 2.1. Запускаем программу «IrfanView».
- 2.2. Открываем изображение из программы «IrfanView».
- 2.3. Выделяем область, которую необходимо обрезать, затем: Edit > Crop selection.
- 2.4. Уменьшаем изображение в два раза: Image > Resize/Resample > Half (рис. 1a).
- 2.5. Сохраняем файл.
- 2.6. Открываем файл в программе ImageJ/Fiji.
- 2.7. Инвертируем изображение: Edit > Invert.
- 2.8. Убираем шум: Process > Filters > Median; в новом окне ставим 1 (рис. 1b).
- 2.9. Далее находим нужный нам объект и проводим линию инструментом «Straight Line», чтобы она пересекала его (рис. 1c).
- 2.10. Analyze > Plot Profile показывает следующую картину (рис. 1d). Пик, который мы видим, – это наш объект, все остальное, от нуля и примерно до 10 по шкале «Gray Value», – это шум, от которого необходимо избавиться следующим образом.
- 2.11. Process > Math > Subtract (рис. 2a): в новом окне ставим цифру 10, верхний порог шума.
- 2.12. Сохраняем данное изображение под новым именем – оно понадобится позже для построения коллекции объектов.

Следующим шагом обработки было создание грубой маски объектов в виде 8-битного изображения в ImageJ/Fiji. Маску создавали, переводя изображение в градации серого, после чего применялась функция Threshold

из меню Image > Adjust. Лучшие результаты показывали алгоритмы Otsu и RenyiEntropy. Пороговое значение подбирали таким образом, чтобы маска полностью охватывала изображение зоопланктеров с небольшой частью фона (over-segmentation). При необходимости применяли функцию Process > Binary > Fill Holes. Более точную настройку сегментации выполняли позже в ilastik. На основе полученной маски находили контуры объектов и сохраняли их в ROI-менеджере. На этом же шаге проводили отсеивание ненужных объектов, устанавливая минимальные и максимальные значения параметров площади и скругленности объектов, используя параметры функции Analyze Particles и из вкладки меню Analyze. Ниже дана пошаговая инструкция создания грубой маски объектов.

2.13. Полученное в результате предыдущих операций изображение переводим из цветного в 8-битное: Image > Type > 8-bit.

2.14. Image > Adjust > Threshold: в открывшемся окне в параметрах выбираем наиболее подходящий способ сегментации, выставляем опцию Dark background и форму выдачи «B&W» (рис. 2b).

2.15. После данной команды в видимых параметрах изображения может появиться дополнительная надпись «Inverting LUT». Избавляемся от нее: Image > Lookup Tables > Invert LUT.

2.16. Следующий шаг – добавляем все объекты в ROI Manager: Analyze > Analyze Particles (рис. 2c).

2.17. На изображении все объекты будут обведены цветным контуром. Выделив мышкой отдельный объект, получим соответствующее выделение строки в ROI Manager (рис. 3a).

2.18. После нажатия кнопки Measure можно узнать некоторые морфологические параметры выделенной фигуры. Список рас-

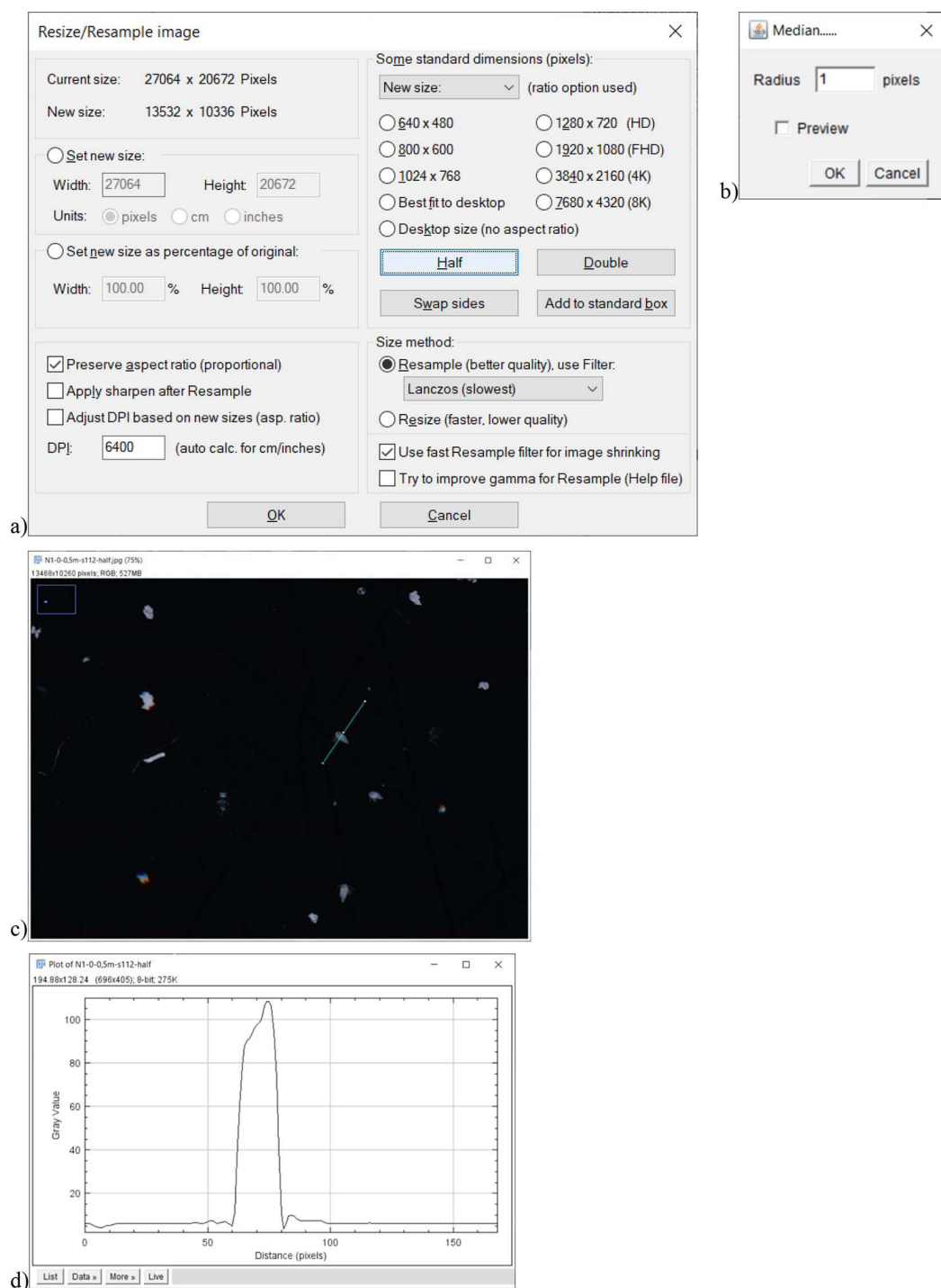


Рис. 1. Иллюстрация пунктов 2.4 (a), 2.8 (b), 2.9 (c), 2.10 (d)

Fig. 1. Illustration for items 2.4 (a), 2.8 (b), 2.9 (c), 2.10 (d)

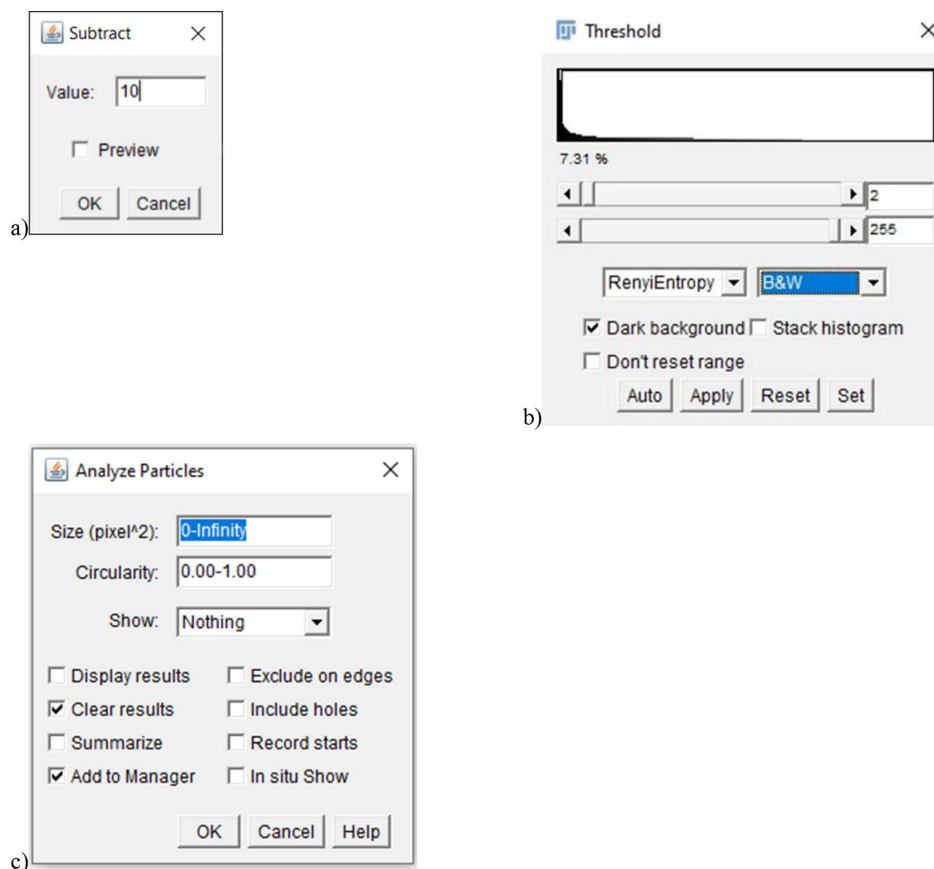


Рис. 2 Иллюстрация пунктов 2.11 (a), 2.14 (b), 2.16 (c)

Fig. 2. Illustration for items 2.11 (a), 2.14 (b), 2.16 (c)

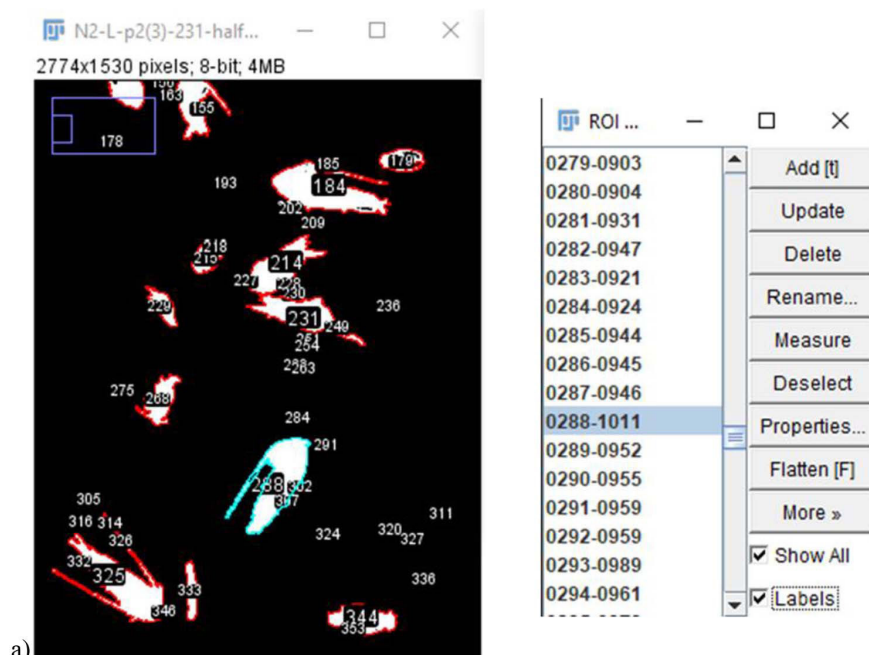
считываемых параметров задается на вкладке Analyze > Set Measurements...

2.19. Далее необходимо провести первичное удаление ненужных объектов из ROI Manager – мелких частиц, царапины и т. д. Для этого повторяем команду Analyze > Analyze Particles, установив интервал границ площади (Size) и скругленности (Circularity) интересующих нас объектов. Чтобы определиться с интервалами, смотрим площадь и скругленность объектов, следуя пунктам 2.17 и 2.18 инструкции. Если разделение объектов в пробе не удалось на этапе сканирования, то рекомендуется создать отдельную коллекцию для скоплений объектов, задав для них размерный порог немного выше

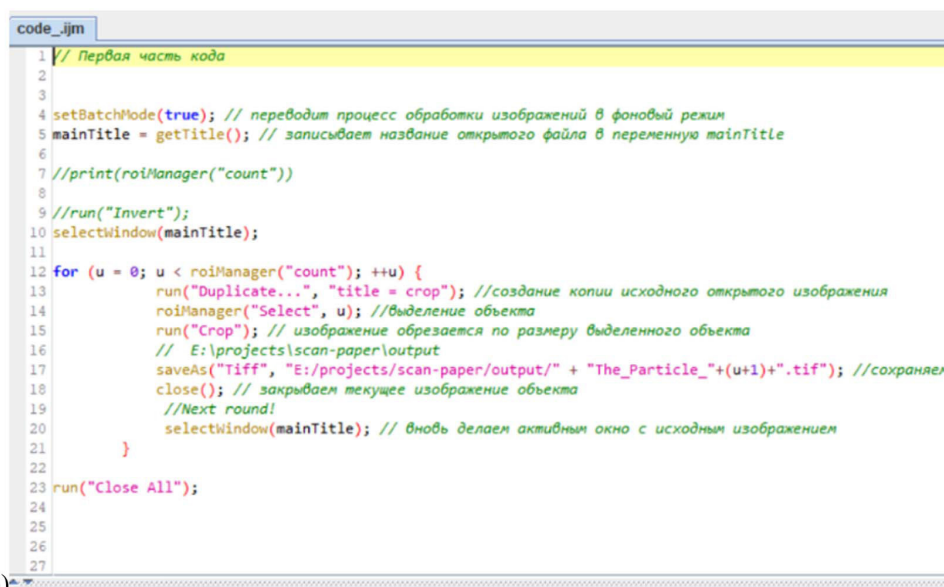
самого крупного единичного объекта. Такую коллекцию можно обработать в ручном режиме с помощью ImageJ/Fiji. К сожалению, эффективные алгоритмы автоматического разделения скоплений зоопланктеров авторам статьи на сегодняшний день не известны.

2.20. ROI Manager оставляем открытым, а черно-белое изображение закрываем – оно больше не понадобится. Открываем ранее сохраненное цветное инвертированное изображение и отображаем на нем контуры всех объектов из ROI Manager.

2.21. В ROI Manager выделяем все объекты (Ctrl + A) и создаем из них комбинированное выделение с помощью ROI Manager > More > OR (Combine). Затем выполняем Edit



a)



b)

Рис. 3. Иллюстрация пунктов 2.17 (a), 3.1 (b)

Fig. 3. Illustration for items 2.17 (a), 3.1 (b)

> Clear Outside – эта процедура очистит фон рабочего изображения.

2.22. Сохраняем очищенное рабочее изображение (цветное инвертированное) и сохраняем объекты в ROI Manager: More > Save...

3. Создание коллекции объектов

Создание коллекции завершает этап подготовки изображений для распознавания, классификации и получения итоговых характеристик организмов зоопланктона в пробах

(морфометрические параметры, оптическая плотность тканей, цвет и т. д.). Коллекция представляет из себя компактное размещение объектов в отдельном графическом файле в виде сетки. Коллекция упрощает дальнейший процесс обработки изображений тем, что, во-первых, уменьшает количество объектов на входе программы распознавания (часть объектов отфильтровывается на основании параметров площади и скругленности), а во-вторых, дает сжатое и упорядоченное расположение объектов, способствующее их быстрой классификации оператором на стадии обучения программы. При необходимости файл коллекции, если он занимает большой объем, может быть разделен на коллекции меньших размеров без потери объектов на линиях разреза. Создание коллекции происходит в два этапа. Суть первого этапа состоит в том, что каждый объект вырезается из исходного сканированного изображения и сохраняется как отдельный файл во временную директорию. Данная процедура реализуется с помощью кода, создаваемого с помощью встроенного редактора в ImageJ/Fiji (File > New > Script...). Нами представлен 3.1 – скриншот окна редактора (рис. 3b) и некоторые пояснения к коду.

SetBatchMode(true) – переводит процесс обработки изображений в фоновый режим, чтобы не выводить на экран все действия и минимизировать нагрузку на систему;

run(«Duplicate...», «title = crop») – создание копии исходного изображения;

roiManager(«Select», u) – выделение очередного объекта в цикле;

run(«Crop») – изображение обрезается по размеру выделенного объекта;

saveAs(«Tiff», «E:/projects/scan-paper/output/» + «The_Particle_» + (u+1) + «.tif») – сохранение объекта в указанную директорию;

close() – закрытие текущего изображения объекта.

Суть второй части состоит в том, чтобы компактно разместить все вырезанные объекты на одном изображении. Ниже представлен 3.2 – код второго этапа создания коллекции (рис. 4a) и пояснения к нему.

List = getFileList(«E:/projects/scan-paper/output/») – создание списка файлов в указанной директории;

open(«E:/projects/scan-paper/output/» + list[i]) – открытие изображения;

run(«Images to Stack», «method=[Copy (center)] name=Stack title=[] use»);

run(«Make Montage...») – сборка всех изображений в одно;

run(«Invert») – инвертирование изображения.

Также выделяем необходимую часть, выполняем 3.3: Run > Run selected code и получаем коллекцию объектов (рис. 4b). Сохраняем и приступаем к дальнейшей обработке.

4. Классификация объектов в приложении ilastik

Важнейшей частью компьютерной обработки изображений является сегментация объектов, т. е. отделение их от фона. От правильного определения границ объектов зависит точность снимаемых морфометрических характеристик и качество работы будущего классификатора. Первичная сегментация зоопланктеров была выполнена в ImageJ/Fiji на предыдущем этапе. Дальнейшая работа выполняется в программе ilastik. На текущем этапе мы уточняем границы объектов относительно фона, используя модуль Pixel Classification, и производим разделение объектов на классы в модуле Object Classification. Работа с каждым модулем осуществляется независимо. Однако сохраненные результаты обработки изображений, полученные в Pixel Classification, становятся входящими параметрами для Object Classification и должны

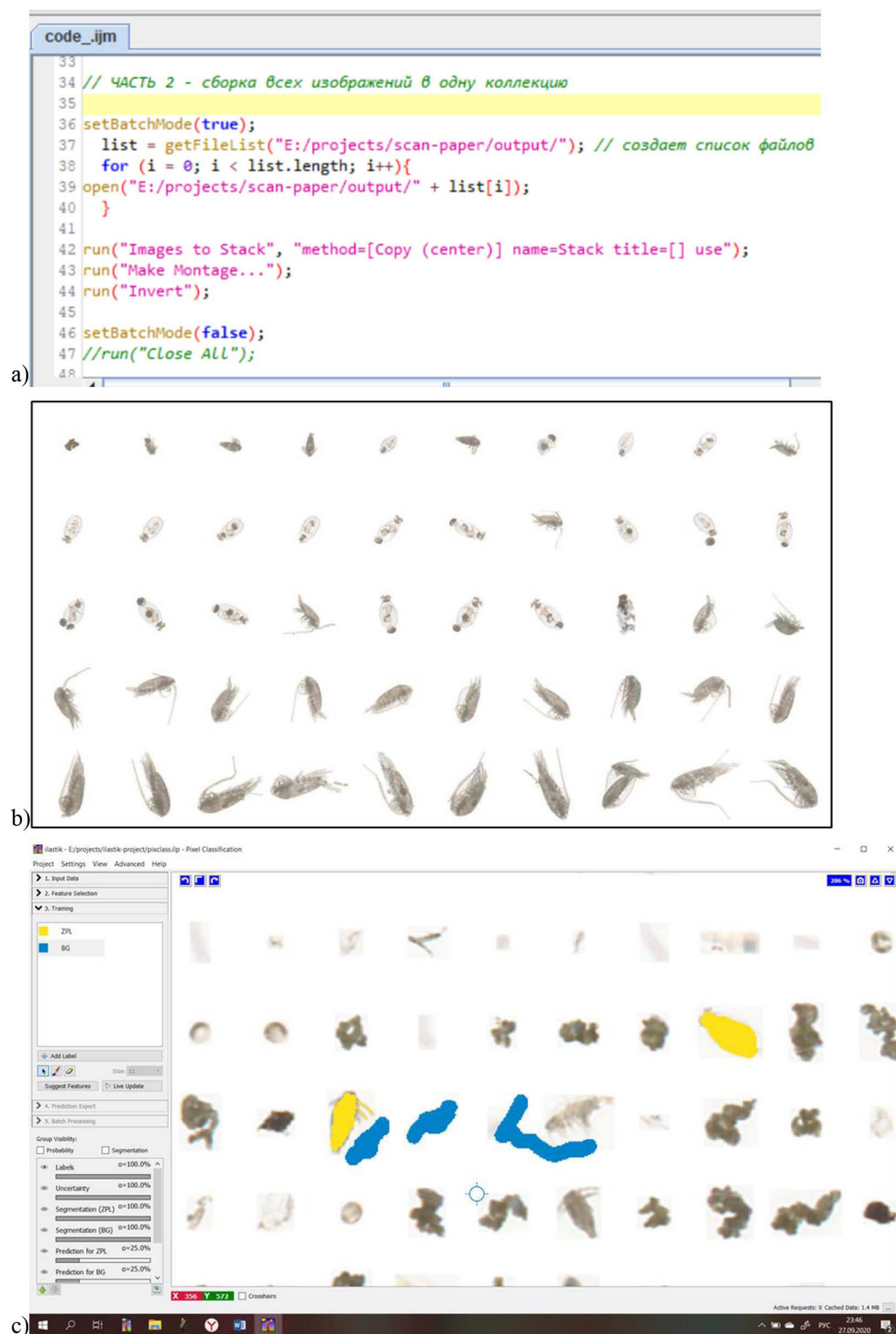


Рис. 4. Иллюстрация пунктов 3.2 (a), 3.3 (b), 4.3 (c)

Fig. 4. Illustration for items 3.2 (a), 3.3 (b), 4.3 (c)

быть импортированы в начале работы. Внутри модулей процесс обработки изображений организован в виде пошаговых действий. Настройки каждой процедуры собраны в апплеты, которые становятся доступными по мере выполнения анализа.

Модуль *Pixel Classification* позволяет создавать карту прогнозирования (prediction map), в которой каждому пикселю присваивается вероятность его принадлежности к определенному классу элементов изображения. На данном шаге мы рекомендуем создавать только два класса: первый класс будет включать все объекты коллекции, а ко второму классу будет относиться фон. Разделение пикселей на классы происходит путем обучения нейросети модуля. Данный процесс реализован в виде «раскраски» участков объектов и фона с помощью инструмента кисть. Карта прогнозирования создается в интерактивном режиме и сразу отображается в окне вывода, что позволяет контролировать процесс и корректировать результаты при необходимости. Создание карты – многоступенчатый процесс, требующий настройки и подбора параметров фильтров (Feature Selection) для анализа. Однако шаблон карты может быть в дальнейшем перенесен на другие изображения сходных объектов. Выполняя классификацию пикселей, необходимо обращать внимание только на результаты обработки интересующих видов зоопланктеров, поскольку качество сегментации других объектов не важно для дальнейшего анализа. Карта прогнозирования сохраняется в формате.h5.

Подробные инструкции по работе с *Pixel Classification* и другими модулями можно найти в разделе помощи сайта *ilastik* (<https://www.ilastik.org/documentation/pixelClassification/pixelClassification>) и некоторых мастер-классов, доступных на YouTube (Kreshuk, Kutra, 2020). Ниже дана последо-

вательность действий при работе с модулем *Pixel Classification*.

4.1. Запускаем *ilastik* и добавляем изображение (созданную коллекцию) для анализа: *Pixel Classification > Raw data > Add new...*

4.2. Выбираем фильтры: *Feature selection > Select Features*. Фильтры могут подбираться индивидуально в зависимости от типа объектов. Мы использовали $\sigma_0=0.3$ до $\sigma_1=0.7$.

4.3. Открываем графу «Training». Здесь необходимо «обучить» программу распознавать фон и объекты, примерно как показано на рис. 4с. Заданные по умолчанию классы объектов находятся слева под названиями «Label 1» и «Label 2» (можно присвоить им другие имена). Выбираем первый класс и с помощью инструмента «кисть» отмечаем на рисунке некоторое количество объектов, которые собираемся считать (коловратки, копеподы, кладоцеры). Выбираем второй класс и отмечаем участки, являющиеся фоном: непосредственно белый фон и ореол серых пикселей вокруг объектов, если он присутствует. Кнопка «Live Update» позволяет увидеть промежуточный результат прогнозирования, и если программа обозначила нужный объект как фон, то на данном этапе можно это исправить, воспользовавшись инструментом «ластик».

4.4. Переходим к следующей вкладке и запускаем *Suggest Features > Run Feature Selection*. Данный процесс займёт некоторое время, так как из множества комбинаций применения фильтров программа подбирает наиболее подходящие. Затем следует выбрать из появившегося списка тот набор фильтров, который лучше всего подходит для сегментации, и нажать на кнопку «Select Feature set». Последовательность действий обозначена на рис. 5а цифрами 1, 2 и 3.

4.5. Сохраняем: *Prediction Export > Source: Probabilities > Export All*. Сохраняем сам про-

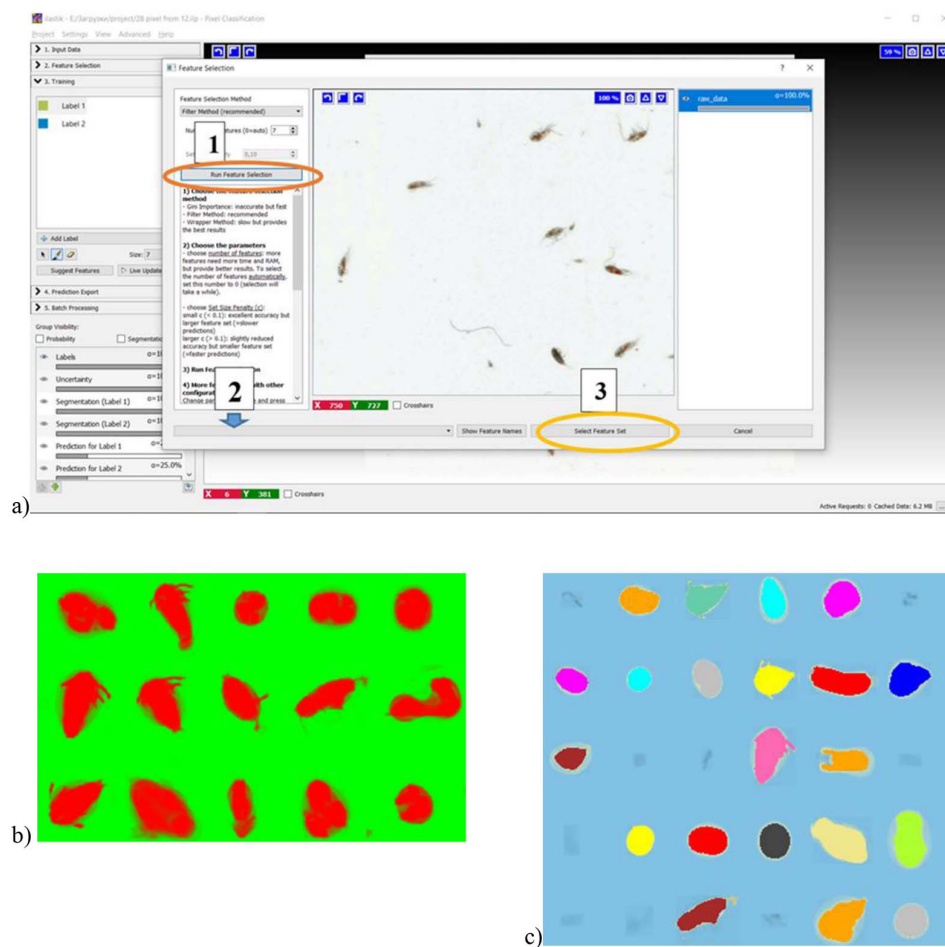


Рис. 5. Иллюстрация пунктов 4.4 (a), 4.7 (b), 4.8 (c)

Fig. 5. Illustration for items 4.4 (a), 4.7 (b), 4.8 (c)

ект, чтобы в дальнейшем была возможность им воспользоваться: Project > Save Project.

4.6. Существует возможность применения карты прогнозирования на несколько изображений: Batch Processing > Raw data > Select Raw Data Files, затем нажать кнопку Process all files. Таким образом, мы получим «prediction map» для каждого изображения.

С помощью модуля *Object Classification* производится построение классификатора и разделение объектов на классы на основе морфологических характеристик и статистических параметров интенсивности пикселей. Вначале карта прогнозирования, созданная

в модуле *Pixel Classification*, преобразуется в обычную бинарную маску путем выбора порогового значения. На основе бинарной маски происходит сегментация объектов исходного изображения. Обучение классификатора осуществляется путем клика мышкой на объекты одного класса, которые окрашиваются в одинаковый цвет. Затем нужно выбрать следующий класс объектов, задать для него цвет и снова отметить несколько соответствующих объектов на скане. Программа сразу пытается предсказать принадлежность каждого объекта коллекции тому или иному классу, закрашивая их разными цветами. Наглядная

визуализация процесса позволяет достаточно быстро настроить классификатор. Результаты классификации могут быть экспортированы как в виде графических изображений, так и в табличных форматах, включая.csv, для последующего анализа. Таблица экспорта формируется пользователем и может содержать все измеренные параметры объектов. Модуль Object Classification имеет множество апплетов для различных преобразований изображений, настройки фильтров и вывода промежуточных результатов обработки. Он также имеет инструменты для работы с большими файлами и позволяет осуществлять анализ в пакетном режиме. Подробное описание процесса обучения классификатора в модуле Object Classification изложено далее.

4.7. Запускаем ilastik. Из предоставленного списка выбираем модуль «Object Classification». Вначале загружаем исходное изображение: Raw data > Add new. Затем загружаем карту прогнозирования этого изображения, которую мы получили на предыдущем этапе: Prediction Maps > Add new. Результат наложения карты прогнозирования на изображение можно увидеть на рис. 5b, где красным цветом обозначены объекты.

4.8. Открываем второй раздел «Threshold and Size Filter». Здесь необходимо задать порог сегментирования, после применения которого все объекты раскрасятся различными цветами. Порог подбирается таким образом, чтобы контур объектов был максимально точно подогнан к их реальной границе. Здесь также можно задать интервал размеров объектов для последующего анализа. Объекты, не попадающие в заданный диапазон, не окрашиваются и не участвуют в дальнейшей обработке. После изменения параметров необходимо нажать кнопку «Apply» чтобы отобразить полученный результат, примерно такой, как на рис. 5c.

4.9. Далее выбираем фильтры для классификации: Object Feature Selection > Select Features > All excl. Location. Затем также можно убрать галочки со всех пунктов «neighborhood», как показано на рис. 6a, поскольку нет необходимости выбирать фильтры, связанные с окружающими объектами. Объекты уже были отдалены друг от друга в процессе создания коллекции.

4.10. Следующий этап – построение классификатора. Открываем раздел «Object Classification», в апплете с названием «Label Classes» создаем необходимое количество классов с помощью кнопки «Add Label» и даем классам свои названия. Названия классов будут присвоены каждому объекту в итоговой таблице. Далее, с помощью кисти выделяем несколько объектов в каждом классе. Кнопка «Live Update» показывает промежуточные результаты прогнозирования, за которыми необходимо следить и исправлять возможные ошибки идентификации объектов. В нашем примере, представленном на рис. 6b, синим цветом выделены скопления зеленой водоросли *Botryococcus*, желтым – науплиусы и копеподитные стадии *Arctodiaptomus salinus*, а розовым – коловратки *Brachionus plicatilis*.

4.11. Когда результаты классификации покажутся удовлетворительными, выполняем их сохранение: Object Information Export > Configure Feature Export. В окне с параметрами сохранения меняем формат с HDF (.h5) на CSV (.csv), чтобы таблицу результатов можно было открыть в каком-либо табличном редакторе, например в Excel. Выбираем все параметры: Features > All > Export All.

4.12. Итоговую таблицу импортируем в Excel (или в другое приложение для работы с таблицами), указывая запятую как разделитель столбцов. Используя полученные данные, можно проводить дальнейшие расчеты и статистический анализ.

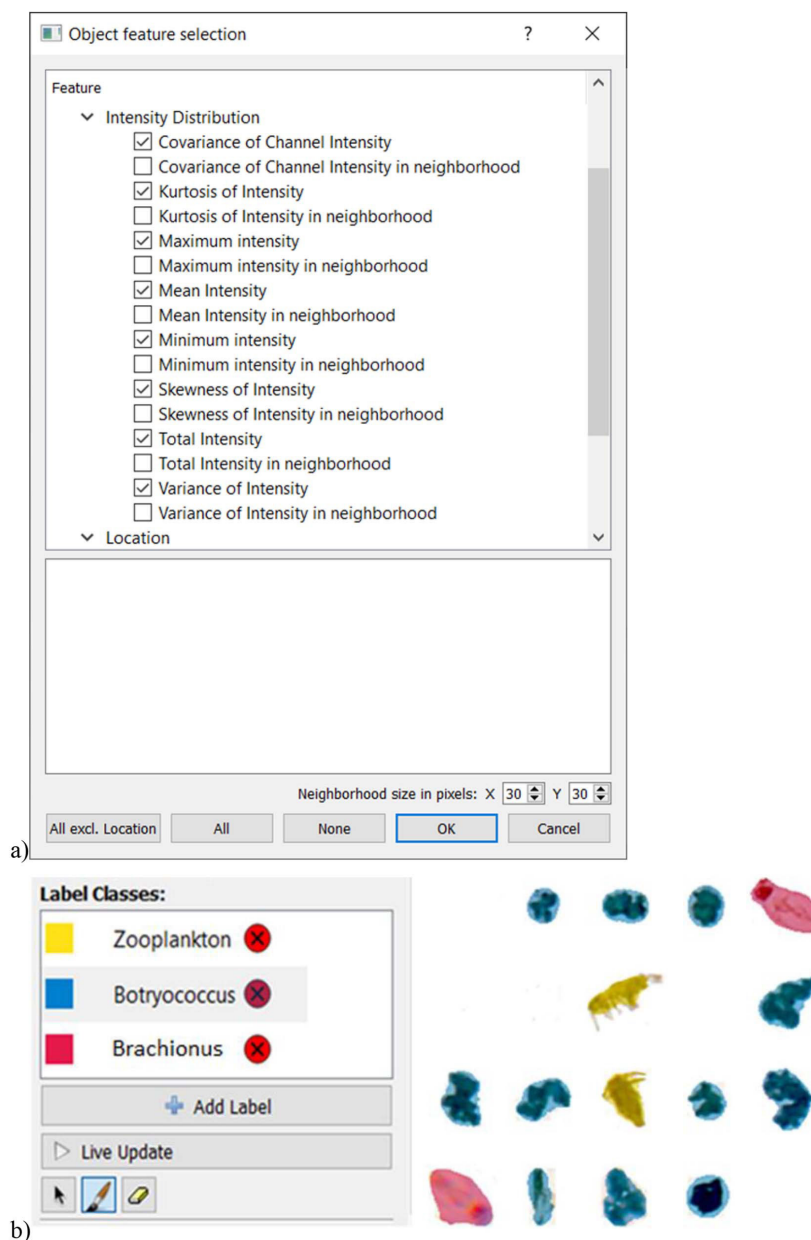


Рис. 6. Иллюстрация пунктов 4.9 (a), 4.10 (b)

Fig. 6. Illustration for items 4.9 (a), 4.10 (b)

5. Пробы озерного зоопланктона, использованные в биоимидж-анализе

Для проверки эффективности нахождения по вышеописанной методике размерно-количественных характеристик популяций зоопланктона использовали пробы зоопланктона из оз. Шира. Пробы были собраны

с целью изучения пространственного распределения популяции доминирующего вида копепоид *Arctodiaptomus salinus*. Зоопланктон ловили однократно замыкающей сетью Джели (диаметр входного отверстия 20 см, ячея капронового сита 82 мкм) с горизонтов 0–1, 1–3, 3–5 и 5–12 м на 6 равноудаленных

станциях вдоль центральной трансекты последовательно от юго-западного (наветренного) к северо-восточному (подветренному) берегу озера. В анализе использовалась фракция копепод размером > 400 мкм, поскольку согласно ранее проведенным исследованиям (Zadereev et al., 2012) в основном крупные особи участвуют в вертикальных миграциях и могут формировать сложную пространственную структуру.

Возможности метода БИА для дифференциации живых и мертвых особей на основе применения прижизненных красителей также оценены на копеподах *A. salinus* озера Шира. Сетные пробы зоопланктона сразу после отбора окрашивали анилиновым голубым (Gladyshev et al., 2003; Дубовская, 2008), затем фиксировали формалином до окончательной концентрации 10 % и хранили до сканирования в холодильнике.

Для оценки возможностей применения вышеизложенного подхода к таксономической идентификации зоопланктона было проведено сканирование и осуществлен биоимидж анализ проб зоопланктона из озер, расположенных на территории Республики Хакасия. Это большие и малые озера в пределах Чебаково-Балахтинской впадины: Джиримское, Сухое, Красненькие (3), Белё (Большое и Малое), Тус, Слабительное, Киприно, Фыркал, Шира, Иткуль, Утичи (Первое и Третье), Власьево, Шунет, Матарак, Чаласколь и Учум. Карту озер и их характеристику можно найти в работе (Zadereev et al., 2021). Эти озера существенно различаются по солености, морфометрии, гидрологии, уровню трофности и, соответственно, видовому составу зоопланктона. Весь столб воды или эпи- и метагиполимнион в центральной части озер облавливали вышеописанной сетью Джели. Все пробы фиксировались формалином в финальной концентрации 4 %.

6. Определение размерной структуры и таксономической принадлежности зоопланктона

Размеры тела зоопланктеров на сканированных изображениях определяли на основе значений, полученных в процессе проведения БИА. Все морфологические характеристики объектов экспортируются в виде таблицы результатов, доступной для дальнейшего анализа. В качестве размера тела зоопланктеров можно использовать выдаваемый программой диаметр объектов (Diameter), однако он не всегда может напрямую отражать общепринятую величину. Во-первых, за длину тела ракообразных принимается расстояние между определенными точками экзоскелета, которые не обязательно соответствуют внешним контурам объекта. Более того, может существовать несколько способов измерений. Например, у копепод некоторые исследователи измеряют длину просомы (например, Jansen, 2008; Rahlff et al., 2018) или же измеряется общая длина просомы и уросомы – от вершины цефалоторокса до нижней границы каудальных ветвей, без каудальных щетинок (обзор измерений зоопланктеров дан, например, О.Н. Кононовой и Е.Б. Фефиловой (2018)). У кладоцер каудальный шип также не включается в длину тела (Bledzki, Rybak, 2016). Во-вторых, на сканированных изображениях тонкие анатомические структуры зоопланктеров могут быть размыты и частично теряться в процессе сегментации. Следовательно, корректное определение длины тела очень зависит от выбранных настроек процедуры отделения образов зоопланктеров от фона. Поэтому важно не менять порог сегментации между изображениями в одной серии проб, а для определения длины тела желательно использовать соответствующую калибровку между измеряемой вручную длиной тела (по сканированному изображению в ImageJ/

Fiji с помощью инструмента «линия») и наиболее подходящим морфологическим параметром из таблицы результатов (например, диаметром объекта). В настоящей работе для определения размера *A. salinus* калибровку получали в виде линейной регрессии на основе промера 200 копепод старших возрастных стадий. Диаметр и длина тела считалась в пикселях, которые затем переводили в мм, используя коэффициент 25.4/DPI, где DPI – разрешение сканированного изображения.

Определения таксонов зоопланктона по сканированным изображениям методом БИА сравнивали с результатами традиционного микроскопирования особей из одних и тех же проб. Использовали световые микроскопы PZO (Warszawa, Poland) и Axioskop 40 (Carl Zeiss, Германия) с объективами до x40, окулярами x10.

Результаты и их обсуждение

Калибровка размеров тела

и анализ пространственного распределения размерной структуры *Arctodiaptomus salinus* в оз. Шира, дифференциация живых и мертвых особей

Размерную структуру копепод определяли на основе линейной регрессионной модели, связывающей длину тела и диаметр соответствующего объекта из итоговой таблицы результатов программы ilastik. Границы измерений, уравнение регрессии и R^2 приведены на рис. 7a. Сравнительно большой разброс точек ($R^2 = 0.64$) данного примера обусловлен не слишком высоким качеством исходных сканированных изображений, которые были получены еще на стадии отработки методики сканирования. С другой стороны, увеличение числа измерений до нескольких сотен или

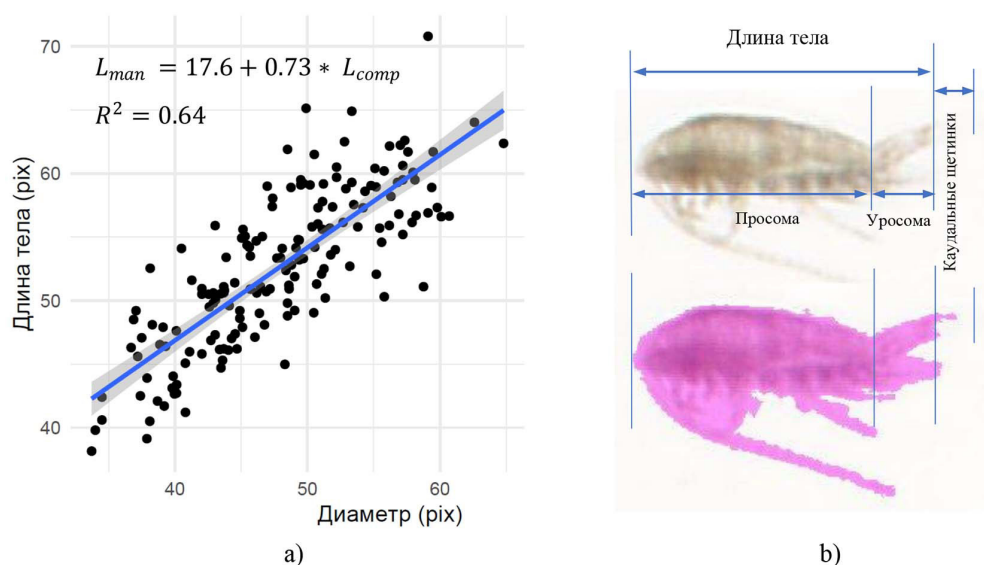


Рис. 7. Линейная регрессия, связывающая размеры тела копепод, измеренные вручную на сканированных изображениях (L_{man}) и размеры этих же рачков (L_{comp}), полученные с помощью компьютерной программы ilastik (диаметр) (a). Пример рачка, показывающий изменение размера уросомы после применения процедуры сегментирования за счет частичного захвата каудальных щетинок (b)

Fig. 7. A linear regression for manual measurements of copepod body size on scanned images (L_{man}) and computer measurements (L_{comp}) of the same copepods obtained using ilastik (diameter) (a). An example of a copepod demonstrating a change in the urosoma size due to partial capture of the caudal setae after applying the segmentation procedure (b)

тысяч объектов позволяет добиться репрезентативности данных для каждой размерной группы. Видно, что длина тела одного из рачков, измеренных вручную, отличается в большую сторону приблизительно на 10 %. Это связано с тем, что установить точную границу сегментирования между уросомой и каудальными щетинками (caudal ramus) невозможно и, следовательно, тонкие структуры могут появляться или исчезать в результате

сегментирования (рис. 7b), что искусственно меняет длину тела. Вместе с тем, построение калибровочного графика решает данную проблему.

Результат обработки проб при изучении гетерогенности пространственного распределения популяции *Arctodiaptomus salinus* в оз. Шира представлен на рис. 8. Мы видим, что в 17–19 ч 21.06.2019 происходило значительное увеличение численности рачков в по-

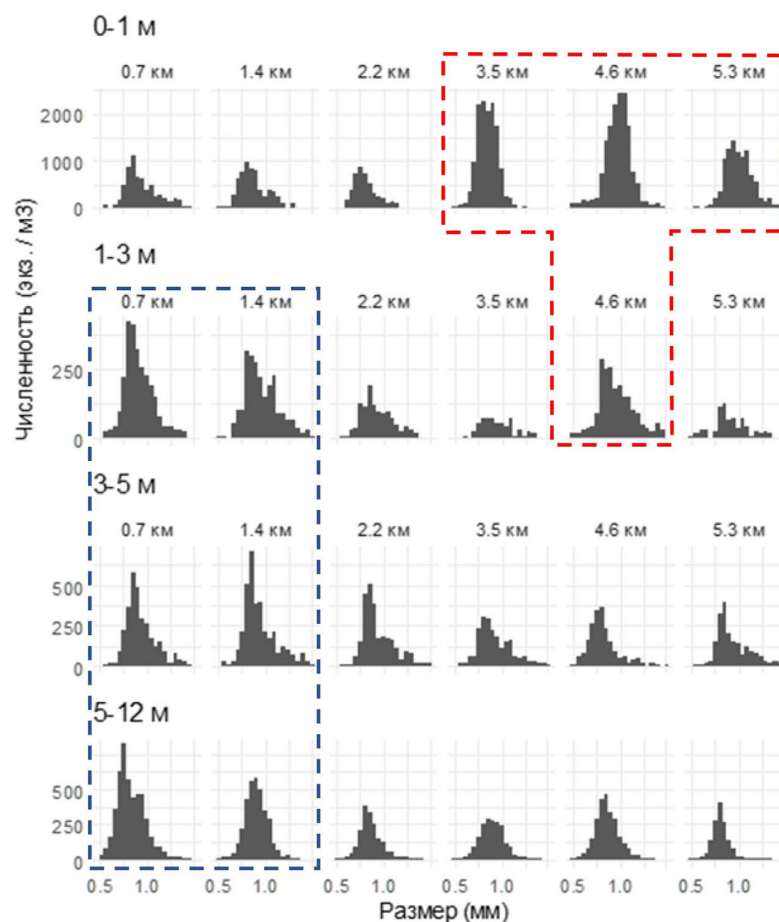


Рис. 8. Гетерогенность пространственной структуры численности и размера старших копепоидитных стадий и половозрелых *Arctodiaptomus salinus* в оз. Шира вдоль трансекты от подветренного (северо-восточного) к наветренному (юго-западному) берегу во второй половине дня 21.06.2019. Пунктирными блоками показано горизонтальное разделение максимумов численности копепод в поверхностном слое 0–1, 1–3 м (частично) и более глубоких слоях от 1–3 до 5–12 м

Fig. 8. Heterogeneity of the spatial structure of abundance and size of older copepodite stages and mature *Arctodiaptomus salinus* in Lake Shira along the transect from the leeward (northeastern) to the windward (southwestern) coast on the afternoon of 21.06.2019. Dotted blocks show the horizontal division of maximum copepod abundance in the surface layer 0–1, 1–3 m (partially) and deeper layers from 1–3 to 5–12 m

верхностном слое (0–1 м) у северо-восточного (подветренного) берега до 10.0–15.5 тыс. экз/м³ против 4.7–6.5 тыс. экз/м³ у юго-западного (навстречного) берега. По размерной структуре (полученной в результате обработки всей пробы, а не только квоты до 100 особей доминирующих видов) можно также заметить, что у северо-восточного берега в слое 0–1 м наблюдалось скопление более крупных рачков размером 0.8–1.3 мм, чем у юго-восточного берега – 0.5–1.0 мм. Полагаем, такое разделение было вызвано суточной миграционной активностью крупных особей, которые в вечернее время (после 18 ч) поднимались к поверхности и за счет ветровых течений были

отнесены к северо-восточному берегу. Случаи подобных вечерних подъемов зоопланктона известны (например, Гладышев, 1990; Armengol, Miracle, 2000).

Метод БИА оказался перспективным также для задач, связанных с применением красителей, например для дифференцирования зоопланктона на живых и мертвых особей. Живые и мертвые (окрашенные синим цветом) не вызывают трудностей для распознавания с помощью модуля Object Classification (рис. 9). Что касается частично окрашенных особей, то при определении их статуса следует руководствоваться рекомендациями (Дубовская, 2008): особей, у которых окрашено

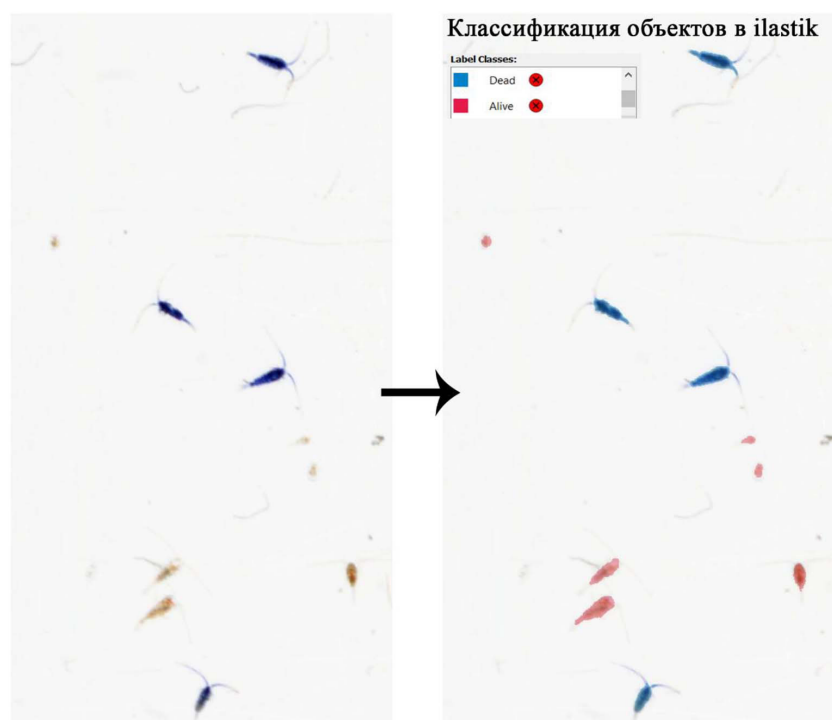


Рис. 9. Дифференциация живых и мертвых особей *A. salinus* с помощью окраски анилиновым голубым по (Gladyshev et al., 2003; Дубовская, 2008). Левая панель – первичное сканированное изображение, правая – распознавание живых и мертвых особей с помощью построенного классификатора в ilastik, классы объектов выделены голубым (мертвые) и розовым (живые) цветом

Fig. 9. Differentiation of living and dead individuals of *A. salinus* using aniline blue staining according to (Gladyshev et al., 2003; Dubovskaya, 2008). The left panel is a primary scanned image; the right panel is a recognition of living and dead individuals using the constructed classifier in ilastik; object classes are colored blue (dead) and pink (live)

$\geq 2/3$ тела, следует относить к мертвым, менее $2/3$ – к живым.

Возможности изучения таксономической структуры зоопланктона в рамках метода биологического имидж-анализа

Определение видовой принадлежности организмов является неотъемлемой частью обработки зоопланктонных проб. Однако в рамках метода БИА, очевидно, невозможно идентифицировать организмы формально до вида, поскольку некоторые таксономические признаки нельзя увидеть на сканированных пробах из-за недостаточного разрешения сканера. Например, виды могут идентифицироваться по вооружению грудной конечности первой пары – *Moina mongolica*, или по расположению латеральной головной поры – *Bosmina longirostris* (Определитель..., 2010). Чтобы изучить данные морфологические признаки, необходимо провести микрофотографирование с разрешением 200–400х. Более того, положение тела зоопланктона, при котором идет сканирование, не всегда позволяет увидеть необходимые признаки или же какая-то часть тела может находиться вне фокуса. Тем не менее названные ограничения не отменяют целиком возможность таксономического анализа. Во-первых, видовой состав зоопланктона может быть заранее известен, например, для модельных водоемов с многолетней историей наблюдений, либо известна встречаемость видов в определенном регионе, т. е. таксономический состав будет потенциально ограничен. Следовательно, отдельные виды зоопланктона могут быть «узнаваемы» без процедуры дополнительного микрофотографирования. Например, доминирующий вид копепоид *Arctodiaptomus salinus* в таких хорошо изученных озерах, как Шира и Шунет, не требует ежегодной видовой идентификации, поскольку крайне маловероятно, что данный вид

внезапно сменится каким-то другим видом копепоид, также обитающим в солоноватой воде. Во-вторых, некоторые особи могут быть определены до вида по БИА, например вид *Daphnia magna*, благодаря крупному размеру, форме постабдомена и головы. На уровне семейств и часто родов кладоцеры легко разделяются при разрешении сканера 6400 DPI. Основные признаки для идентификации приведены на рис. 10. До рода и иногда даже вида определяются с помощью БИА коловратки. В-третьих, таксономический состав пресноводного зоопланктона по сравнению с морским в принципе ограничен всего лишь тремя крупными таксонами – копепоиды, кладоцеры и коловратки. Например, в оз. Матарак таксономический список зоопланктона по анализу сканированных проб включал кладоцер *Bosmina* sp., *Ceriodaphnia* sp., *Daphnia* гр. *longispina*, *Diaphanasoma* sp., копепоид *Calanoida*, *Cyclopoida*, других *Copepoda*, науплий *Copepoda* и коловраток *Asplanchna* sp., *Bipalpus hudsoni* (Imhof), *Keratella* sp., других *Rotifera*. В оз. Учум результатом БИА был список: 1) науплии, копепоиды и половозрелые *Diaptomidae*, 2) *Moina* sp., 3) *Brachionus* sp. Микрофотографирование позволило уточнить: 1) *Arctodiaptomus salinus*, 2) *Moina mongolica*, 3) *Brachionus plicatilis*. Таблица с полным списком видов из 20 озер дана в приложении к статье на сайте журнала. Суммарное время обработки пробы от подготовки к сканированию до получения итоговой таблицы с видами занимало 1,2–1,5 ч.

Перспективы автоматической обработки проб

Несомненно, автоматизация обработки проб сообществ планктонных организмов позволила бы выйти на принципиально новый уровень понимания функционирования водных экосистем. Более подробная инфор-

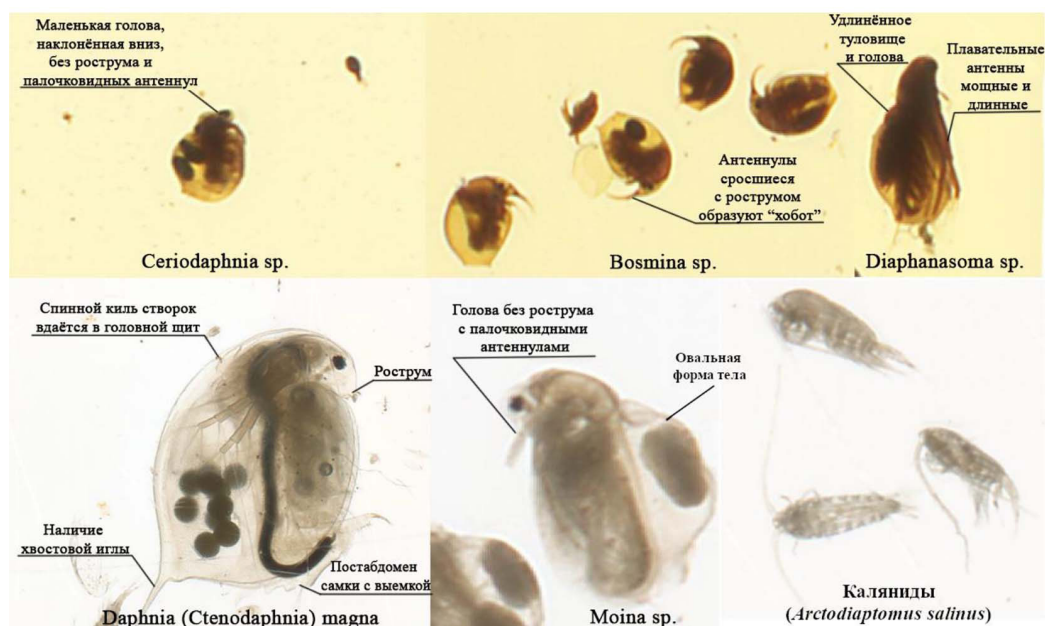


Рис. 10. Пример таксономической идентификации зоопланктона на уровне рода или вида (*Daphnia magna*) по признакам, различимым на сканированных изображениях

Fig. 10. An example of taxonomic identification of zooplankers at the genus or species level (*Daphnia magna*) based on characteristics distinguishable on the scanned images

мация о составе и численности биоты, ее распределении в пространстве и времени могла бы решить множество практических и теоретических проблем, где требуется обширный учет присутствующих в воде организмов: запас биологических ресурсов, встречаемость редких видов, сукцессия сообществ, вопросы фенологии, трофическая сеть, пространственное распределение и его динамика и т. д. Развитие цифровой фото- и видеотехники, развитие методов компьютерной обработки данных в конечном итоге приведут к желаемому уровню обработки планктона, однако в настоящий момент проблема еще далека от решения. Существующие инструменты уже позволяют дифференцировать организмы зоопланктона на основные таксономические группы (крупные таксоны) и даже семейства и рода и определять их размерный состав (например, Benedetti et al., 2019, настоящая работа). Однако дальнейший шаг,

который мог бы быть сделан, – это распознавание организмов на уровне отдельных видов. Очевидно, он потребует высококачественных 3D-изображений для последующего анализа. Позволяет ли достигнутый уровень технического прогресса на сегодняшний день построить такую систему счета и распознавания планктонных организмов? Скорее да, чем нет. По отдельности компоненты такого инструмента уже существуют – сканирующая микроскопия, проточная система (Detmer et al., 2019), алгоритмы распознавания объектов и даже есть проекты базы имиджей биологических видов (краткий обзор – Lombard et al., 2019). Основная проблема, очевидно, заключается в высокой стоимости такого инструмента при низкой коммерциализации. Тем не менее ряд экологических задач уже сейчас можно решать с применением недорогого оборудования и свободно распространяемого программного обеспечения.

Преимущество метода БИА по сравнению с обычной микроскопией проявляется при обработке большого количества собранных проб, в которых таксономический состав зоопланктеров уже известен либо не слишком важен. Такие задачи могут возникать при изучении пространственного распределения и временной динамики зоопланктона в водных экосистемах. Например, выявление суточной динамики (день, ночь) вертикального распределения каляниды *Arctodiaptomus salinus* в оз. Шира в течение двух суток было основано на 25 количественных пробах зоопланктона (Dubovskaya et al., 2018). Для изучения макромасштабной гетерогенности зоопланктона в оз. Женева потребовалось 33 интегральных пробы зоопланктона, отобранных в течение трех суток протягиванием планктонной сети с глубины 50 м до поверхности (Pinel-Alloul et al., 1999). Традиционный метод обработки этих проб – счет и микроскопирование – достаточно трудоемок и времязатратен. Только стандартная обработка пробы счетным методом под биноклем обычно занимает 1,5–2 ч, определение видов (микроскопирование) и заполнение таблицы на ПК увеличивают полное время обработки до 3 и более часов. Однако в лаборатории отобранные стандартными методами пробы зоопланктона могут быть подвергнуты автоматической обработке пропусканьем их через систему FlowCAM (например, Detmer et al., 2019) или Zooscan – сканированием пробы на сканере, соединенном с компьютером (например, Romagnan et al., 2016, настоящая работа). Сканирование планктонных проб позволяет провести их автоматическую обработку для изучения не только морского зоопланктона и морского снега (например, Benedetti et al., 2019), но и частиц микропластика (Pedrotti et al., 2016). В нашем случае получен список видов/родов/более крупных таксонов зооплан-

ктона, их численность и биомасса в 20 озерах (см. приложение на сайте журнала). Такая оптимизация обработки проб позволяет за меньшее время обработать большее количество образцов по сравнению с традиционными методами (Romagnan et al., 2016; Detmer et al., 2019). По нашим оценкам время обработки пробы вышеописанным методом БИА (1,5 ч) на 25–50 % меньше, чем при классической обработке (2–3 ч), т. е. выигрыш во времени только одной пробы может составить 30 мин и более. Сканированные изображения не портятся со временем, и можно вернуться к ним повторно (Gorsky et al., 2010; Vandromme et al., 2012). Кроме того, обработку можно проводить дистанционно и распределять материал между несколькими исследователями.

Еще одна тенденция развития методов автоматизированного счета планктонных организмов – конструирование приборов, способных проводить измерения непосредственно в водной толще. Среди ранних подводных аппаратов для изучения планктона, очевидно, самым известным является непрерывный планктонный рекодер (The Continuous Plankton Recorder – CPR), используемый в различных морских программах мониторинга (Warner, Hays, 1994). Его конструкция не менялась с 1948 г. по сегодняшний день, что дает возможность сравнивать все сделанные наблюдения с помощью CPR между собой. Конечно, данное устройство не оснащено никакими камерами и просто собирает организмы планктона на движущуюся фильтрующую ленту, которая попадает в отсек с формалином. Дальнейший анализ собранного материала осуществляется под микроскопом, но также может быть заснят на цифровую камеру либо отсканирован. Позже идея подводного анализатора планктона воплотилась в виде множества устройств, имеющих в своем составе регистрирующие

фото- и видеоэлементы. Наиболее известными аппаратами счета планктонных организмов признаны лазерный оптический счетчик высокого разрешения HR-LOPC (например, Kydd et al., 2018), подводный видеопрофайлер UVP (Picheral et al., 2010) и *in situ* ихтиопланктонная видеосистема ISIPS (Cowen, Guigand, 2008). В пресных водах также имеется положительный опыт применения видеорегистрации зоопланктона и частиц *in situ* (Zadereev et al., 2010; Simoncelli et al., 2019). Очевидно, рутинная обработка проб зоопланктона под микроскопом будет постепенно заменяться автоматизированными методами анализа, при этом качество и доступность последних будет постоянно расти.

Заключение

Проведенная работа показала перспективность обработки сканированных стандартных и окрашенных проб зоопланктона методом БИА с помощью свободно распространяемого программного обеспечения imageJ/Fiji и ilastik. Создание промежуточных коллекций объектов для распознавания и счета способствует более качественной обработке проб и уменьшает требования к мощности

компьютера. Для зоопланктона континентальных водоемов метод представляется особенно подходящим в связи с меньшим морфологическим разнообразием континентального зоопланктона по сравнению с морским, так как первый состоит в основном из трех таксономических групп (коловратки, кладоцеры, копеподы), а морской – из гораздо большего числа таксонов (включая личинки крабов и раков, эвфаузиды, аппендикулярии, хетогнаты, остракоды, птероподы и т. д.) и частиц морского снега разного размера и содержания. Существенным преимуществом БИА по сравнению со стандартным счетным методом является возможность обработки всей пробы, а не квоты, т. е. получение размерного распределения всех организмов исследуемого вида в пробе, а не всего лишь порядка 100 экземпляров, что практикуется для счетного метода. Так же могут быть просчитаны частицы искусственного происхождения, например микропластик. Это в совокупности с большим количеством отобранных проб дает наиболее достоверный результат для статистических оценок планктона в водоеме и экономит время по сравнению со стандартным счетным методом.

Список литературы / References

- Гладышев М. И. (1990) Суточная динамика вертикального распределения массовых видов зоопланктона в Сыдинском заливе Красноярского водохранилища. *Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологических наук*, 3: 78–85 [Gladyshev M. I. (1990) Daily dynamics of vertical distributions of mass zooplankton species in the Sydinskiy Bay of the Krasnoyarsk reservoir. *Bulletin of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences. Biological Science Series* [Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskikh nauk], 3: 78–85 (in Russian)]
- Дубовская О. П. (2008) Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 1(2): 145–161 [Dubovskaya O. P. (2008) Evaluation of abundance of dead crustacean zooplankton in a water body using staining of the samples by aniline blue technique: methodological aspects. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 1(2): 145–161 (in Russian)]

Кононова О. Н., Фефилова Е. Б. (2018) *Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик и организмов зоопланктона европейского севера России*. Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 152 с. [Kononova O. N., Fefilova E. B. (2018) *Methodological guideline for the determination of dimensional and weight characteristics of zooplankton organisms in the European North of Russia*. Syktyvkar, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 152 p. (in Russian)]

Алексеев В. Р., Цалолихин С. Я. (Ред.) (2010) *Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон*. М., Товарищество научных изданий КМК, 495 с. [Alekseev V. R., Tsalolikhin S. Ya. (Eds.) (2010) *Key to identification of zooplankton and zoobenthos of fresh water of European Russia. Vol. 1. Zooplankton*. Moscow, KMK Scientific Press, 495 p. (in Russian)]

Abramoff M. D., Magalhaes P. J., Ram S. J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11(7): 36–41

Armengol X., Miracle M. R. (2000) Diel vertical movements of zooplankton in lake La Cruz (Cuenca, Spain). *Journal of Plankton Research*, 22(9): 1683–1703

Benedetti F., Jalabert L., Sourisseau M., Becker B., Cailliau C., Desnos C., Elineau A., Irisson J.-O., Lombard F., Picheral M., Stemmann L., Pouline P. (2019) The seasonal and inter-annual fluctuations of plankton abundance and community structure in a north atlantic marine protected area. *Frontiers in Marine Science*, 6: 214

Benfield M. C., Grosjean P., Culverhouse P. F., Irigoien X., Sieracki M. E., Lopez-Urrutia A., Dam H. G., Hu Q., Davis C. S., Hansen A., Pilskaln C. H., Riseman E. M., Schultz H., Utgoff P. E., Gorsky G. (2007) RAPID: research on automated plankton identification. *Oceanography*, 20(2): 172–187

Berg S., Kutra D., Kroeger T., Straehle C. N., Kausler B. X., Haubold C., Schiegg M., Ales J., Beier T., Rudy M., Eren K., Cervantes J. I., Xu B., Beuttenmueller F., Wolny A., Zhang C., Koethe U., Hamprecht F. A., Kreshuk A. (2019) ilastik: interactive machine learning for (bio)image analysis. *Nature Methods*, 16(12): 1226–1232

Bledzki L. A., Rybak J. I. (2016) *Freshwater crustacean zooplankton of Europe: Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida). Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis*. Springer, 918 p.

Cowen R. K., Guigand C. M. (2008) In situ ichthyoplankton imaging system (ISIIS): system design and preliminary results. *Limnology and Oceanography-Methods*, 6: 126–132

Detmer T. M., Broadway K. J., Potter C. G., Collins S. F., Parkos III J. J., Wahl D. H. (2019) Comparison of microscopy to a semi-automated method (FlowCAM®) for characterization of individual-, population-, and community-level measurements of zooplankton. *Hydrobiologia*, 838(1): 99–110

Dubovskaya O. P., Tolomeev A. P., Kirillin G., Buseva Zh., Tang K. W., Gladyshev M. I. (2018) Effects of water column processes on the use of sediment traps to measure zooplankton non-predatory mortality: a mathematical and empirical assessment. *Journal of Plankton Research*, 40(1): 91–106

Gladyshev M. I., Dubovskaya O. P., Gubanov V. G., Makhutova O. N. (2003) Evaluation of non-predatory mortality of two *Daphnia* species in a Siberian reservoir. *Journal of Plankton Research*, 25(8): 999–1003

Gorsky G., Ohman M. D., Picheral M., Gasparini S., Stemmann L., Romagnan J.-B., Cawood A., Pesant S., Garcia-Comas C., Prejger F. (2010) Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *Journal of Plankton Research*, 32(3): 285–303

Grosjean P., Picheral M., Warembourg C., Gorsky G. (2004) Enumeration, measurement, and identification of net zooplankton samples the ZOOSCAN digital imaging system. *ICES Journal of Marine Science*, 61(4): 518–525

Jansen S. (2008) Copepods grazing on *Coscinodiscus wailesii*: a question of size? *Helgoland Marine Research*, 62(3): 251–255

Jouandet M.-P., Trull T. W., Guidi L., Picheral M., Ebersbach F., Stemmann L., Blain S. (2011) Optical imaging of mesopelagic particles indicates deep carbon flux beneath a natural iron-fertilized bloom in the Southern Ocean. *Limnology and Oceanography*, 56(3): 1130–1140

Kreshuk A., Kutra D. (2020) *ilastik beyond pixel Classification*. Webinar. URL: https://www.youtube.com/watch?v=_ValtSLeAr0 (Accessed 05.12.2020)

Kydd J., Rajakaruna H., Briski E., Bailey S. (2018) Examination of a high resolution laser optical plankton counter and FlowCAM for measuring plankton concentration and size. *Journal of Sea Research*, 133: 2–10

Lombard F., Boss E., Waite A. M., Vogt M., Uitz J., Stemmann L., Sosik H. M., Schulz J., Romagnan J.-B., Picheral M., Pearlman J., Ohman M. D., Niehoff B., Möller K. O., Miloslavich P., Lara-Lpez A., Kudela R., Lopes R. M., Kiko R., Karp-Boss L., Jaffe J. S., Iversen M. H., Irisson J.-O., Fennel K., Hauss H., Guidi L., Gorsky G., Giering S. L. C., Gaube P., Gallager S., Dubelaar G., Cowen R. K., Carlotti F., Briseño-Avena C., Berline L., Benoit-Bird K., Bax N., Batten S., Ayata S. D., Artigas L. F., Appeltans W. (2019) Globally consistent quantitative observations of planktonic ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 6: 196

Miura K., Sladoje N. (eds.) (2020) *Bioimage data analysis workflows*. Springer International Publishing, 170 p.

Rahlff J., Ribas-Ribas M., Brown S. M., Mustaffa N. I. H., Renz J., Peck M. A., Bird K., Cunliffe M., Melkonian K., Zappa C. J. (2018) Blue pigmentation of neustonic copepods benefits exploitation of a prey-rich niche at the air-sea boundary. *Scientific Reports*, 8: 11510

Pedrotti M. L., Petit S., Elineau A., Bruzard S., Crebassa J.-C., Dumontet B., Martí E., Gorsky G., Cózar A. (2016) Changes in the floating plastic pollution of the Mediterranean sea in relation to the distance to land. *PLoS ONE*, 11(8): e0161581

Picheral M., Elineau A. (2020) *Zooscan manual to scan and process samples*. Quantitative Imaging Platform of Villefranche sur Mer (PIQv). URL: https://drive.google.com/file/d/1jRJnKaD_b0U-qZYbye2pcrVA1_mhUzAP/view (Accessed 29.11.2020)

Picheral M., Guidi L., Stemmann L., Karl D. M., Iddaoud G., Gorsky G. (2010) The Underwater Vision Profiler 5: An advanced instrument for high spatial resolution studies of particle size spectra and zooplankton. *Limnology and Oceanography-Methods*, 8: 462–473

Pinel-Alloul B., Guay C., Angeli N., Legendre P., Dutilleul P., Balvay G., Gerdeaux D., Guillard J. (1999) Large-scale spatial heterogeneity of macrozooplankton in Lake of Geneva. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(8): 1437–1451

Rebollo E., Bosch M. (Eds.) (2019) *Computer optimized microscopy: methods and protocols*. Book series «Methods in molecular biology», Volume 2040. Humana Press, 467 p.

- Romagnan J. B., Aldamman L., Gasparini S., Nival P., Aubert A., Jamet J. L., Stemann L. (2016) High frequency mesozooplankton monitoring: Can imaging systems and automated sample analysis help us describe and interpret changes in zooplankton community composition and size structure – An example from a coastal site. *Journal of Marine Systems*, 162: 18–28
- Simoncelli S., Kirillin G., Tolomeev A. P., Grossart H.-P. (2019) A low-cost underwater particle tracking velocimetry system for measuring in situ particle flux and sedimentation rate in low-turbulence environments. *Limnology and Oceanography-Methods*, 17(12): 665–681
- Vandromme P., Stemann L., Garcia-Comas C., Berline L., Sun X., Gorsky G. (2012) Assessing biases in computing size spectra of automatically classified zooplankton from imaging systems: A case study with the ZooScan integrated system. *Methods in Oceanography*, 1–2: 3–21
- Warner A. J., Hays G. C. (1994) Sampling by the continuous plankton recorder survey. *Progress in Oceanography*, 34(2–3): 237–256
- 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
- Zadereev E. S., Tolomeyev A. P., Drobotov A. V., Emeliyanova A. Yu., Gubanov M. V. (2010) The vertical distribution and abundance of *Gammarus lacustris* in the pelagic zone of the meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia, Russia). *Aquatic Ecology*, 44(3): 531–539
- Zadereev E. S., Tolomeev A. P., Drobotov A. V. (2012) Asynchronous vertical migrations of zooplankton in stratified lakes. *Contemporary Problems of Ecology*, 5(4): 443–449

DOI 10.17516/1997-1389-0373

УДК 574.5

Zooplankton of the Brackish Lakes in Turan-Uyuk Basin (Republic of Tyva)

Nadezhda A. Kirova* and Choigana K. Oydup

*Tuvinian Institute for Exploration
of Natural Resources SB RAS
Kyzyl, Russian Federation*

Received 25.08.2020, received in revised form 12.03.2022, accepted 14.03.2022

Abstract. The study addresses the species composition of zooplankton in five mineralized water bodies located in the Turan-Uyuk basin (Tyva). Lake Beloye is a regional natural landmark. In total, 36 species of 22 genera, 9 families, 4 orders were identified. Cladocera constitute 67 % of the species. The major species are *Daphnia magna*, *Brachionus plicatilis*, *Daphnia pulex*, *Daphnia longispina*, *Megacyclops viridis*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Chydorus* cf. *sphaericus*, *Simocephalus expinosus*, *Acanthodiaptomus denticornis*, *Arctodiaptomus bacillifer*, *Moina macrocopa*, *Keratella quadrata*, *Brachionus quadridentatus brevispinus*, and *Daphnia hyalina*. The main abundant species in two lakes, Beloye and Arzhaan, is *D. magna*, which has been the dominant species in Lake Beloye for decades. The zooplankton of Lakes Beloye and Arzhaan include *Macrotrix tabrizensis*, a rare species, which is known to occur only in one Russian region – Tyva. *Tretocephala ambigua* lives in Lake Beloye. In the study period, we observed an increase in the abundance of zooplankton: by a factor of 6 in Lake Beloye and by a factor of 2 in Lakes Kisloe and Arzhaan. We believe that this is a consequence of an increase in organic load on water bodies, resulting from shallowing of the lakes and human impact. The occurrence of the species such as *Moina macrocopa* and *Brachionus quadridentatus brevispinus*, which inhabit water bodies rich in organic matter and have not been previously detected in the study lakes, confirms this assumption. Cladocerans, which have a high filtration capacity, remain dominant in Lakes Beloye and Arzhaan, and this is beneficial for the lakes. The increasing abundance of *Brachionus plicatilis* in Lake Kisloe performs a compensatory function in the processes of natural self-purification. At the same time, the fact that species rare for the fauna of Russia have been constantly found in the study lakes indicates the presence of favorable conditions for their development and life, which further increases the value of these unique natural environments.

Keywords: brackish lakes of Tyva, natural landmark, Lake Beloye, rare species of Cladocerans.

© 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: chink@list.ru

Таксономический состав зоопланктона солончатых озер Турано-Уюкской котловины (Республика Тыва)

Н. А. Кирова, Ч. К. Ойдуп

Тувинский институт комплексного освоения
природных ресурсов СО РАН
Российская Федерация, Кызыл

Аннотация. Исследован таксономический состав зоопланктона солончатых озер Белое, Аржаан, Кислое и двух водоемов, расположенных в Турано-Уюкской котловине (Республика Тыва). Озеро Белое имеет статус памятника природы регионального значения. Всего отмечено 36 видов микроскопических ракообразных и коловраток из 22 родов, 9 семейств, 4 отрядов. К ветвистоусым ракообразным относятся 67 % видов. Структурообразующий комплекс представлен: *Daphnia magna*, *Brachionus plicatilis*, *Daphnia pulex*, *Daphnia longispina*, *Megacyclops viridis*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Chydorus* cf. *sphaericus*, *Simocephalus expinosus*, *Acanthodiptomus denticornis*, *Arctodiptomus bacillifer*, *Moina macrocopa*, *Keratella quadrata*, *Brachionus quadridentatus brevispinus* и *Daphnia hyalina*. Основным массовым видом в озерах Белое и Аржаан является *D. magna*, доминирование которой сохраняется в оз. Белом на протяжении многих десятков лет. В составе зоопланктона озер Белое и Аржаан находится *Macrotrix tabrizensis*, в пределах России известный только в Тыве. *Tretocephala ambigua* обитает в оз. Белом. Наблюдается увеличение численности зоопланктона к 2017 г.: в оз. Белом в 6 раз, в озерах Кислое и Аржаан в 2 раза в период наших исследований. Полагаем, что это следствие увеличения органической нагрузки на водоемы как результат обмеления озер и антропогенного пресса. Появление ранее отсутствующих видов *Moina macrocopa*, *Brachionus quadridentatus brevispinus*, предпочитающих богатые органическими веществами водоемы, подтверждает данную версию. Сохранение доминирования ветвистоусых ракообразных в озерах Белое и Аржаан – явление благоприятное ввиду их высокой фильтрационной способности. Массовое развитие *Brachionus plicatilis* в оз. Кислое выполняет компенсаторную функцию в процессах естественного самоочищения. Стабильное нахождение редких для фауны России видов ракообразных говорит о наличии благоприятных условий для их развития и жизнедеятельности, что повышает ценность самих водоемов, уже являющихся уникальными объектами природы.

Ключевые слова: солончатые озера Тывы, памятник природы, оз. Белое, редкие виды, ветвистоусые ракообразные.

Цитирование: Кирова, Н. А. Таксономический состав зоопланктона солоноватых озер Турано-Уюкской котловины (Республика Тыва) / Н. А. Кирова, Ч. К. Ойдуп // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(1). С. 31–47. DOI: 10.17516/1997-1389-0373

Введение

В Тыве солоноватые водоемы расположены в межгорных степных котловинах, где специфика природно-климатических условий благоприятна для их формирования (Фомичева и др., 1966; Пиннекер, 1968). На севере республики находится Турано-Уюкская котловина, всемирно известная археологическим памятником «Долина царей». Центральную ее часть занимают солоно-грязевые озера, имеющие бальнеологическое значение (Фомичева и др., 1966; Пиннекер, 1968). Озеро Белое с 2007 г. имеет статус памятника природы регионального значения (Постановление..., 2007). В 1973 г. это озеро оказалось находкой для гидробиологов – безрыбное, оно послужило моделью для экспериментального подрашивания пеляди (Гундризер и др., 1974), после чего интерес к нему был утрачен. В литературе имеются данные о зоопланктоне только озера Белого (Гундризер, Иванова, 1966; Гундризер и др., 1974). Проведенные в последние годы исследования явились попыткой установить его современный видовой состав (Кирова, 2010). В то же время зоопланктон других солоноватых водоемов котловины так и оставался неизученным, хотя, как показывает практика, именно небольшие водоемы вносят весомый вклад в общее биоразнообразие территорий (Котов, 2013). В настоящее время озера традиционно используются для водопоя (недалеко расположены стоянки), обширные заболоченные пространства – места поселения водоплавающих птиц.

Цель работы – определить таксономический состав зоопланктона солоноватых водоемов Турано-Уюкской котловины и на основе сопоставления с данными литературы

по предыдущим годам выявить современные тенденции в изменении его видового состава.

Район исследований, материалы и методы

Район исследований расположен в межгорной степной впадине, окруженной отрогами юго-западного макросклона хребта Западный Саян (рис. 1). Озера занимают центральную часть котловины. Водоемы бессточные, грязевые, небольшие по площади, мелководные, в летнее время хорошо прогреваемые (табл. 1). Питаются атмосферными осадками и подземными водами, последним принадлежит особая роль, поскольку они являются одним из факторов заболоченности озерных долин (Фомичева и др., 1966; Пиннекер, 1968). Берега топкие, труднодоступные, покрыты кочкарником и тростником, переходящим в степные ассоциации на засоленных почвах. Уровень воды непостоянный, диапазон колебаний озерных глубин в разные годы составил от 0,3 до 1,2 м. Вода, согласно классификации О. А. Алекина (1970), солоноватая, с минерализацией от 1,02 до 7,5 г/л, ее значение в водоеме № 1 пограничное с пресной (0,98 г/л) (Алекин, 1970). Вода прозрачная, дно хорошо просматривается, легко взмучивается, образуя рыхлую, долго не оседающую взвесь. Водная растительность покрывает 40 и 70 % акватории озер Кислого и Аржаан, водоем № 1 зарос полностью, оз. Белое и водоем № 2 – спорадически. Озера безрыбные. Отмечается запах сероводорода. С июня по август 2013 г. на берегу оз. Белого, а в 2014 г. в долине оз. Кислого располагался международный археологический лагерь Русского географического общества (РГО).

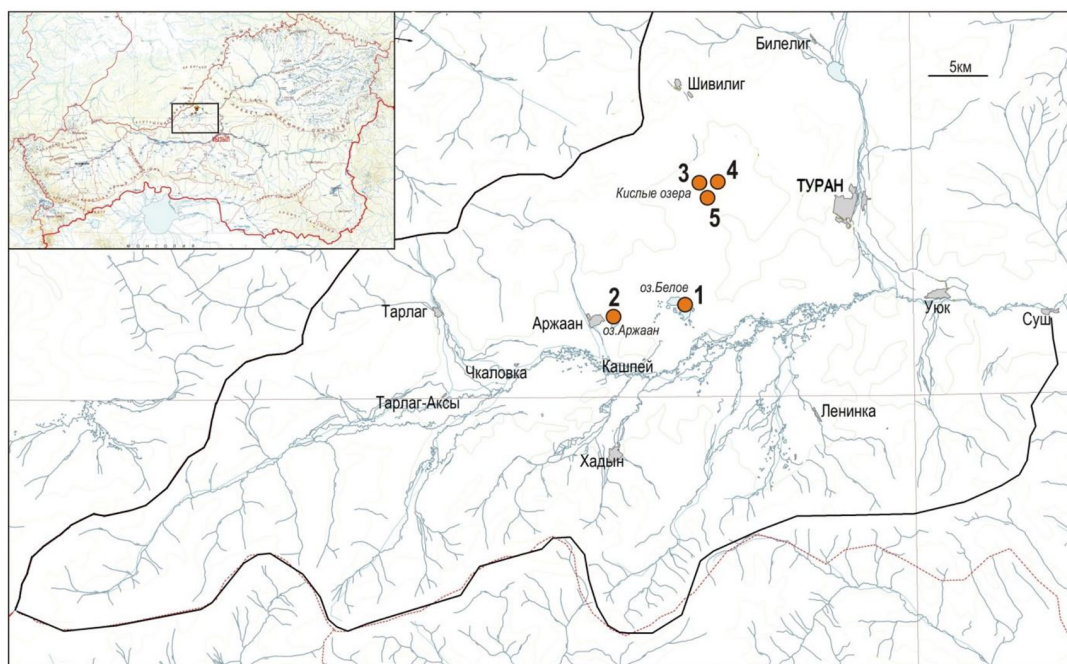


Рис. 1. Расположение исследованных водных объектов Турано-Уюкской котловины: 1 – оз. Белое; 2 – оз. Аржаан; 3 – оз. Кислое; 4 – водоем № 1; 5 – водоем № 2 (карта выполнена на основе базы данных «Ресурсный потенциал Республики Тыва» (ТувИКОПР СО РАН, исп. с. н.с. О.Д. Аюнова). Контурами обозначена граница котловины

Fig. 1. Locations of the study water bodies in the Turan-Uyuk depression: 1 – Lake Beloye; 2 – Lake Arzhaan; 3 – Lake Kisloye; 4 – Lake No. 1; 5 – Lake No. 2 (the map was based on the database «Resource potential of the Republic of Tyva» (TuvIENR SB RAS, prepared by s. r. O.D. Ayunova). The contours are the boundaries of the basin

Материалом для публикации послужили пробы зоопланктона из солоноватых озер Белое, Аржаан, Кислое и расположенных в его долине водоемов № 1 и № 2. Пробы собраны в один и тот же сезон (конец июля-начало августа), но в разные годы (в скобках указано количество проб): на оз. Белом – в 2010 г. (23), 2012 г. (22), 2013 г. (19) и 2017 г. (19), на озерах Кислом и Аржаан – в 2013 г. (по 16 и 14), в 2017 г. (по 15), на водоемах № 1 и № 2 проведены разовые сборы в 2013 г. (по 5 и 8 проб). Сбор материала выполнен по одной из стандартных методик – процеживанием 50 л воды через гидробиологическую сеть с размером ячеи сита 100 мкм, фиксирован 4 %-ным формалином (Руководство..., 1992). Животных идентифицировали

по возможности до вида (Определитель..., 1995, 2010).

Типы фауны микроскопических ракообразных и коловраток приводятся по определителям (Определитель..., 1995, 2010). Биотопическая приуроченность видов из исследованных водоемов дана по И.К. Ривьер с соавторами (2001).

Для определения доминантных и структурообразующих видов использовали функцию рангового распределения относительного обилия видов (Андроникова, 1996). Доминантами считали виды с обилием не менее 5 %. Для оценки видового разнообразия использовали информационный индекс Шеннона (H, бит) по численности (Мэгарран, 1992).

Таблица 1. Характеристика исследованных озер

Table 1. Characteristics of the study lakes

Параметры		оз. Белое	оз. Аржаан	оз. Кислое	Водоем № 1	Водоем № 2
Координаты, N, E		52,0682 93,7198	52,0016 93,1525	52,0014 93,0682	52,0019 93,0848	52,0008 93,0834
Площадь, км ²		4,0	0,9	0,32	0,03	0,02
Глубина, м	2010 г.	1,2	-	-	-	-
	2012 г.	0,9	-	-	-	-
	2013 г.	0,6	0,7	1,0	0,8	0,5
	2017 г.	0,5	0,3	0,3	-	-
TDS, г/л	2010 г.	2,50	-	-	-	-
	2012 г.	3,50	-	-	-	-
	2013 г.	5,00	1,02	2,95	0,98	2,65
	2017 г.	2,54	1,33	7,50	-	-
pH	2010 г.	8,91	-	-	-	-
	2012 г.	8,98	-	-	-	-
	2013 г.	9,34	8,97	7,60	9,23	8,83
	2017 г.	7,98	10,48	8,91	-	-
T, °C (max)	2010 г.	26,3	-	-	-	-
	2012 г.	23,8	-	-	-	-
	2013 г.	22,8	25,8	24,1	17,0	17,6
	2017 г.	23,0	22,0	22,0	-	-

Примечание: площадь водоемов дана по данным Е.В. Пиннекера (1968); температура, глубина, показатели минерализации (TDS) и реакции среды (pH) – собственные данные (выполнены в химической лаборатории ТуВИКОПР СО РАН).

Результаты

Всего найдено 36 видов зоопланктона из 22 родов, 9 семейств, 4 отрядов, а также представители семейств Hexarthridae и Mytilinidae, отрядов Bdelloidea и Harpacticoida. Большинство найденных видов относятся к ветвистоусым ракообразным – 24 вида из 4 семейств, что составляет 68 % от общего числа, веслоногим ракообразным принадлежат 6 видов из 2 семейств (табл. 2). Среди ветвистоусых ракообразных наибольшим видовым разнообразием выделяется сем. Daphniidae – 18 таксонов рангом ниже рода. Группа веслоногих ракообразных представлена двумя семействами – Cyclopidae (4 вида) и Diaptomidae (2 вида), в группе коловраток – 6 видов, 4

из которых – из сем. Brachionidae (табл. 2). По зоогеографическому распространению палеарктов 60 %, космополитов – 23 %, голарктов – 17 %, т. е. выявленная фауна является типичной для Палеарктики. Большинство палеарктов – это ветвистоусые ракообразные, большинство космополитов – коловратки. По биотопической приуроченности эвритопных форм 33 %, планктонных – 19 %, фитофильных и литоральных форм по 17 %, литорально-фитофильных – 5 %, литорально-планктонных, бентически-фитофильных, бентически-литоральных – по 3 %.

Озеро Белое. Видовой состав насчитывает 22 таксона рангом ниже рода (табл. 2). В 2010 г. обнаружено 14, в остальные годы –

Таблица 2. Таксономический состав зоопланктона озер Турано-Уюкской котловины

Table 2. Taxonomic composition of zooplankton of the lakes in Turan-Uyuk basin

Таксон	Зоогеографическая характеристика	Экологическая характеристика	Озера				
			Белое	Аржаан	Кислое	Водоем № 1	Водоем № 2
1	2	3	4	5	6	7	8
Rotifera Класс Archiorotatoria Markevich, 1990 Отряд Bdelloida Hudson, 1884							
Bdelloida	–	–	+	–	–	+	+
Класс Eurotatoria Markevich, 1990 Отряд Transversiramida Markevich, 1990 Семейство Brachionidae Ehrenberg, 1846							
<i>Brachionus quadridentatus brevispinus</i> Ehrenberg, 1832	K	Eut	+	+	–	–	–
<i>Brachionus plicatilis</i> Müller, 1786	K	Pl	–	–	++	–	–
<i>Keratella quadrata</i> (O. F. Müller, 1785)	K	Eut, Pl	+	+	+++	+	+
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	K	Pl	+	–	++	+	+
Семейство Euchlanidae Bartoš, 1959							
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	K	Eut	+	–	++	–	–
Семейство Lecaidae Bartoš, 1959							
<i>Lecane (Monostyla) lammellata</i> (Daday, 1893)	K	Eut	–	–	++	–	–
Семейство Mytilinidae Bartoš, 1959							
<i>Mytilina</i> sp.	–	–	+	–	–	–	–
Отряд Protoramida Markewich, 1990 Семейство Hexarthridae Bartos, 1958							
<i>Hexarthra</i> sp.	–	–	+	–	–	–	–
Cladocera Отряд Anomopoda Sars, 1865 Семейство Daphniidae Straus, 1820							
<i>Scapholeberis rammneri</i> Dumont et Pensaert, 1983*	Π	Ph	+	+	–	+	–
<i>S. mucronata</i> (Sars, 1890)	Π	Ph	–	–	–	+	–
<i>Megafenestra aurita</i> (Fisher, 1849)	Π	Ph	–	+	–	–	–
<i>Simocephalus expinosus</i> (De Geer, 1778)	Π	Ph	–	+	–	+	+
<i>S. vetulus</i> (Müller, 1776)	Π	L, Ph	+	–	+++	–	+
<i>S. congener</i> (Koch, 1841)	Π	L, Ph	+	–	–	–	–
<i>Daphnia curvirostris</i> Eylmann, 1887*	Γ	L	–	+	+++	+	+
<i>D. magna</i> Straus, 1820	Γ	L, Pl	+	+	+	+	+
<i>D. pulex</i> Leydig, 1860	Γ	Eut	+	–	+	+	+
<i>D. longispina</i> O. F. Müller, 1785*	Π	Pl	+	–	+++	+	+
<i>D. hyalina</i> Leydig, 1860*	Π	Pl	–	+	–	–	–
<i>D. galeata</i> Sars, 1864*	Γ	Pl	–	+	–	+	–

Продолжение таблицы 2

Continuation Table 2

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Daphnia</i> sp.	–	–	–	–	***	–	–
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	П	Eut	+	–	–	–	–
<i>C. cf. dubia</i> Richard, 1894*	К	Pl	–	+	–	+	–
<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	П	L	+	–	***	–	–
<i>C. quadrangula</i> (O. F. Müller, 1785)	П	Eut	–	+	–	–	–
<i>C. laticaudata</i> P. E. Müller, 1867	П	L	+	–	–	–	–
Семейство Macrothricidae Norman et Brady, 1867							
<i>Macrothris tabrizensis</i> Dumont et al., 2002*	П	Ph	+	+	–	–	–
Семейство Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894							
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862)	П	Eut	+	+	+	–	–
<i>Alona rustica</i> Scott, 1895**	Г	L	–	+	–	–	–
<i>Chydorus cf. sphaericus</i> O. F. Müller, 1785	К	Eut	+	+	***	+	+
<i>Tretocephala ambigua</i> (Lilleborg, 1901)**	П	Ph	+	–	–	–	–
<i>Oxyurella tenuicaudis</i> (Sars, 1862)	П	Bt, Ph	+	–	–	–	–
Семейство Moinidae Goulden, 1968							
<i>Moina macrocopa</i> (Straus, 1820)	П	L	–	+	+	–	–
Copepoda							
Отряд Cyclopoida Burmeister, 1834							
Семейство Cyclopidae Dana, 1853							
<i>Eucyclops arcanus</i> Alekseev, 1990***	П	Bt, L	–	+	+	+	+
<i>E. serrulatus</i> (Fischer, 1851)	К	Eut	+	–	***	–	–
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	Г	Eut	+	+	+	+	+
<i>Diacyclops limnobioides</i> Kiefer, 1963	П	Pl	+	–	***	–	–
Отряд Calanoida Sars, 1903							
Семейство Diaptomidae Baird, 1850							
<i>Arctodiaptomus (Rhabdodiaptomus) bacillifer</i> (Koelbel, 1885)	П	Eut, L	–	+	+	–	–
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski, 1887)	Г	L	+	–	–	+	+
Отряд Harpacticoida							
Harpacticoida gen. spp.	–	–	+	–	–	–	–
Всего видов: 36			22	19	19	15	12

Примечание: П – палеаркты, Г – голаркты, К – космополиты. Eut – эвритопные, Ph – фитофильные, L – литоральные, Bt – бентические, Pl – планктонные. Находки по годам: оз. Кислое и Аржаан +* только в 2017 г., +** только в 2013 г. Виды подтвердили и определили: * – д. б. н. А. А. Котов (ИПЭЭ, г. Москва), ** – д. б. н. А. Ю. Синев (МГУ, г. Москва), *** – к. б. н. Н. Г. Шевелева (Лимнологический ин-т, г. Иркутск).

по 17–18 видов. Основу численности составляют галофил *Daphnia magna*, эвригаллинные *Daphnia pulex*, *Daphnia longispina*, *Megacyclops viridis*, *Acanthodiaptomus denticornis*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Keratella quadrata*. Во все годы в ядро входит *D. magna*

(32–61 %), только в течение трех лет – *D. pulex* (5–38 %), в 2013 и 2017 гг. возросла численность *D. longispina* (16 и 14 % соответственно), в 2017 г. – *C. reticulata* (9 %). Из веслоногих ракообразных *A. denticornis* и *M. viridis* входят в структурообразующее ядро в 2010

и 2012 гг., в 2013 г. – *A. denticornis* (30 %), в 2017 г. – *M. viridis* (7 %) (рис. 2).

Из группы коловраток только один представитель, *K. quadrata*, достигает уровня 6 % в 2013 г. (рис. 2), в другие годы относительно повышенная плотность (до 0,4 тыс. экз/м³) наблюдается лишь на участке для водопоя. Именно в пределах этого участка озера в 2010 г. были обнаружены 2 экземпляра *Macrothrix tabrizensis*, в 2012 г. плотность в отдельных пробах достигает 0,47 тыс. экз/м³, в 2017 г. – 0,12 тыс. экз/м³.

Годовые значения суммарной численности зоопланктона 26,61–174,04 тыс. экз/м³, биомассы – 6,97–67,50 г/м³ (рис. 3). По биомассе доминирует *D. magna* (79–96 %). Значения индекса Шеннона 1,67–2,19, минимальный показатель (1,67) приходится на 2017 г., что связано с возросшей ролью одного вида

(*D. magna*), максимальное значение (2,19) наблюдается в 2013 г. Отметим стабильность находок *Tretocephala ambigua* во все годы сборов.

Озеро Аржаан. Видовой состав зоопланктона озера Аржаан насчитывает 19 видов (табл. 2). Основу численности определяют: *D. magna* (33–38 %), *Moina macroscopa* (27 %), *Arctodiaptomus bacillifer* (24 %), *Chydorus* cf. *sphaericus* (15 %), *Eucyclops arcanus* (7 %), *Simocephalus expinosus* (6 %), *Brachionus quadridentatus brevispinus* (6 %), *M. viridis* (5 %), *Daphnia hyalina* (5 %). *D. magna* в составе структурообразующего ядра находится в течение двух лет, соотношение остальных таксонов различается по годам (рис. 4).

Численность составляет 53,92 и 105,9 тыс. экз/м³, биомасса – 8,98 и 25,05 г/м³. По биомассе доминирует *D. magna* (75–84 %). От-

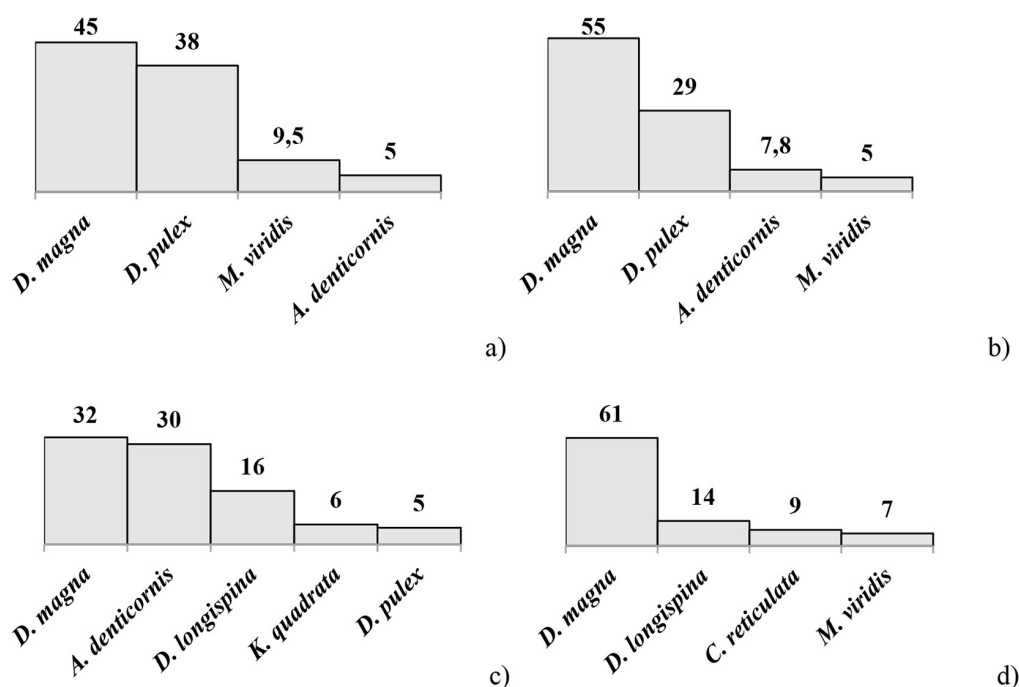


Рис. 2. Ранговое распределение (N_i , %) доминирующих видов зоопланктона в оз. Белое в 2010 г. (a), в 2012 г. (b), в 2013 г. (c), в 2017 г. (d)

Fig. 2. Rank distribution (N_i , %) of the dominant species of zooplankton in Lake Beloye in 2010 (a), in 2012 (b), in 2013 (c), in 2017 (d)

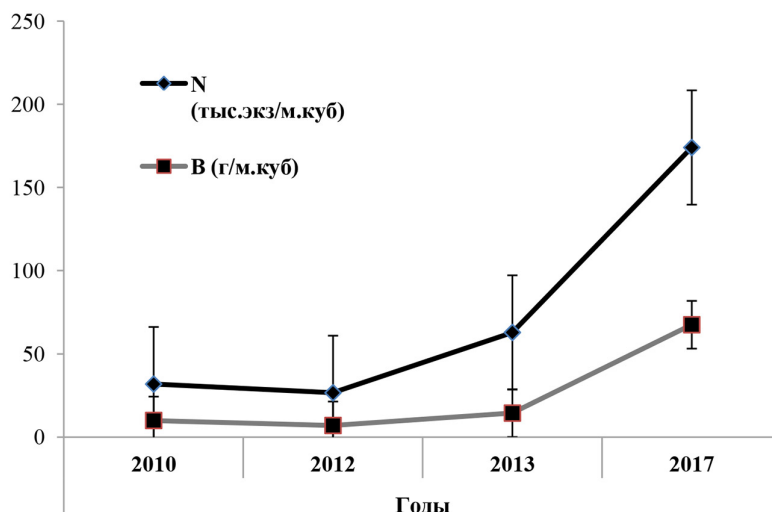


Рис. 3. Показатели численности (N, тыс. экз/м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона в оз. Белом по годам исследования

Fig. 3. The abundance (N) (thousand individuals/m³) and biomass (B) (g/m³) in Lake Beloye

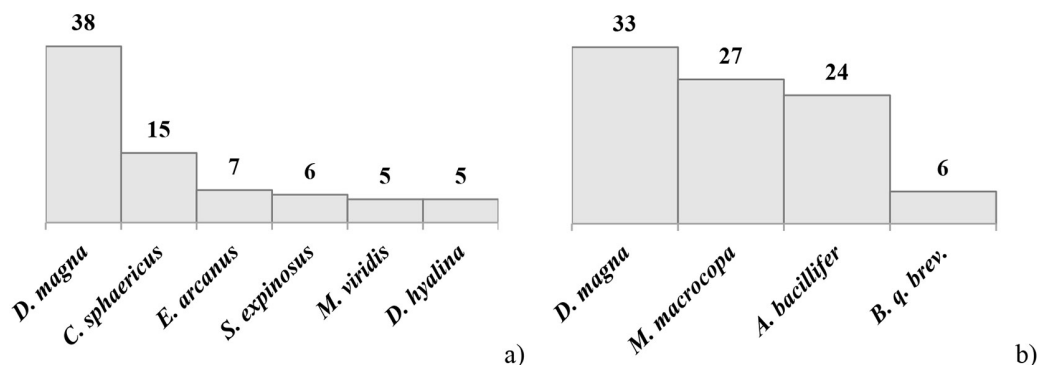


Рис. 4. Ранговое распределение (Ni, %) доминирующих видов зоопланктона в оз. Аржаан в 2013 г. (a), в 2017 г. (b)

Fig. 4. Rank distribution (Ni, %) of the dominant species of zooplankton in Lake Arzhaan in 2013 (a), in 2017 (b)

метим, что *Alona rustica* в единичных экземплярах обнаруживается в оба года сборов, *M. tabrizensis* сохраняет свое присутствие, его плотность в отдельных пробах составляла 0,566 тыс. экз/м³. Значения индекса Шеннона в 2013 г. – 2,23, в 2017 г. – 1,97.

Озеро Кислое. В составе зоопланктона озера Кислого зарегистрировано 19 видов (табл. 2). В 2013 г. найдено 16, в 2017 г. – 9 видов. В 2013 г. основу численности определяют

ракообразные *D. longispina* (54 %) и *A. bacillifer* (36 %), в 2017 г. наблюдается монодоминирование галобионта *Brachionus plicatilis* (98 %). Годовые значения плотности 296,98 и 669,98 тыс. экз/м³, биомассы – 21,46 и 1,46 г/м³. За счет развития «легковесной» коловратки показатели биомассы в 2017 г. невелики. Монодоминирование брахионуса в 2017 г. отразилось на низком значении индекса видового разнообразия – 0,25. В 2013 г. он составил 1,83.

Таблица 3. Индексы сходства видового состава зоопланктона (по Чекановскому-Серенсену)

Table 3. Diversity indices of zooplankton (by Chekanovsky-Serensen)

	Белое	Аржаан	Кислое	Водоем № 1	Водоем № 2
Белое	1	-	-	-	-
Аржаан	0,35	1	-	-	-
Кислое	0,65	0,71	1	-	-
Водоем № 1	0,48	0,59	0,51	1	-
Водоем № 2	0,45	0,41	0,64	0,80	1

В водоемах № 1 и № 2 найдено по 15 и 12 видов, среди которых отметим *E. arcanus* и *Scapholeberis rammneri* (табл. 2).

В целом видовое богатство зоопланктона водоемов находится в диапазоне от 12 до 22. Число найденных видов мы связываем с частотой сборов. Между озерами котловины наблюдается широкий разброс значений индексов видового сходства – от 0,35 до 0,8. Наибольшее значение (0,8) отмечено между водоемами № 1 и № 2, минимальное (0,35) – между озерами Белое и Аржаан (табл. 3). Общие для всех водоемов четыре вида – *D. magna*, *C. cf. sphaericus*, *M. viridis* и *K. quadrata* (табл. 2).

Обсуждение

Опираясь на данные литературы о зоопланктоне оз. Белого, мы можем констатировать некоторые изменения: настоящий список увеличен на 8 таксонов рангом ниже рода в дополнение к ранее известным: *K. quadrata*, *N. acuminata*, *D. longispina*, *D. magna*, *C. cf. sphaericus*, *E. serrulatus*, *M. viridis*, *A. denticornis* (Гундризер, Иванова, 1966; Гундризер и др., 1974). Мы не обнаружили: *Trichocerca elongata* (Gosse, 1886), *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943, *Asplanha priodonta* Gosse, 1850, *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Ceriodaphnia affinis* Lill., 1900, *D. pulex middendorffiana* (Fisher), *Simocephalus expinosus* (Koch, 1841) и *Diaptomus acutibobatus* (Sars, 1903) (Гундри-

зер, Иванова, 1966, Гундризер и др., 1974). Однако новые находки сами по себе мало говорят об изменении фауны, кроме того, за последнее время систематика многих групп планктонных животных сильно изменилась и достаточно трудно сопоставлять таксономические списки разных лет.

Уровень минерализации является одним из ведущих факторов, определяющих особенности видового состава зоопланктона (Alimov, 2008). Зоопланктон исследованных озер представлен пресноводным и солоноватоводным комплексами, массовое развитие получили галофил *D. magna*, галобионт *B. plicatilis* и эвригалинные виды: *E. arcanus*, *A. bacillifer*, *C. reticulata*, *S. expinosus*, *C. cf. sphaericus*, *A. denticornis*, *M. viridis*, *K. quadrata*, *B. q. brevispinus*, в соответствии с данными литературы (Кутикова, 1970; Веснина, 1997; Ермолаева, Бурмистрова, 2005; Ермолаева, 2007; Пенькова и др., 2007; Афонина, 2009; Итигилова, Афонина, 2009; Шевелева и др., 2009; Шевелева и др., 2009а; Макаркина, 2009; Макаркина, Шевелева, 2008; Krylov, 2012; Афонина, Итигилова, 2014; Визер, 2014; Flossner et al., 2005; Forro et al., 2008; Alonso, 2010; Paul, 2012).

В минеральных озерах Забайкалья, Прибайкалья, Западной Сибири *D. magna* является массовым видом, на Алтае ее находки отмечены при минерализации до 17 г/л

(Веснина, 1997; Макаркина, Шевелева, 2008; Макаркина, 2009; Визер, 2014). Солёной оптимум для её развития – свыше 6 г/л (Визер, 2014). В Тыве, в оз. Хаак-Холь (7,4 г/л), *D. magna*, наряду с *E. arcanus* и *A. bacillifer*, составляет основу численности зоопланктона (Кирова, 2020). Находки *D. longispina*, *D. pulex*, *M. macroscopa* и типичного обитателя пресных вод *D. hyalina* в солоноватых водоёмах Тывы также не единичны, возможность их обитания в водах этого типа подкреплена данными других исследований (Афони́на, 2009; Алимов, Мингазова, 2001; Афони́на, Итигилова, 2014; Мухортова, Сабитова, 2014; Кирова, 2020; Alonso, 2010).

Характерные межгодовые колебания численности зоопланктона – следствие взаимодействия природных (экологических) факторов. Увеличение общей плотности может быть вызвано ростом органической нагрузки (Андроникова, 1996). Несомненно, что использование озёр для водопоя поддерживает её определённый уровень. Её увеличение также может быть связано с обмелением озёр (Кальная и др., 2019). Отсутствие промежуточных данных с момента первого обследования оз. Белого до наших дней и временной разрыв в собственных исследованиях создают уязвимость для объективной оценки происходящего. Однако, учитывая активную эксплуатацию оз. Белого в рекреационных целях в 2013 г. (период функционирования международного лагеря с июня по конец августа), мы считаем увеличение численности зоопланктона одним из следствий этого воздействия (Соловьева, 1953; Alimov, Golubkov, 2014). При этом очевидно, что доминирование *D. magna* в оз. Белом (Гундри́зер, Иванова, 1966; Гундри́зер и др., 1974) сохраняется более полувека.

Массовое развитие *M. macroscopa* – таксона, предпочитающего водоёмы богатые органикой, равно как и *B. q. brevispinus* (Кутикова,

1970; Андроникова, 1996; Котов, 2013), также говорит об усилении органической нагрузки на оз. Аржаан.

Колебания уровня режима и изменения минерализации характерны для солёных озёр. Понижение уровня воды в оз. Кислом, повышение минерализации (с 2,95 до 7,5 г/л) и увеличение органической нагрузки (лагерь РГО) привели к кратному увеличению численности зоопланктона в соответствии с данными литературы (Alimov, Golubkov, 2014). Наблюдаемое снижение видового богатства и смена доминирующего комплекса в озере – явления закономерные (по Alimov, 2008).

Сохранение доминирования ветвистоусых ракообразных в озёрах Белое и Аржаан – явление благоприятное, поскольку им присуща мощная фильтрационная способность (Котов, 2013). Высокая численность *B. plicatilis* в оз. Кислом выступает компенсаторным механизмом ввиду почти равноценной фильтрационной активности (49 мл/мг·сут) по сравнению с *D. magna* (54 мл/мг·сут) (Кутикова, 1970).

Нами обнаружены новые для фауны планктона Тывы виды ветвистоусых ракообразных, это *A. rustica*, *Ceriodaphnia* cf. *dubia*. Таксон *A. rustica* в Тыве найден только в оз. Аржаан. На сопредельных региону территориях он известен из водоёмов Байкало-Ленского заповедника, Центральной Якутии, бассейнов рек Верхнего Амура, Калан, Калангуй и Дзелинды (Шабурова, Шевелева, 2009; Шевелева, Шабурова, 2011; Klimovsky et al., 2015). Таксон *C. cf. dubia* обитает в водоёмах на о. Ольхон (Шевелева и др., 2015), Центральной Якутии (Klimovsky et al., 2015), бассейна р. Анадырь (указан как *C. dubia*) (Streletskaya, 2010).

M. tabrizensis в пределах России зарегистрирован только в Тыве (Определитель..., 1995). Здесь его находки не единичны и свя-

заны с солоноватыми степными водоемами (Кирова и др., 2012; Кирова, 2020). По нашим данным, обнаружение *T. ambigua* в Тыве тоже не единичны – этот вид найден в пресных и солоноватых небольших водоемах. Отметим, что *E. arcanus* найден в солоноватых водоемах Улуг-Хемской котловины, в оз. Хаак-Холь он составляет основу численности зоопланктона (Кирова, 2020). В минеральных озерах Забайкалья и Монголии *E. arcanus* – типичный обитатель (Афони́на, Итиги́лова, 2014; Аюуш-сурэн и др., 2013; Афони́на, 2009; Итиги́лова, 2009; Итиги́лова, Афони́на, 2009; Макарки́на, 2009; Макарки́на, Шевелева, 2008; Шевелева, и др., 2009; Flossner et al., 2005; Forro et al., 2008; Alonso, 2010; Paul, 2012).

Единичность находок в Тыве тех или иных видов зоопланктона может быть связана со слабой изученностью региона, что не умаляет вклада в фаунистические исследования в глобальном масштабе, в том числе в понимание закономерностей распространения зоопланктонных видов в степных водоемах (Sinev et al., 2009). Из выделенных А.А. Котовым (Kotov, 2016) восьми фаунистических комплексов ветвистоусых ракообразных, распространенных в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, из числа найденных видов мы можем классифицировать принадлежность к Евразийскому (*Oxyurella tenuicaudis*, *Daphnia curvirostris*, *Megafenestra*

aurita) и горному эндемичному комплексам (*M. tabrizensis*) (Kotov, 2016). В целом видовой список коловраток и ракообразных озер котловины пополнен на 27 видов из 15 родов, 8 семейств, 4 отрядов.

Планируемая прокладка железной дороги Кызыл-Курагино не может не затронуть и без того хрупкие водные экосистемы солоноватых озер Белое и Аржаан, лежащих на пути предполагаемой стройки. Неминуемый техногенный пресс может нарушить гармонию природного баланса между водными и наземными экосистемами, привести к утрате мест обитания редких для фауны России видов беспозвоночных.

Заключение

Видовой состав зоопланктона солоноватых водоемов Турано-Уюкской котловины представлен большей частью эвригалинными видами, большинство из которых имеют палеарктическое распространение. Невысокое видовое разнообразие компенсируется наличием редких для фауны России видов ракообразных. Обнаружение редких видов на протяжении длительного периода свидетельствует о наличии благоприятных условий для продолжения жизнедеятельности этих таксонов, что повышает ценность самих водоемов, уже являющихся уникальными объектами природы.

Список литературы / References

- Алекин О.А. (1970) *Основы гидрохимии*. Л., Гидрометеорологическое издательство, 200 с. [Alekin O. A. (1970) *Fundamentals of hydrochemistry*. Leningrad, Hydrometeorological Publishing House, 200 p. (in Russian)]
- Алимов А.Ф., Мингазова Н.М. (2001) *Уникальные экосистемы солоноватоводных карстовых озер Среднего Поволжья*. Казань, Издательство Казанского университета, 256 с. [Alimov A. F., Mingazova N. M. (2001) *Unique ecosystems of brackish karst lakes in the Middle Volga region*. Kazan, Kazan University, 256 p. (in Russian)]
- Андроникова И.Н. (1996) *Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов*. СПб., Наука, 189 с. [Andronikova I. N. (1996)

Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of different trophic types. St. Petersburg, Nauka, 189 p. (in Russian)]

Афони́на Е. Ю. (2009) Циклопы (Cyclopoida) минеральных озер Забайкалья. *Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна*. Т. 2., Книга 1. Новосибирск, Наука, с. 465–467 [Afonina E. Y. (2009) Cyclops (Cyclopoida) of mineral lakes of Zabaikalye. *Annotated list of fauna of Lake Baikal and its catchment basin*. Vol. 2. Book 1. Novosibirsk, Nauka, p. 465–467 (in Russian)]

Афони́на Е. Ю., Итиги́лова М. Ц. (2014) Зоопланктон соленых озер в разные периоды наполнения (Забайкальский край). *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*, 10: 38–42 [Afonina E. Y., Itigilova M. T. (2014) Zooplankton of saline lakes at the different filling periods (Zabaikalsky Krai). *International Journal of Applied and Fundamental Research* [Mezhdunarodnyi zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy], 10: 38–42 (in Russian)]

Аюушсүрэн Ч., Шевелева Н. Г., Аров И. В. (2013) Таксономический состав зоопланктона и морфология редких видов в озерах бассейна Улаагчны Хар (Западная Монголия). *Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология»*, 6(2): 117–127 [Ayushsuren Ch., Sheveleva N. G., Arov I. V. (2013) Taxonomic composition of zooplankton and morphology of rare species in lakes of Ulaagchny Khar basin (Western Mongolia). *The Bulletin of Irkutsk State University. Series «Biology. Ecology»* [Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Biologiya. Ecologiya»], 6(2): 117–127 (in Russian)]

Веснина Л. В. (1997) Особенности биоты мезогалинных озер Алтайского края. *Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование: Материалы научной конференции, посвященной 50-летию деятельности Новосибирского отделения Сибрыб НИИПроект (июль, 1997 г.)*. Новосибирск, Наука, с. 204–206 [Vesnina L. V. (1997) The specific features of biota of mesohaline lakes in the Altai territory. *Biological productivity of reservoirs in Western Siberia and their rational use: Materials of scientific conference, dedicated to the 50th anniversary of the activities of the Novosibirsk branch of Sibryb NIIProekt (July, 1997)*. Novosibirsk, Nauka, p. 204–206 (in Russian)]

Визер Л. С. (2014) Зоопланктон солоноватых водоёмов Западной Сибири (на примере Чановской озёрной системы). *Автореферат дис. ... д-ра биол. наук*. Тюмень, 32 с. [Vizer L. S. (2014) *Zooplankton of brackish water bodies of Western Siberia (a case study of the Chanovsky lake system)*. *Abstract of the D. Sc. dissertation*. Tyumen, 32 p. (in Russian)]

Гундри́зер А. Н., Иванова М. А. (1966) Безрыбные озера Тувы и возможное их рыбохозяйственное использование. *Вопросы зоологии*. Томск, Томский университет, с. 48–49 [Hundrieser A. N., Ivanova M. A. (1966) Fishless lakes of Tuva and their possible fishery usage. *Issues of Zoology*. Tomsk, Tomsk University, p. 48–49 (in Russian)]

Гундри́зер А. Н., Попков В. К., Иванова М. А. (1974) Предварительные результаты и перспективы акклиматизации сиговых в водоемах Тувинской АССР. *Биология и биофизика: Материалы итоговой науч. конф. НИИ биологии и биофизики ТГУ по законченным в 1973 г. темам*. Томск, Томский ун-т, с. 29–40 [Hundrieser A. N., Popkov V. K., Ivanova M. A. (1974) Preliminary results and perspectives of acclimatization of whitefish in water bodies of the Tuva ASSR. *Biology and Biophysics: Materials of the final scientific conference at Research Institute of Biology and Biophysics of TSU on subjects completed in 1973*. Tomsk, Tomsk University, p. 29–40 (in Russian)]

Ермолаева Н. И. (2007) Ветвистоусые рачки озерных систем юга Западной Сибири. *Ветвистоусые ракообразные: Систематика и биология. Материалы Всероссийской школы-конференции*. Борок, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, с. 249–253 [Yermolaeva N. I. (2007) Cladocerans of lake systems of the South of Western Siberia. *Cladocerans: Taxonomy and biology. Proceedings of the All-Russian School-Conference*. Borok, Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, p. 249–253 (in Russian)]

Ермолаева Н. И., Бурмистрова О. С. (2005) Влияние минерализации на зоопланктон озера Чаны. *Сибирский экологический журнал*, 12(2): 253–247 [Yermolaeva N. I., Burmistrova O. S. (2005) Influence of mineralization on zooplankton of the Lake Chany. *Siberian Ecological Journal [Sibirskii ekologicheskii zhurnal]*, 12(2): 253–247 (in Russian)]

Итигилова М. Ц. (2009) Каланоиды (Calanoida) минеральных озер Забайкалья. *Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна*. Т. 2, Книга 1. Новосибирск, Наука, с. 463–464 [Itigilova M. Ts. (2009) Calanoida of mineral lakes of Zabaykalye. *Annotated list of fauna of Lake Baikal and its catchment basin*. Vol. 2, Book 1. Novosibirsk, Nauka, p. 463–464 (in Russian)]

Итигилова М. Ц., Афонина Е. Ю. (2009) Ветвистоусые (Ctenopoda, Anomopoda) минеральных озер Забайкалья. *Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна*. Т. 2., Книга 1. Новосибирск, Наука, с. 468–472 [Itigilova M. Ts., Afonina E. Y. (2009) Cladocera (Ctenopoda, Anomopoda) in mineral lakes of Transbaikalia. *Annotated list of fauna of Lake Baikal and its catchment basin*. Vol. 2, Book 1. Novosibirsk, Nauka, p. 468–472 (in Russian)]

Кальная О. И., Аюнова О. Д., Хвашевская А. А. (2019) О гидрохимическом состоянии озер Турано-Уюкской котловины (Тува). *Записки Усть-Каменогорского филиала Казахского Географического общества. Научный журнал, Вып. 13. Географические и геоэкологические исследования, их роль в современной науке. Материалы международной научно-практической конференции 27–28 марта 2019 г. Усть-Каменогорск*, с. 94–101 [Kalnaya O. I., Ayunova O. D., Khvashchevskaya A. A. (2019) On the hydrochemical state of the lakes in Turano-Uyuk basin (Tuva). *Notes of the Ust-Kamenogorsk Branch of the Kazakh Geographical Society. Scientific journal. Issue 13. Geographical and geoeological research, its role in modern science. Proceedings of the international scientific and practical conference, March 27–28, 2019. Ust-Kamenogorsk*, p. 94–101 (in Russian)]

Кирова Н. А. (2010) Зоопланктон озера Белое (Тува). *Материалы III Международной научно-практической конференции «Биодиверситология: современные проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия», г. Чебоксары, 1–2 декабря 2010 г.* Чебоксары, с. 47–48 [Kirova N. A. (2010) Zooplankton of Lake Beloye (Tuva). *Proceedings of the international scientific-practical conference «Biodiversitology: modern problems of the study and conservation of biological diversity». Cheboksary, 1–2 December 2010*. Cheboksary, p. 47–48 (in Russian)]

Кирова Н. А. (2020) Особенности видового состава зоопланктона минерализованных водных объектов особо охраняемых природных территорий Улуг-Хемской котловины (Республика Тува). *Поволжский экологический журнал*, 4: 398–414 [Kirova N. A. (2020) Species composition features of zooplankton in mineralized water bodies from specially protected natural territories in Ulug-Khem basin (Republic of Tuva). *Povolzhskiy Journal of Ecology [Povolzhskii ekologicheskii zhurnal]*, 4: 398–414 (in Russian)]

Кирова Н. А., Шевелева Н. Г., Синев А. Ю. (2012) Кладоцеры и копеподы водоемов Республики Тыва. *Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. М-лы лекции и докладов Международной школы-конференции. Борок, 5–9 ноября 2012 г.* Борок, с. 201–203 [Kirova N. A., Sheveleva N. G., Sinev A. Y. (2012) Cladocera and copepods of the water bodies of the Republic of Tyva. *Current issues in the study of crustaceans of continental waters. Lectures and reports of the International school-conference. Borok, November 5–9, 2012.* Borok, p. 201–203 (in Russian)]

Котов А. А. (2013) *Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera)*. М., КМК, 638 с. [Kotov A. A. (2013) *Morphology and phylogeny of Anomopoda (Crustacea: Cladocera)*. Moscow, KMK, 638 p. (in Russian)]

Кутикова Л. А. (1970) *Коловратки фауны СССР (Rotatoria)*. Ленинград, Наука, 744 с. [Kutikova L. A. (1970) *Rotifera of the USSR (Rotatoria)*. Leningrad, Nauka, 744 p. (in Russian)]

Макаркина Н. В. (2009) *Структура и функционирование зоопланктона степных бессточных озёр Байкальской Сибири. Автореф. дис. канд. биол. наук.* Улан-Удэ, 19 с. [Makarkina N. I. (2009) *The structure and functioning of zooplankton of inland lakes in the steppe of the Baikal Siberia. Abstract of Candidate of Biol. Sciences thesis.* Ulan-Ude, 19 p. (in Russian)]

Макаркина Н. В., Шевелева Н. Г. (2008) Видовой состав и продуктивность зоопланктона Тажеранских солоноватых озёр (Прибайкалье). *Вестник Томского государственного университета*, 316: 190–195 [Makarkina N. I., Sheveleva N. G. (2008) Species composition and productivity of zooplankton in Tazheran brackish lakes (Pribaikalye). *Tomsk State University Journal [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta]*, 316: 190–195 (in Russian)]

Мухортова О. В., Сабитова Р. З. (2014) Зоопланктон озера Асликуль (Республика Башкортостан). *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*, 16(5): 257–263 [Mukhortova O. V., Sabitova R. Z. (2014) Zooplankton of the Lake Aslikul (Republic of Bashkortostan). *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences [Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk]*, 16(5): 257–263 (in Russian)]

Мэгарран Э. (1992) *Экологическое разнообразие и его измерение*. Москва, Мир, 182 с. [Magurran A. (1992) *Ecological diversity and its measurement*. Moscow, Mir, 182 p. (in Russian)]

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные (1995) Цалолихин С. Я. (ред.) СПб., Наука, 627 с. [Key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 2. Crustacea (1995) Tsalolikhin S. Y. (ed.) St. Petersburg, Nauka, 627 p. (in Russian)]

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон (2010) Москва, Изд-во КМК, 495 с. [Key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters in European Russia. Vol. 1. Zooplankton (2010) Moscow, KMK, 495 p. (in Russian)]

Пенькова О. Г., Шевелева Н. Г., Аров И. В., Коровякова И. В., Макаркина Н. В. (2007) Гидрофауна Тажеранских степных озёр. *Труды прибайкальского национального парка. Вып. 2.* Иркутск, ИГУ, с. 86–111 [Penkova O. G., Sheveleva N. G., Arov I. V., Korovyakova I. V., Makarkina N. V. (2007) Hydrofauna of Tazheran steppe lakes. *Works of the Baikal National Park. Issue 2.* Irkutsk, Irkutsk State University, p. 86–111 (in Russian)]

Пиннекер Е. В. (1968) *Минеральные воды Тувы*. Кызыл, Тувинское книжное издательство, 84 с. [Pinneker E. V. (1968) *Mineral waters of Tuva*. Kyzyl, Tuvinian Book Publisher, 84 p. (in Russian)]

Постановление правительства Республики Тыва от 28.02.2007 № 294 «О памятниках природы республиканского значения на территории Республики Тыва» URL: <http://www.oopt.aari.ru/doc/Постановление-правительства-Республики-Тыва-от-28082007-№ 294-2007 oopt.aari.ru/oopt/Озеро-Белое-4> (дата обращения 10.08.2020) [Resolution of the Government of the Republic of Tyva dated 28.02.2007 No. 294 «On natural landmarks of national significance on the territory of the Republic of Tyva» URL: <http://www.oopt.aari.ru/doc/Постановление-правительства-Республики-Тыва-от-28082007-№ 294-2007 oopt.aari.ru/oopt/Озеро-Белое-4> (accessed 10.08.2020) (in Russian)]

Ривьер И. К., Лазарева В. И., Гусаков В. А. Жгарева Н. Н., Столбунова В. Н. (2001) Мезофауна верхневолжских водохранилищ (1953–2001). *Экологические проблемы Верхней Волги*. Ярославль, с. 409–412 [Rivyer I. K., Lazareva V. I., Gusakov V. A., Zhigareva N. N., Stolbunova V. N. (2001) Mesofauna of the Upper Volga reservoirs (1953–2001). *Ecological problems of the Upper Volga*. Yaroslavl, p. 409–412 (in Russian)]

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем (1992) Абакумов В. А. (ред.) СПб, Гидрометеиздат, 318 с. [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems (1992) Abakumov V. A. (ed.) St Petersburg, Hydrometeizdat, 318 p. (in Russian)]

Соловьева Т. А. (1953) Купание как причина загрязнения воды. *Гигиена и санитария*, 3: 55–58 [Solovieva T. A. (1953) Bathing as a cause of water pollution. *Hygiene and Sanitation* [Gigiena i sanitariya], 3: 55–58 (in Russian)]

Фомичева В. Н., Леонидова Н. Л., Горин Н. В. (1966) *Отчет о комплексном обследовании гидроминеральных и грязевых ресурсов Тувинской АССР. Т. I*. М., Министерство здравоохранения СССР, Центральный институт курортологии и физиотерапии, Контора «Геоминвод», 288 с. [Fomicheva V. N., Leonidova N. L., Gorin N. V. (1966) *Report on a comprehensive survey of hydrothermal and mud resources of the Tuva ASSR. Vol. I*. Moscow, Ministry of Health of the USSR, Central Institute of Balneology and Physiotherapy, Geominvod, 288 p. (in Russian)]

Шабурова Н. И., Шевелева Н. Г. (2009) Структура и состав зоопланктона разнотипных малых прибрежных озер северо-западной части Байкала (мыс Большой Солонцовый). *Вестник Томского государственного университета*, 322: 252–257 [Shaburova N. I., Sheveleva N. G. (2009) Structure and composition of zooplankton in multi-type small littoral lakes of North-Western Baikal (Cape Bolshoy Solontsovy). *Tomsk State University Journal* [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 322: 252–257 (in Russian)]

Шевелева Н. Г., Итигилова М. Ц., Дулмаа А. (2009) Коловратки (Rorifera), листоногие (Anostraca), ветвистоусые (Cladocera) и веслоногие (Copepoda) солоноватых и соленых озер Монголии. *Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна*. Том 2, Книга 1. с. 631–636 [Sheveleva N. G., Itigilova M. Ts, Dulmaa A. (2009) Rotifers (Rorifera), fairy shrimp (Anostraca), cladocerans (Cladocera) and copepods (Copepoda) of brackish and salt lakes of Mongolia. *Annotated list of fauna of Lake Baikal and its catchment basin*. Volume 2, Book 1, p. 631–636 (in Russian)]

Шевелева Н. Г., Пенькова О. Г., Макаркина Н. А. (2009а) Коловратки (Rotifera), ветвистоусые (Anomopoda), веслоногие (Diaptomida, Cyclopoida) солоноватых озер Прибайкалья. *Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна*. Том 2, Книга 1, с. 48–55 [Sheveleva N. G., Penkova O. G., Makarkina N. A. (2009a) Rotifers (Rotifera), cladocerans

(Anomopoda), copepods (Diaptomida, Cyclopoida) of brackish lakes of the Baikal region. *Annotated list of fauna of Lake Baikal and its catchment basin*. Volume 2, Book 1, p. 48–55 (in Russian)]

Шевелева Н. Г., Шабурова Н. И. (2011) Особенности видового состава зоопланктона водных объектов Байкало-Ленского и Байкальского биосферного заповедников. *Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология»*, 4(3): 99–108 [Sheveleva N. G., Shaburova N. I. (2011) Characteristics of zooplankton species composition in adjacent lakes of Baikal-Lensky State and Baikal Biosphere Reserves. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series «Biology. Ecology»* [Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Biologiya. Ecologiya»], 4(3): 99–108 (in Russian)]

Шевелева Н. Г., Шабурова Н. И., Пенькова О. Г. (2015) Особенности видового состава и количественных показателей зоопланктона внутренних водоемов острова Ольхон (Байкал). *Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов: материалы I Всероссийской научной конференции, г. Петропавловск-Камчатский, 7–9 октября 2015 г.* Петропавловск-Камчатский, с. 137–141 [Sheveleva N. G., Shaburova N. I., Penkova O. G. (2015) Features of the species composition and quantitative parameters of zooplankton in inland water bodies of Olkhon Island (Baikal). *The current state and methods of studying the ecosystems of inland water bodies: Proceedings of the I All-Russian Scientific Conference in Petropavlovsk-Kamchatsky, October 7–9, 2015*. Petropavlovsk-Kamchatsky, p. 137–141 (in Russian)]

Alimov A. F. (2008) Relations between biological diversity in continental waterbodies and their morphometry and water mineralization. *Inland Water Biology*, 1(1): 1–6

Alimov A. F., Golubkov M. S. (2014) Lake eutrophication and community structure. *Inland Water Biology*, 7(3): 185–191

Alonso M. (2010) Branchiopoda and Copepoda (Crustacea) in Mongolian saline lakes. *Mongolian Journal of Biological Sciences*, 8(1): 9–16

Flossner D., Horn W., Paul M. (2005) Notes on the cladoceran and copepod fauna of the Uvs Nuur Basin (Northwest Mongolia). *International Review of Hydrobiology*, 90(5–6): 580–595

Forro L., Korovchinsky N. M., Kotov A. A., Petrusek A. (2008) Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 177–184

Klimovsky A. I., Bekker E. I., Sinev A. Y., Korovchinsky N. M., Smirnov N. N., Kotov A. A. (2015) Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) of central Yakutia. 4. Taxonomic-faunal and zoogeographical analyses. *Zoologicheskii Zhurnal*, 94(12): 1367–1378

Kotov A. A. (2016) Faunistic complexes of the Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) of Eastern Siberia and the Far East of Russia. *Biology Bulletin*, 43(9): 970–987

Krylov A. V. (2012) The species composition of zooplankton in waterbodies and watercourses of the great lakes depression. *Inland Water Biology*, 5(3): 266–273

Paul M. (2012) *Limnological aspects of the Uvs Nuur Basin in northwest Mongolia*. PhD thesis. Technischen Universitaet Dresden, 201 p.

Sinev A. Y., Alonso M., Sheveleva N. G. (2009) New species of *Alona* from South-East Russia and Mongolia related to *Alona salina* Alonso, 1996 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae). *Zootaxa*, 2326: 1–23

Streletskaya E. A. (2010) Review of the fauna of Rotatoria, Cladocera, and Copepoda of the basin of the Anadyr' River. *Contemporary Problems of Ecology*, 3(4): 469–480

DOI 10.17516/1997-1389-0374

УДК 595.7*595.78*581.526.53

Outbreaks of *Lymantria dispar* (L.) in Tyva, Research History

Stanislav N. Fomin^{*a},
Valentin V. Barinov^b and Vladimir S. Myglan^b

^a*Centre of Forest Health of Krasnoyarsk Krai*
Branch of the Russian Centre of Forest Health
Krasnoyarsk, Russian Federation
Siberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 27.04.2020, received in revised form 12.03.2022, accepted 14.03.2022

Abstract. The gypsy moth *Lymantria dispar* (L., 1758) is a widespread and damaging forest pest in the Republic of Tyva. Outbreaks of the phytophage lead to chronic weakening of trees and reduction in their growth and seed germination capacity. From 1950 to 2004, studies of gypsy moth in Tyva were carried out by researchers taking part in forest health surveys headed by such scientists as O. A. Kataev, V. P. Grechkin, G. I. Golutvin, V. A. Sevastyanyuk, N. I. Berdnikov, V. V. Popov, A. A. Liberman, and others. The researchers have described the phenology of the gypsy moth and its regional morphological and bioecological features. The present work attempts, based on the generalization of the accumulated data on gypsy moth in Tyva, to restore the chronology of pest outbreaks, show their spatial coverage, and propose approaches to their reconstruction over a longer period in the Republic of Tyva. The results of the study showed that in Tyva, four outbreaks of gypsy moth, which occurred in 1950, 1969–1983, 1993–2004, and 2018, were detected. Outbreaks were of a protracted nature and simultaneously covered up to 80 % of forest districts (in some years, the area affected by the pest reached half a million hectares or more). The most intense outbreaks were observed in the central part of the Republic, in the warm conditions of larch and birch forests – in the Kaa-Khem, Tandinsky, Tes-Khem, and Shagonarsky forest districts.

Keywords: gypsy moth, outbreaks, dendrochronology, forest-steppe, Republic of Tyva.

Acknowledgements. The research was supported by Russian Science Foundation (project No. 19–14–00028).

© 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: fsn055@mail.ru

ORCID: 0000-0002-3582-3440 (Barinov V.); 0000-0002-5268-653X (Myglan V.)

Вспышки массового размножения *Lymantria dispar* (L.) в Республике Тыва, история исследований

С. Н. Фомин^а, В. В. Баринов^б, В. С. Мыглан^б

^аФилиал федерального бюджетного учреждения

«Российский центр защиты леса»

«Центр защиты леса Красноярского края»

Российская Федерация, Красноярск

^бСибирский федеральный университет

Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (L., 1758) – широко распространенный опасный вредитель лесов Республики Тыва. Вспышки массового размножения фитофага приводят к хроническому ослаблению древостоев, потере прироста и урожайности семян. За период с 1950 по 2004 г. исследованием непарного шелкопряда в Тыве занимались сотрудники лесопатологических экспедиций под руководством таких ученых, как О. А. Катаев, В. П. Гречкин, Г. И. Голутвин, В. А. Севастьянюк, Н. И. Бердников, В. В. Попов, А. А. Либерман и многие другие. Исследователями была описана фенология непарного шелкопряда, его региональные морфологические и биоэкологические особенности. В представленной работе на основе обобщения накопленных материалов по непарному шелкопряду была предпринята попытка восстановить хронологию вспышек численности вредителя, показать их территориальный охват и предложить подходы по их реконструкции за более длительный период в Республике Тыва. Результаты исследования показали, что в республике документально зафиксированы четыре вспышки массового размножения непарного шелкопряда, приходящиеся на 1950 (конец вспышки), 1969–1983, 1993–2004 гг. и с 2018 г. по настоящее время. Они носили затяжной характер и охватывали одновременно до 80 % лесничеств (в отдельные годы площадь очагов достигала полумиллиона гектар и более). Самые интенсивные вспышки наблюдались в центральной (котловинной) части республики, в хорошо прогреваемых лиственничных и березовых лесах – в Каа-Хемском, Тандинском, Тес-Хемском и Шагонарском лесничествах.

Ключевые слова: непарный шелкопряд, вспышки массового размножения, дендрохронология, лесостепь, Республика Тыва.

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта РНФ (проект № 19–14–00028).

Цитирование: Фомин, С. Н. Вспышки массового размножения *Lymantria dispar* (L.) в Республике Тыва, история исследований / С. Н. Фомин, В. В. Баринов, В. С. Мыглан // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(1). С. 48–71. DOI: 10.17516/1997-1389-0374

Введение

Непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (L., 1758) – один из самых распространенных и опасных вредителей леса в Северной Америке, Евразии и ряде стран Африки (Кожанчиков, 1950; Giese, Schneider, 1979). Хорошо известно, что гусеницы непарного шелкопряда способны к поеданию около шестисот видов растений, что приводит к значительному ущербу для лесного хозяйства (Кожанчиков, 1950). Так, только в США за 1990 г. при объединении шелкопрядом деревьев на площади около 3 млн га ущерб исчислялся миллионами кубических метров древесины (Кузнецов, Чистяков, 2000). В России за весь период регулярных наблюдений с 1977 г. наибольшие площади очагов массового размножения непарного шелкопряда были отмечены в 2014 г. – около 2 млн га (Обзор..., 2018б). Помимо прямого ущерба, наносимый шелкопрядом вред лесам выражается в потере прироста, урожайности семян, устойчивости древостоев к пожарам и отсутствию возобновления (Отчет..., 2004).

Если обратиться к истории, то первые упоминания о фитофаге в России приходятся на 1837 г., когда резкое увеличение его численности отмечалось в лесах Поволжья, в Ростовской, Воронежской и Пензенской областях, в Республике Башкирии, в горных лесах Крыма и предгорьях Кавказа (Воронцов, 1958). На территории Сибири он впервые был описан в августе 1903 г. А.А. Мейнгардом по экземплярам бабочек, пойманных им в долине реки Ус близ села Усинское (Мейнгард, 1912). Отечественными исследователями опубликовано значительное количество работ о непарном шелкопряде в России (Бей-Бейко, 1924; Келус, 1939, 1941; Воронцов, 1958, 1977; Ильинский, 1959; Кондаков, 1963; Ильинский, Тропин, 1965; Бенкевич, 1966; Алексеева, 1969; Рожков, Васильева, 1982; Гниненко,

1986, 1988; Эпова, Плешанов, 1988; Вшивкова, 2002; Ижевский, 2008; Лямцев, 2013, 2014, 2018; Максимов, Марущак, 2013 и др.).

Тем не менее, несмотря на значительный объем информации, для отдельных регионов России эколого-популяционные особенности непарного шелкопряда остались не раскрыты. К такому региону относится Республика Тыва, где до сих пор отсутствует единая хронология вспышек (продолжительность и периодичность) массового размножения непарного шелкопряда и их территориально-го охвата.

Материалы и методы

Материалами для настоящей статьи послужили данные научной литературы, отчеты по лесопатологическому обследованию лесов Тывы с 1950 по 2004 г. (Отчет..., 1951, 1958, 1963–1964, 1974, 1975а, б, 1976, 1980, 1981, 1982, 1983, 1984–1985, 1985–1986а, б, 1986–1987, 1987–1988, 1994–1995, 2000, 2001, 2004), обзоры санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2003–2020 гг. (Обзор..., 2004–2021), включающие результаты лесопатологического мониторинга, проведенного С.Н. Фоминым совместно с сотрудниками филиала ФБУ «Рослесозащита» – «ЦЗЛ Республики Тыва» в 2004–2018 гг.

Районом проведения лесопатологических наблюдений являлась Республика Тыва – приграничный субъект Российской Федерации, расположенный в азиатской части России на границе с Монголией. Территория республики составляет 168604 км². Климат Республики Тыва резко континентальный, что обусловлено географическим положением среди горных хребтов в удалении на тысячи километров от океана. Среднемесячная температура самого теплого летнего месяца июля 20 °С, а в горах на высоте 1300–1400 м около

12 °С. Период с температурами выше 10 °С составляет 100–125 дней в долинах, в горах на высоте от 1400 м 80–50 дней. Средняя температура января котловинной части Тывы минус 32,2 °С, а горной на высоте 1500 м минус 22 °С (Бахтин, 1968; Ефимцев, 1957).

Общая площадь земель занятых лесными насаждениями в Республике Тыва составляет 8055,88 тыс. га (табл. 1). Основными лесобразующими породами в Тыве являются лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb), сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth.) и тополь лавролистный (*Populus laurifolia* Ledeb) (Лесной план..., 2018).

Все наименования лесхозов в статье в связи с вступлением в силу нового Лесного кодекса Российской Федерации (2006) приведены в соответствии с современными требованиями и по отношению к ним используется термин «лесничество». Все территории со-

временных лесничеств совпадают с территориями одноименных лесхозов.

Результаты

Первые упоминания о непарном шелкопряде в Республике Тыва встречаются в работах А. И. Черепанова. В 1947–1948 гг. он, являясь руководителем и участником экспедиции Новосибирского медико-биологического института, наблюдал очаги этого вида повсеместно. В своих статьях А. И. Черепанов (1949, 1950, 1955, 1956) отмечал, что фитофаг в республике является одним из самых распространенных и опасных вредителей березовых, тополиных, осиновых, елово-пихтовых и лиственничных насаждений (рис. 1).

В 1950 г. в Тыве проводилось первое комплексное лесопатологическое обследование ленинградской экспедицией под руководством О. А. Катаева. Исследователи установили, что в 1949 г. очаги массового

Таблица 1. Характеристика лесов Республики Тыва

Table 1. Characterization of the forests in the Republic of Tyva

Лесничество	Площадь, занятая лесными насаждениями, тыс. га	Площадь основных хвойных и мягколиственных лесобразующих пород, тыс. га			
		Лиственница сибирская	Сосна кедровая сибирская	Берёза бородавчатая	Тополь лавролистный
Каа-Хемское	2346,800	985,089	915,229	136,418	1,782
Туранское	473,473	255,648	189,343	8,445	
Кызылское	227,964	140,934	77,816	0,933	2,927
Балгазынское	72,150	30,855	17,348	14,244	
Тандинское	218,339	126,497	65,166	15,036	0,302
Тес-Хемское	617,041	372,575	161,347	4,278	4,469
Шагонарское	394,632	249,067	104,035	25,250	5,956
Чаданское	592,801	369,425	174,828	3,523	71,108
Барун-Хемчикское	329,317	286,106	33,986	1,435	1,902
Тоджинское	2783,363	1118,602	1485,738	30,672	
Всего по лесничествам	8055,880	3934,798	3224,836	240,234	88,446



Рис. 1. Гусеница непарного шелкопряда, поедающая хвою лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. (Фото С.Н. Фомин, Туранское лесничество, июль 2018 г.)

Fig. 1. A larva of the gypsy moth feeding on the needles of Siberian larch *Larix sibirica* Ledeb. (Photo by S. N. Fomin, Turan forestry, July 2018)

размножения непарного шелкопряда наблюдались в окрестностях г. Кызыла. Все деревья и кустарники в черте населенного пункта и за его пределами были заселены гусеницами, а в августе белые бабочки массово кружили возле источников искусственного света. В отчете О.А. Катаева указывалось, что данный очаг фитофага в 1950 г. не получил своего развития и затух. В этом же году экспедицией были зафиксированы затухающие очаги непарного шелкопряда в Каа-Хемском и Шагонарском лесничествах на общей площади около 60 тыс. га. Исследования в очагах не проводились, так как плановые работы экспедицией велись только в Чаданском лесничестве, в очагах сибирского коконопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908 (Отчет..., 1951). В последующие 18 лет (1951–1968 гг.) очаги непарного шелкопряда в Тыве не наблюдались (Отчет..., 1958, 1963–1964, 1974).

Несмотря на это, единичные гусеницы фитофага летом 1958 г. встречались повсеместно в лесах Тывы. Их окукливание началось в начале июля, а первые бабочки отмечались в конце месяца. Лёт имаго продолжался до конца августа. Т.И. Нальняева отмечала, что массовое размножение непарного шелкопряда в республике – явление довольно частое, а гусеницы объедают хвою лиственницы наравне с сибирским коконопрядом. Исследователь указывала и на то, что излюбленным местом кладки яиц непарным шелкопрядом были трещины скал (Нальняева, 1960). Важная информация была приведена в отчете начальника лесопатологической партии В.П. Гречкина (Отчет..., 1958), из которого следует, что в 1958 г. во всех обследуемых ими очагах сибирского коконопряда повсеместно встречаются старые яйцекладки непарного шелкопряда. В связи с этим им было выдвинуто предположение, что очаги

непарного шелкопряда и сибирского коконопряда приурочены к одним и тем же насаждениям. Впервые в отчете появляется информация о том, что резервациями непарного шелкопряда в Тыве служат смешанные лиственнично-березовые леса в долинах рек. Очаги массового размножения непарного шелкопряда в Тыве в 1958 г. В.П. Гречкиным не выявлены.

Следующее комплексное лесопатологическое обследование в Тыве было проведено в 1969 г., когда вспышка массового размножения непарного шелкопряда возникла в Каа-Хемском лесничестве на общей площади в 4860 га. Вспышке предшествовала сильнейшая засуха 1968 г. Работы проводились лесопатологической партией под руководством Г.И. Голутвина в Каа-Хемском, Балгазынском, Тандинском, Туранском, Кызылском, Чаданском, Барун-Хемчикском лесничествах до 1975 г. (Отчет..., 1974). За весь период работы партии очаги непарного шелкопряда были зафиксированы только в Каа-Хемском лесничестве, площадь которых к концу 1974 г. увеличилась в 45 раз и составила 219,380 тыс. га. Начальник лесопатологической экспедиции Г.И. Голутвин указывал на сопряженность очагов сибирского коконопряда и непарного шелкопряда, в которых непарный шелкопряд в отличие от сибирского коконопряда активно объедает и лиственницу сибирскую и березу бородавчатую. В отчете лесопатологической партии отмечалось, что размеры бабочек непарного шелкопряда в Тыве превышают размеры бабочек того же пола в Красноярской крае (Кондаков, 1963). Так, размах крыльев самок в Тыве составляет 66–112 мм, в среднем 89 мм, самцов 42–58 мм, в среднем 50 мм, тогда как в Красноярском крае размеры составили 64–71 мм, в среднем 67,5 мм для самок и 43–50 мм, в среднем 46,5 мм для самцов. В качестве важной отличительной осо-

бенности непарного шелкопряда отмечалось наличие яйцекладок за пределами лесных массивов, на скальных образованиях, и лишь изредка их можно было найти на комлевой части деревьев (Отчет..., 1974), что согласуется с наблюдениями, сделанными ранее Т.И. Нальняевой (1960).

В 1975–1976 гг. обследование в Тыве проводила московская экспедиция под руководством В.А. Севастьянюка. Проведенные наблюдения показали, что вспышка непарного шелкопряда (начавшаяся в 1969 г.) прогрессирует и распространилась на территорию еще четырех лесничеств: Туранского, Кызылского, Балгазынского и Тандинского (общая площадь очагов составила 340,535 тыс. га.). Исследователи установили, что основной кормовой породой для непарного шелкопряда в Тыве является лиственница сибирская, при питании которой плодовитость бабочек оказалась на 42 % выше, чем при питании березой (Отчет..., 1975б). Изучение миграционной активности гусениц непарного шелкопряда позволило установить, что они массово переносятся ветром на значительные расстояния – до 35 км, а отдельные гусеницы предположительно до 70 км. Такие выводы о передвижении миграционных очагов были сделаны специалистами на основании того, что с 1974 г. новые очаги непарного шелкопряда выявлялись вверх по долине р. Малый Енисей в восточном направлении от с. Усть-Бурен (1974 г. – в 35 км, 1975 г. – в 30 км, в 1976 г. – в 12 км). При этом массовое появление гусениц на новом месте никак не согласовывалось с результатами осенних обследований предыдущего года, когда в насаждениях и их окрестностях отсутствовали яйцекладки, а деревья не имели признаков дефолиации. Дополнительным аргументом в пользу высказанного предположения приводится тот факт, что в долине р. Енисей и его притоков

ветра почти всегда дуют вверх (по направлению к истоку реки).

В 1976 г. площадь очагов непарного шелкопряда сократилась и составила 213,6 тыс. га. Затухание части очагов произошло в центральной и западной части Каа-Хемского лесничества. Образование миграционных очагов наблюдалось далее по долине р. Малый Енисей, от поселка Ужеп до поселка Чадуралыг (Отчет..., 1976).

В 1977–1982 гг. лесопатологи во главе с В.А. Севастьянюком продолжили исследовать очаги непарного шелкопряда в Тыве. Они выяснили, что кормовая порода в республике оказывает существенное влияние на соотношение полов. Так, при развитии гусениц непарного шелкопряда на кустарнике из рода карагана *Caragana* Lam. процент самок составил 28 %, на березе бородавчатой – 33 %, а на лиственнице сибирской – 50 %. В отчетах В.А. Севастьянюка приводятся средние данные по гибели непарного шелкопряда в Туранском лесничестве, которые были незначительными: от паразитов и болезней в стадии гусеницы – 3,5 %, куколки – 18 %. В 1981 г. эти показатели были несколько выше, чем в 1980 г., и составляли 4,1 и 30 % (Отчет..., 1980, 1981). В 1982 г. специалисты констатировали, что вспышка массового размножения непарного шелкопряда в Тыве приняла затяжной характер, чему способствовали засушливые периоды в 1974, 1975, 1977–1979 гг. (Отчет..., 1982).

В 1983 г. вспышка массового размножения фитофага в Тыве перешла в фазу кризиса. Н.И. Бердников в своем лесопатологическом отчете отмечал, что действующие очаги были зафиксированы только в Туранском и Кызылском лесничествах на склонах южных экспозиций (Отчет..., 1983). Площадь очагов непарного шелкопряда в 1983 г. по сравнению с 1982 г. сократилась на 80 % и состави-

ла 2,872 тыс. га. В очагах отмечался высокий процент зараженных энтомофагами куколок (в среднем 31 %). В это же время специалисты брянской экспедиции показали, что лиственница сибирская в очагах фитофага в Тыве в среднем теряет от 25 до 50 % хвои, а опушечные и отдельно стоящие деревья – до 100 %. Тем не менее деревья, подвергшиеся дефолиации, успешно сохраняют свою жизнеспособность, и их гибель наблюдалась очень редко (Отчет..., 1983).

Следующая вспышка численности непарного шелкопряда в Тыве произошла в 1993 г. и снова в Каа-Хемском лесничестве (Отчет..., 1994–1995). Очаги наблюдались в лиственнично-березовых, черемуховых и облепиховых насаждениях на общей площади 11,261 тыс. га. В 1995 г. вспышка перешла в эруптивную фазу, в лесничестве стали формироваться миграционные очаги вредителя. Абсолютная заселенность насаждений фитофагом составляла 500 гусениц на дерево. Выживаемость популяции была высокой, а гибель куколок от паразитов не превышала 20 %.

В 1998 г. очаги массового размножения непарного шелкопряда в Тыве образовались в Туранском, Кызылском, Балгазынском и Тандинском лесничествах, а в 1999 г. – в Тес-Хемском. Общая площадь очагов на конец года составила 137,230 тыс. га (Отчет..., 2000).

В 2000 г. лесопатологическое обследование в Тыве проводила брянская экспедиция под руководством В.В. Попова. Результаты обследования показали, что вспышка массового размножения непарного шелкопряда в республике продолжает развиваться на площади 153,605 тыс. га и охватывает территорию шести лесничеств – Каа-Хемского, Туранского, Кызылского, Балгазынского, Тандинского и Тес-Хемского. Выборочное наземное обследование насаждений лесничеств (в долинных котловинах и их бортовых скло-

нах) позволило специалистам установить, что в среднем более 80 % их площадей были заняты миграционными очагами фитофага. В отдельных лесничествах непарным шелкопрядом были заселены почти все обследованные насаждения. Так, колковые пристепные леса Каа-Хемского лесничества Сарыг-Сепского участкового лесничества и Тандинского лесничества Бай-Хаакского участкового лесничества были заселены непарным шелкопрядом почти на 100 %. В.В. Попов отмечал, что очаги непарного шелкопряда были приурочены к северо-западным и северо-восточным склонам (на южных склонах котловинного мелкопочника лесная растительность в большинстве случаев отсутствует). Исследователи утверждали, что непарный шелкопряд в Республике Тыва постоянно уходит из-под контроля энтомофагов и обладает высокой живучестью, объясняя это тем, что очаги его массового размножения очень подвижны, а миграционные способности четко выражены. Степень повреждения хвои лиственницы фитофагом в 2000 г. колебалась от слабой до сплошной. Больше всего пострадали леса Туранского лесничества, где около 63 % обследованной площади были повреждены в сильной и сплошной степени. Популяция непарного шелкопряда в год обследования имела высокие показатели качественного состояния: выживаемость куколок колебалась от 75 до 90 %, доля самок составляла 0,6–0,7, количество яиц в яйцекладках – от 214 до 384 шт., выживаемость яиц к осени была равна 73–74 % (Отчет..., 2001).

В 2001 г. вспышка непарного шелкопряда в Тыве достигла своего максимума, охватив территорию восьми лесничеств. Фитофагом была заселена основная часть низкогорья и частично среднегорья на общей площади 591,955 тыс. га. В большинстве случаев заселенность деревьев гусеницами составляла

21–250 шт. на дерево, куколками – до 100 шт. на дерево. В связи с увеличением уровня болезней и паразитов у непарного шелкопряда выживаемость их в популяции стала низкой: смертность для гусениц составляла 35 %, для куколок – от 26 до 55 %. Основную часть отпада яиц составили неоплодотворенные яйца (от 35,7 до 71,4 %). Количество яйцекладок с такими яйцами по всем участкам было 25 %. По этой причине был дан прогноз о сокращении численности вредителя и затухании его очагов (Отчет..., 2004), что окончательно и произошло в 2005 г.

По итогам 5-летней работы в Тыве (2000–2004 гг.) специалисты брянской экспедиции установили, что затяжная вспышка массового размножения непарного шелкопряда, действовавшая с 1993 по 2004 г., привела к хроническому ослаблению лиственничных древостоев, а также к групповому, куртинному и сплошному усыханию колковых древостоев. Были повреждены насаждения Каа-Хемского, Кызылского, Тес-Хемского, Тандинского, Туранского, Чаданского и Шагонарского лесничеств. По разным оценкам, текущий отпад насаждений составил от 5 до 15 %, а потеря прироста в годы максимума вспышки – 85 %. К сожалению, по целому ряду причин точные площади погибших и поврежденных насаждений установить не удалось (Отчет..., 2004).

С 2003 г. лесопатологический мониторинг в лесах Республики Тыва проводит филиал ФБУ «Рослесозащита» – «ЦЗЛ Республики Тыва». Согласно архивным данным филиала и нашим наблюдениям, в 2003–2017 гг. очаги непарного шелкопряда в Тыве не образовывались. Единичные экземпляры гусениц и бабочек вредителя встречались нам в 2005 и 2017 гг. в смешанных лиственничных и березовых насаждениях Каа-Хемского и Шагонарского лесничеств.

В 2018 г. вспышка массового размножения непарного шелкопряда, впервые за 15 лет была зафиксирована в Туранском лесничестве на общей площади 2,598 тыс. га (Обзор..., 2019а). Основной кормовой породой фитофага в очаге являлась лиственница сибирская и береза бородавчатая в соотношении 9/1. Фаза развития очага оценивалась как продормальная – стадия нарастания численности. Значение абсолютной заселенности древостоев фитофагом составляло 28 шт. на дерево, максимальной – 78 гусениц (относительной – 68,6 %). Одновременно с гусеницами непарного шелкопряда в насаждениях встречались гусеницы сибирского коконопряда II–III возраста численностью от 1 до 4 шт. на дерево и относительной заселенностью насаждений 15 %. Степень дефолиации древостоев, поврежденных гусеницами непарного шелкопряда и сибирского коконопряда, не превышала 22 %. Учет непарного шелкопряда в фазе яйцекладок показал, что самки откладывают их преимущественно за пределами лесных насаждений, на камни небольших курумников, в расщелины скал, на крупные камни в лесостепи и на кошары местных чабанов. Такой способ размещения яйцекладок на повышенных элементах рельефа, по-видимому, благоприятствует расселению гусениц первого возраста потоками ветра. Большинство яйцекладок концентрировалось с южной и юго-восточной сторон объектов и чаще с подветренной стороны. Единичные яйцекладки нами встречались и на опавших листьях тополя лавролистного, произрастающего куртинами в степи Турано-Уюкской котловины, в 12 км от очага. Установить, когда они были отложены, до или после листопада, нам не удалось.

В 2019 г. вспышка непарного шелкопряда в Туранском лесничестве резко перешла в фазу кризиса. В очаге отмечена смертность

фитофага от вируса ядерного полиэдроза – 19 % и мухи тахины – 32 %. Площадь очага сократилась более чем в 2 раза и составила 979 га (Обзор..., 2020). В 2020 г. площадь очага составила 520 га (Обзор..., 2021).

Таким образом, несмотря на имеющиеся архивные и ведомственные отчетные материалы, полная картина массовых размножений непарного шелкопряда в Тыве по настоящее время отсутствует. Используя собранные нами данные о распространении очагов непарного шелкопряда, мы составили схему их локализации в Республике Тыва (рис. 2).

Из карты-схемы следует, что очаги непарного шелкопряда в Тыве преимущественно располагались в центральной части республики, в разреженных, хорошо прогреваемых лиственничных и березовых лесах Тывинской котловины. Наибольшее количество очагов фиксировалось на территории Каа-Хемского лесничества (западная часть) в выположенных долинах рек Малый Енисей и Бурен. Здесь произрастает наибольшее количество чистых и смешанных по составу насаждений лиственницы сибирской и березы бородавчатой в республике (Лесной план..., 2018).

Исходя из данных отчетов и собственных наблюдений, мы в хронологическом порядке обобщили данные о площади очагов непарного шелкопряда и их территориальной локализации за 1950–2020 гг. (табл. 2).

По данным табл. 2 видно, что в Республике Тыва за этот период было четыре вспышки массового размножения непарного шелкопряда, которые пришлись на 1950 г. (приводится дата ее окончания, дата ее начала неизвестна), 1969–1983 гг. (15 лет), 1993–2004 гг. (12 лет) и с 2018 г. по настоящее время. Выделяются периоды без сообщений о вредителе продолжительностью 18, 9 и 13 лет (в среднем 13 лет). Наиболее часто



Рис. 2. Карта-схема расположения очагов непарного шелкопряда в Республике Тыва в 1950–2020 гг.: 1 – очаги непарного шелкопряда; 2 – государственная граница; 3 – границы лесничеств; лесничества: I – Барун-Хемчикское; II – Чаданское; III – Шагонарское; IV – Туранское; V – Кызылское; VI – Тандинское; VII – Балгазынское; VIII – Тес-Хемское; IX – Тоджинское; X – Каа-Хемское

Fig. 2. Location of gypsy moth outbreaks in the Republic of Tyva during 1950–2020: 1 – gypsy moth outbreaks; 2 – state border; 3 – forestry boundary; Forestry districts: I – Barun-Khemchik; II – Chadan; III – Shagonar; IV – Turan; V – Kyzyl; VI – Tandinsky; VII – Balgazyn; VIII – Tes-Khem; IX – Todzhinsky; X – Kaa-Khem

очаги непарного шелкопряда наблюдались в Каа-Хемском лесничестве, где были отмечены в 26 годах из 71. Средняя площадь очагов здесь по учтенным годам вспышек составляет 97,92 тыс. га, а максимальная – 336 тыс. га. Наименьшая встречаемость очагов в Тыве отмечена в Барун-Хемчикском лесничестве, где очаги наблюдались только в 2004 г. В Тоджинском лесничестве очаги массового размножения непарного шелкопряда не образовывались. С 1950 по 2020 г. встречаемость очагов непарного шелкопряда в Республике Тыва составила 43,6 % или 31 год, а среднегодовая площадь очагов – 110,752 тыс. га. Самая интенсивная вспышка была отмечена в 1993–2004 гг. Максимальная площадь очагов в этот период превышала 590 тыс. га, а вспышка одновременно охватывала территорию до восьми лесничеств.

Обсуждение

Проведенная работа показала, что очаги непарного шелкопряда в Республике Тыва преимущественно встречались в лесничествах, где преобладают равнинные ландшафты, расположенные в долинах реки Енисей и ее крупных притоков. Формированию очагов здесь способствуют не только подходящий породный состав деревьев и изреженность насаждений лесостепной зоны, но и более благоприятные климатические условия, характерные для котловинной части республики: небольшое количество осадков (200–300 мм), интенсивная инсоляция и жаркое продолжительное лето (Бахтин, 1968). В то же время, в поясе среднегорных и высокогорных районов Тывы, которые отличаются более продолжительными холодами, высокой влажностью и повышенным количеством осадков до 800–

Таблица 2. Площадь очагов размножения непарного шелкопряда в лесничествах Тывы

Table 2. Area of forest affected by gypsy moth in Tyva

Год	Площади очагов в лесничествах, га										
	Каа-Хемское	Туранское	Кызылское	Балгазынское	Тандинское	Тес-Хемское	Шагонарское	Чаданское	Барун-Хемчикское	Тоджинское	Итого по годам
1950*	√						√				60000
1951–1968**											
1969	4860										4860
1970	11245										11245
1971	18900										18900
1972	96720										96720
1973	192355										192355
1974	219380										219380
1975	336000	780	1633	510	1612						340535
1976	185000	6200	5400	17000							213600
1977	8293	3549	3113	15							14970
1978	2300	830									3130
1979	3700	500									4200
1980	6426	6704									13130
1981	7300	13776									21076
1982	10405	1970			1084						13459
1983		1815	1057								2872
1984–1992**											
1993	11261										11261
1994	64961										64961
1995	68000										68000
1996	120000										120000
1997	119000										119000
1998	120000	800	4900	312	2300						128312
1999	119411	3000	5900	3772	4800	347					137230
2000	121500	6703	6900	3772	7015	7715					153605
2001	307635	25300	6900	5892	79132	106331	60500	265			591955
2002	200630	25300	6900	5139	75799	75005	60500	530			449803
2003	92770		5400	3139	6207	200000	39610	1000			348126
2004							2130	540	3863		6533
2005–2017**											
2018		2598									2598
2019		979									979
2020		520									520
сред. площадь	97922^	5960	4810	4395	22244	77880	40685^	467			110752

Примечание: знаком «*» обозначен год, в котором известна только общая площадь очагов, знаком «√» – лесничества, где площадь очагов осталась неизвестной, знаком «**» обозначены года, в которых очаги не обнаружены, знаком «^» – средняя площадь очагов без учета данных 1950 г.

1000 мм (Ефимцев, 1957), за исследуемый период непарный шелкопряд не только не образовывал очаги, но и не встречался (например, Тоджинское лесничество).

Сопоставив материалы по хронологии вспышек непарного шелкопряда в Тыве (западная часть Туранского лесничества) и Красноярском крае (юг Усинского лесничества), мы выяснили, что вспышки массового размножения в этих близко расположенных лесничествах наблюдались примерно в одни и те же периоды – в 1960–1982, 2002–2003 и 2015–2018 гг. (Обзор..., 2019б). Данный факт свидетельствует о возможном единстве происхождения вспышек. Так, основываясь на наблюдениях В.А. Севастьянюка (Отчет..., 1976) за миграционными процессами фитофага по долинам рек, мы предполагаем, что очаг непарного шелкопряда в Туранском лесничестве является частью мигрирующего очага с территории Красноярского края. Так, например, вспышка фитофага в 2015–2018 гг. была зафиксирована лесопатологами филиала ФБУ «Рослесозащита» – ЦЗЛ Красноярского края в долине реки Ус и в окрестностях села Верхнеусинское (Обзор..., 2019б). В это же время, по словам тывинских чабанов, чьи стоянки располагались на реках Ажык и Кара-Суг в Туранском лесничестве, «колючий червяк» (так они называли непарного шелкопряда) в 2016 г. прилетел со стороны юга Красноярского края, а в 2017 г. начал активно объедать хвою лиственницы. Факт переноса гусениц 1–2-го возраста вполне возможен, так как расстояние между приграничными очагами фитофага не превышало 25 км, а перепад высот между ними, по долинам рек Теплая, Макаровка, Синтерба, Узюп в Красноярском крае и рек Ажык, Кара-Суг в Республике Тыва, составляет в среднем 450 м.

Для выяснения вопроса, насколько вспышки массового размножения непарного

шелкопряда на территории Тывы соотносятся с динамикой размножения и изменения площади очагов сибирского коконопряда, полученной нами ранее (Фомин и др., 2019), был построен график (рис. 3). Для непарного шелкопряда характерны более затяжные вспышки и межвспышечные периоды, чем для сибирского коконопряда. Длительность вспышек объясняется мобильностью очагов, однолетним развитием фитофага, способностью вредителя долгое время уходить от массового влияния паразитов и болезней, а также его многоядностью. В условиях Республики Тыва непарный шелкопряд в основном питается лиственницей сибирской, но при этом способен питаться березой бородавчатой, осинкой обыкновенной (*Populus tremula* L.), кустарниками из рода карагана (Обзор..., 2004), черемухой обыкновенной (*Prunus padus* L.), облепихой крушиновидной (*Hippophae rhamnoides* L.) (Отчет..., 1994–1995), тополем лавролистным и древесными растениями из семейства ивовых *Salicaceae* (Черепанов, 1950, 1955).

С 1950 по 2018 г. в республике наблюдались пять вспышек массового размножения сибирского коконопряда (рис. 3): 1954–1966, 1969–1975, 1979–1985, 1997–2000, 2009–2011 гг. с интервалами без сообщений о вредителе в 2–1–2–1 год (Фомин и др., 2019). Вспышки массового размножения непарного шелкопряда (1969–1983, 1993–2004 гг.) совпали только с наиболее интенсивными вспышками сибирского коконопряда (1969–1975, 1997–2000 гг.). Между ними прослеживается такая закономерность: при одновременном начале продромальных фаз вспышек фитофагов и скачкообразном росте площади очагов в 1969, 1997 гг. кульминация эруптивных фаз вспышек у этих видов происходила в разное время (у непарного шелкопряда на два года позже). Хорошо видно,

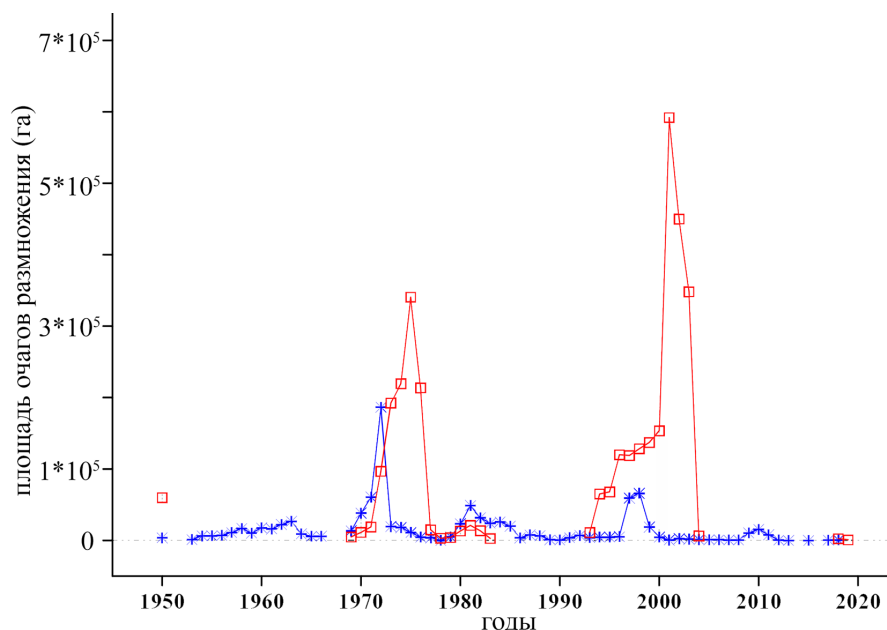


Рис. 3. График изменения площади очагов непарного шелкопряда (квадраты) и сибирского коконопряда (звездочки)

Fig. 3. Graph of changes in the forest area affected by gypsy moth (squares) and Siberian moth (asterisks)

что вспышки сибирского коконопряда в республике менее продолжительны, что объясняется меньшей мобильностью очагов, более быстрым истощением кормовой базы и увеличением уровня энтомофагов и болезней (Фомин и др., 2019).

Необходимо отметить, что представленные данные не всегда дают исчерпывающую картину территориального охвата лесничеств Тывы фитофагом. Так, сравнение данных о площади очагов размножения непарного шелкопряда в лесничествах Тывы за периоды 1969–1983 и 1993–2004 гг. хорошо демонстрирует, что рост инструментальной базы, дорожной сети и квалификации сотрудников приводит к общему увеличению количества сообщений из лесничеств. Одним из способов увеличения степени объективности данных о времени и площади охвата территории Тывы фитофагом является применение дендрохронологического

метода. Первоначально данный метод был использован Ю.П. Кондаковым (1974) для изучения цикличности вспышек сибирского коконопряда в Усть-Ангарском и Бирилюсском лесничествах Красноярского края. Исследователь на основе анализа формирования годичных колец установил, что в период эруптивной фазы вспышки массового размножения сибирского коконопряда наблюдается резкое снижение величины прироста годичных колец деревьев. Всего таких периодов в исследуемых лесничествах было выявлено шесть: в 1898–1901, 1914–1917, 1924–1926, 1942–1945, 1955–1958, 1967–1968 гг. О минимальной величине прироста древесных колец в период вспышек фитофагов писал Е.В. Колтунов (2012), который связывал данный факт и с предшествующими засухами. В то же время к полученным исследователем результатам, нужно относиться критично, т. к. использование такого параметра, как

ширина годичного кольца у поврежденных фитофагом деревьев, не является надежным индикатором по причине того, что последствия деятельности вредителей на прирост деревьев могут быть нивелированы действием климатических и эдафических факторов. В этом случае необходимо анализировать дополнительные параметры годичного кольца для разделения внешнего сигнала или контрольной древесной породы (не подверженной объеданию вредителем).

В условиях Тывы дендрохронологический метод с целью ретроспективного анализа массового размножения непарного шелкопряда и сибирского коконопряда учеными не применялся. По нашему мнению, для выявления закономерностей образования вспышек численности фитофагов в Тыве и условий, этому способствующих, необходимо провести работу по их реконструкции за длительный временной период (значительно превышающий диапазон прямых наблюдений), используя современные дендрохронологические подходы. В первую очередь связанные с использованием контрольной древесной породы (сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.), которая в Тыве не подвержена объеданию непарным шелкопрядом и сибирским коконопрядом (Фомин и др., 2019). Во вторую – с привлечением дополнительных параметров годичного кольца, например оптической плотности древесины, т. к. его применение дает возможность надежно установить годы дефолиации древостоя (т. е. вспышек размножения насекомых) путем выявления годичных колец со сниженной лигнификацией клеточных стенок (Ваганов, Терсков, 1977; Schweingruber, 1996). В третью – связанные с верификацией полученных данных при ретроспективном (дендрохронологическом) анализе с результатами прямых наблюдений. Учитывая, что вспышки непарного шелко-

пряда и сибирского коконопряда накладываются или идут с некоторой задержкой друг относительно друга, скорее всего, дендрохронологический подход позволит установить только общее время вспышек фитофагов, без привязки к конкретному виду. Однако даже в этом случае проведение такого ретроспективного анализа вспышек массовых размножений насекомых-фитофагов позволит уточнить данные прямых наблюдений и скорректировать долгосрочные прогнозы (Воронцов, 1962; Кондаков, 1974; Колтунов, 2012; Лямцев, 2018). Привлечение дендрохронологического анализа может привести к полученным результатам новые данные, которые могут помочь вскрыть связь вспышек размножения насекомых с засухами и другими климатическими факторами.

Заключение

Приведенные в статье материалы с учетом литературных данных об изученности непарного шелкопряда в Тыве служат информационной основой для выявления закономерностей его вспышек. Они позволяют определить их цикличность, продолжительность и территориальный охват в республике за период с 1950 по 2020 г.

В работе впервые приводятся обобщенные данные о площади очагов массового размножения фитофага в разрезе лесничеств, определены среднегодовые и максимальные площади дефолируемых им насаждений. Представленная база данных многолетней динамики площадей очагов отражает информацию о масштабах вспышек, их интенсивности и может быть использована для прогноза их возникновения в республике.

Проанализированные материалы по непарному шелкопряду в регионе позволили объединить и представить его основные популяционные характеристики, знание которых

важно для своевременного и качественного выявления очагов и их контроля со стороны лесных служб.

Показана перспектива дальнейшего изучения вспышек массового размножения

фитофага в Тыве посредством дендрохронологического метода (с применением многопараметрического анализа прироста годичных колец древесных пород, подверженных и не подверженных объеданию).

Список литературы / References

Алексеева Е. Е. (1969) Непарный шелкопряд – *Ocneria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) в Бурятской АССР. *Главнейшие вредители древесных и кустарниковых пород Забайкалья*. Болдаруев В. О. (ред.) Улан-Удэ, с. 182–195 [Alekseeva E. E. (1969) Gypsy moth – *Ocneria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) in the Buryat Autonomous Soviet Socialist Republic. *The main pests of tree and shrub species of Transbaikalia*. Boldaruev V. O. (ed.) Ulan-Ude, p. 182–195 (in Russian)]

Бахтин Н. П. (1968) Климатические особенности и агроклиматические ресурсы Тувинской АССР. *Сборник работ Красноярской гидрометеорологической обсерватории, № 1*. Бахтин Н. П. (ред.) Красноярск, с. 26–68 [Bakhtin N. P. (1968) Climatic features and agroclimatic resources of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. *Collection of works of the Krasnoyarsk Hydrometeorological Observatory, No. 1*. Bakhtin N. P. (ed.) Krasnoyarsk, p. 26–68 (in Russian)]

Бенкевич В. И. (1966) Вспышки массового размножения непарного шелкопряда *Ocneria dispar* L (Lepidoptera, Liparidae) в европейской части СССР в связи с колебанием солнечной активности, циркуляционными преобразованиями атмосферы, климатом и погодой. *Экология и систематика животных. Труды Орехово-Зуевского педагогического института, № 23–4*. Дерим Оглу Е. Н. (ред.) Москва, с. 3–41 [Benkevich V. I. (1966) Outbreaks of the gypsy moth *Ocneria dispar* L (Lepidoptera, Liparidae) in the European part of the USSR due to fluctuations in solar activity, atmospheric circulation, climate and weather. *Ecology and taxonomy of animals. Proceedings of Orekhovo-Zuevsky Pedagogical Institute, No. 23–4*. Derim Oglu E. N. (ed.) Moscow, p. 3–41 (in Russian)]

Бей-Бейко Г. Я. (1924) Материалы к биологии непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*, L.) на Алтае. *Труды Сибирской сельскохозяйственной академии, Т. 3*. Омск, с. 155–160 [Bei-Beiko G. Ya. (1924) Gypsy moth (*Lymantria dispar*, L.) biology notes in Altai. *Proceedings of the Siberian Agricultural Academy, Vol. 3*. Omsk, p. 155–160 (in Russian)]

Ваганов Е. А., Терсков И. А. (1977) Структура годичного кольца как экологическая характеристика роста дерева. *Лесоведение*, 5: 86–91 [Vaganov E. A., Terskov I. A. (1977) The structure of the tree ring as an ecological characteristic of tree growth. *Forest Science* [Lesovedenie], 5: 86–91 (in Russian)]

Воронцов А. И. (1958) Биология непарного шелкопряда и меры борьбы с ним. *Вестник сельскохозяйственной науки*, 4: 101–108 [Vorontsov A. I. (1958) Biology of gypsy moth and measures to control it. *Bulletin of Agricultural Science* [Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki], 4: 101–108 (in Russian)]

Воронцов А. И. (1962) Вспышки массового размножения лесных насекомых на русской равнине за 100 лет в связи с климатом и погодой. *Вопросы экологии*, 7: 30–33 [Vorontsov A. I. (1962) Outbreaks of forest insects on the Russian plain in the last 100 years due to climate and weather. *Environmental Problems* [Voprosy ekologii], 7: 30–33 (in Russian)]

Воронцов А. И. (1977) Некоторые итоги изучения непарного шелкопряда. *Насекомые – вредители лесов Башкирии*. Гарифуллин Ф. Ш. (отв. ред.) Уфа, Уфимский полиграфкомбинат, с. 3–25 [Vorontsov A. I. (1977) Some results of the gypsy moth study. *Insects – pests of the forests of Bashkiria*. Garifullin F. N. (ed.) Ufa, Ufa Printing House, p. 3–25 (in Russian)]

Гниненко Ю. И. (1986) Элементы мониторинга популяций непарного шелкопряда в Казахстане. *Лесоведение*, 4: 45–49 [Gninenko Yu. I. (1986) Monitoring gypsy moth population in Kazakhstan. *Forest Science* [Lesovedenie], 4: 45–49 (in Russian)]

Гниненко Ю. И. (1988) Учёт численности непарного шелкопряда в горных лесах Алтая. *Лесное хозяйство*, 5: 47–48 [Gninenko Yu. I. (1988) Accounting for the number of gypsy moth in the mountain forests of Altai. *Forestry* [Lesnoye khozyaystvo], 5: 47–48 (in Russian)]

Ефимцев Н. А. (1957) Климатический очерк. *Природные условия Тувинской автономной области. Труды Тувинской комплексной экспедиции, Вып. 3*. Леонтьев Л. Н. (ред.) Москва, Изд-во АН СССР, с. 46–65 [Efimtsev N. A. (1957) Climatic essay. *Natural conditions of the Tuva Autonomous Okrug. Proceedings of the Tuva complex expedition, Vol. 3*. Leontiev L. N. (ed.) Moscow, USSR Academy of Sciences, p. 46–65 (in Russian)]

Ижевский С. С. (2008) Непарный шелкопряд: вновь об азиатской расе. *Защита и карантин растений*, 3: 52–53 [Izhevsky S. S. (2008) Gypsy moth: Once again about the Asian race. *Plant Protection and Quarantine* [Zashchita rasteniy i karantin], 3: 52–53 (in Russian)]

Ильинский А. И. (1959) *Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним*. М. – Л., Гослесбуиздат, 63 с. [Ilyinsky A. I. (1959) *Gypsy moth and measures to control it*. Moscow, Leningrad, Goslesbumizdat, 63 p. (in Russian)]

Ильинский А. И., Тропин И. В. (1965) *Надзор, учёт и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР*. М., Лесная промышленность, 525 с. [Ilyinsky A. I., Tropin I. V. (1965) *Observation, accounting and forecast of outbreaks of needle- and leaf-eating insects in the forests of the USSR*. Moscow, Lesnaya promyshlennost, 525 p. (in Russian)]

Келус О. Г. (1939) О роли кормовых растений в развитии непарного шелкопряда. *Зоологический журнал*, 18(6): 1010–1020 [Kelus O. G. (1939) On the role of fodder plants in the development of Gypsy moth. *Journal of Zoology* [Zoologicheskii Zhurnal], 18(6): 1010–1020 (in Russian)]

Келус О. Г. (1941) Географическое распространение и районы массового размножения непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.). *Вестник защиты растений*, 1: 45–50 [Kelus O. G. (1941) Geographical distribution and areas of gypsy moth (*Porthetria dispar* L.) outbreaks. *Plant Protection News* [Vestnik zashchity rasteniy], 1: 45–50 (in Russian)]

Кожанчиков И. В. (1950) *Волнянки (Orgyidae). Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 12*. М.-Л., Изд-во АН СССР, 582 с. [Kozhanchikov I. V. (1950) *Tussock moths (Orgyidae). Fauna of the USSR. Lepidoptera insects. Vol. 12*. Moscow, Leningrad, USSR Academy of Sciences, 582 p. (in Russian)]

Колтунов Е. В. (2012) Дендрохронологические аспекты реакции древостоев на абиотический стресс как фактора популяционной динамики в очагах массового размножения насекомых фитофагов. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 5(1): 52–69 [Koltunov E. V. (2012) Dendrochronological aspects of stands reaction on the abiotic stress as the populations dynamics factor at the insects-phytophagous outbreaks. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 5(1): 52–69 (in Russian)]

Кондаков Ю. П. (1963) Непарный шелкопряд (*Ocneria dispar* L.) в лесах Красноярского края. *Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей*. Жуков А. Б. (ред.) М., Изд-во АН СССР, с. 30–77 [Kondakov Yu. P. (1963) Gypsy moth (*Ocneria dispar* L.) in the forests of the Krasnoyarsk region. *Protection of Siberian forests from pests*. Zhukov A. B. (ed.) Moscow, USSR Academy of Sciences, p. 30–77 (in Russian)]

Кондаков Ю. П. (1974) Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда. *Экология популяций лесных животных Сибири*. Петренко Е. С. (ред.) Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, с. 206–265 [Kondakov Yu. P. (1974) Patterns of outbreaks of the Siberian moth. *Ecology of forest animal populations of Siberia*. Petrenko E. S. (ed.) Novosibirsk, Nauka, Siberian Branch, p. 206–265 (in Russian)]

Кузнецов В. Н., Чистяков Ю. А. (2000) Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) в Приморском крае: уроки кризиса и подходы к решению проблемы. *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова*, 9: 17–32 [Kuznetsov V. N., Tshistjakov Yu. A. (2000) The gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) in Primorskii Krai: the lessons of a crisis and the approaches to its problem solution. *A. I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings* [Chteniya pamyati Alekseye Ivanovicha Kurentsova], 9: 17–32 (in Russian)]

Лесной кодекс Российской Федерации от 04.12.2006 № 200 – ФЗ. http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299/ (Дата обращения: 20.02.2020) [*Forest Code of the Russian Federation dated 12/04/2006 No. 200 – FZ*. http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299/ (Accessed 02.20.2020) (in Russian)]

Лесной план Республики Тыва от 25.12.2018. <https://mpr.rtyva.ru/node/6211/> (Дата обращения: 28.02.2020) [*Forest Plan of the Republic of Tyva of 12/25/2018*. <https://mpr.rtyva.ru/node/6211/> (Accessed 02.28.2020) (in Russian)]

Лямцев Н. И. (2013) Динамика численности непарного шелкопряда в лесостепных дубравах Европейской России. Пушкино, ВНИИЛМ, 98 с. [Lyamtsev N. I. (2013) *Dynamics of the number of gypsy moth in the forest-steppe oak forests of European Russia*. Pushkino, All-Russian Research Institute for Silviculture and Mechanization of Forestry, 98 p. (in Russian)]

Лямцев Н. И. (2014) Очаги размножения непарного шелкопряда в Европейской России. *Лесной вестник*, 6: 78–85 [Lyamtsev N. I. (2014) Gypsy moth outbreaks in European Russia. *Forestry Bulletin* [Lesnoy vestnik], 6: 78–85 (in Russian)]

Лямцев Н. И. (2018) Прогнозирование массовых размножений непарного шелкопряда, угрозы повреждения дубрав и необходимости защитных мероприятий. Пушкино, ВНИИЛМ, 84 с. [Lyamtsev N. I. (2018) *Prediction of outbreaks of gypsy moth, the threat of damage to oak groves and the need for protective measures*. Pushkino, All-Russian Research Institute for Silviculture and Mechanization of Forestry, 84 p. (in Russian)]

Максимов С. А., Марущак В. Н. (2013) Непарный шелкопряд как ключевой вид грызущих филлофагов в березовых лесах Западной Сибири. *Известия Самарского научного центра РАН*, 15(3–3): 1127–1132 [Maksimov S. A., Marushchak V. N. (2013) Gypsy moth as the key type of gnawing phillofags in birch forests of West Siberia. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences* [Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN], 15(3–3): 1127–1132 (in Russian)]

Мейнгард А. А. (1912) *Обзор энтомологических сборов, произведенных в Западных Саянах и на Енисее с 6 августа по 8 сентября 1903 года*. Томск, Типо-литография Сибирского товари-

щества печатного дела, 15 с. [Meingard A. A. (1912) *Review of entomological collections made in the Western Sayans and on the Yenisei from August 6 to September 8, 1903*. Tomsk, Typo-lithography of the Siberian Printing Partnership, 15 p. (in Russian)]

Нальняева Т. И. (1960) Материалы о вредителях лиственницы сибирской в Туве. *Вопросы лесоведения и лесоводства. Труды по лесному хозяйству Сибири, Вып. 5*. Крылов Г. В. (ред.) Новосибирск, с. 149–156 [Nalnyaeva T. I. (1960) Materials on pests of Siberian larch in Tuva. *Forestry and forestry studies. Works on the forestry of Siberia, Vol. 5*. Krylov G. V. (ed.) Novosibirsk, p. 149–156 (in Russian)]

Обзор лесопатологического и санитарного состояния лесов в 2003 году в Республике Тыва и прогноз лесопатологической ситуации на 2004 год (2004) Филиал ФГУ «Рослесозащита» – «ЦЗЛ Республики Тыва». Кызыл, 14 с. [A review of the sanitary and forest-pathological condition of forests in 2003 in the Republic of Tyva and a forecast of the forest pathological situation for 2004 (2004) Branch of the Federal State Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 14 p. (in Russian)]

Обзор лесопатологического и санитарного состояния лесов в 2004 году в Республике Тыва и прогноз лесопатологической ситуации на 2005 год (2005) Филиал ФГУ «Рослесозащита» – «ЦЗЛ Республики Тыва». Кызыл, 14 с. [A review of the sanitary and forest-pathological condition of forests in 2004 in the Republic of Tyva and a forecast of the forest pathological situation for 2005 (2005) Branch of the Federal State Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 14 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов в 2005 году в Республике Тыва и прогноз лесопатологической ситуации на 2006 год (2006) Филиал ФГУ «Рослесозащита» – «ЦЗЛ Республики Тыва». Кызыл, 18 с. [Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests in 2005 in the Republic of Tyva and a forecast of the forest pathological situation for 2006 (2006) Branch of the Federal State Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 18 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов в 2006 году в Республике Тыва и прогноз лесопатологической ситуации на 2007 год (2007) Филиал ФГУ «Рослесозащита» – «ЦЗЛ Республики Тыва». Кызыл, 21 с. [Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests in 2006 in the Republic of Tyva and a forecast of the forest pathological situation for 2007 (2007) Branch of the Federal State Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 21 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов в 2007 году в Республике Тыва и прогноз лесопатологической ситуации на 2008 год (2008) Филиал ФГУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 23 с. [Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests in 2007 in the Republic of Tyva and a forecast of the forest pathological situation for 2008 (2008) Branch of the Federal State Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 23 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва в 2008 году и прогноз лесопатологической ситуации на 2009 год (2009) Филиал ФГУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 50 с. [Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva in 2008 and forecast of the forest-pathological

situation for 2009 (2009) Branch of the Federal State Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 50 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва в 2009 году и прогноз лесопатологической ситуации на 2010 год (2010) Филиал ФГУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 58 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva in 2009 and forecast of the forest-pathological situation for 2010* (2010) Branch of the Federal State Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 50 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2010 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2011 год (2011) Филиал ФГУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 72 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2010 and forecast of the forest-pathological situation for 2011* (2011) Branch of the Federal State Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 72 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2011 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2012 год (2012) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 97 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2011 and forecast of the forest-pathological situation for 2012* (2012) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 97 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2012 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2013 год (2013) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 82 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2012 and forecast of the forest-pathological situation for 2013* (2013) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 82 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2013 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2014 год (2014) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 95 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2013 and forecast of the forest-pathological situation for 2014* (2014) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 82 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2014 год и прогноз на 2015 год (2015) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 106 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2014 and a forecast for 2015* (2015) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 106 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2015 год и прогноз на 2016 год (2016) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 110 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2015 and a forecast for 2016* (2016) Branch of the Federal Budget Institution

«Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 110 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2016 год и прогноз на 2017 год (2017) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 128 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2016 and a forecast for 2017* (2017) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 128 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2017 год и прогноз на 2018 год (2018a) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 134 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2017 and a forecast for 2018* (2018a) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 128 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Российской Федерации за 2017 год (2018b) Пушкино, ФБУ «Рослесозащита», 102 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of the forests of the Russian Federation for 2017* (2018b) Pushkino, Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health», 102 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2018 год и прогноз на 2019 год (2019a) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 137 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2018 and a forecast for 2019* (2019a) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 137 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Красноярского края за 2018 год и прогноз на 2019 год (2019b) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Красноярского края». Красноярск, 309 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Krasnoyarsk Region for 2018 and a forecast for 2019* (2019b) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Krasnoyarsk Territory». Krasnoyarsk, 137 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2019 год и прогноз на 2020 год (2020) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 128 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2019 and a forecast for 2020* (2020) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 128 p. (in Russian)]

Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Тыва за 2020 год и прогноз на 2021 год (2021) Филиал ФБУ «Рослесозащита» – «Центр защиты леса Республики Тыва». Кызыл, 98 с. [*Review of the sanitary and forest-pathological condition of forests of the Republic of Tyva for 2020 and a forecast for 2021* (2021) Branch of the Federal Budget Institution «Russian Center of Forest Health» – «Forest Protection Center of the Republic of Tyva». Kyzyl, 98 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию Чаданского лесхоза Тувинской автономной области. Нач. партии Катаев О.В. (1951) Л., 82 с. [Report of forest-pathology research of the Chadan forestry farm of the Tuva Autonomous Okrug. Head of the expedition Kataev O. V. (1951) Leningrad, 82 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию Туранского лесхоза (Чербинское лесничество) Тувинского управления лесного хозяйства. Нач. партии Гречкин В.П. (1958) М., 197 с. [Report of forest-pathology research of the Turan forestry farm (Cherbinsky forestry) of the Tuva forestry administration. Head of the expedition Grechkin V. P. (1958) Moscow, 197 p. (in Russian)]

Отчёт по лесопатологическому обследованию в Шагонарском лесхозе Тувинского управления лесного хозяйства и охраны леса. Нач. партии Грачева Е.Е. (1963–1964) М., 301 с. [Report of forest-pathology research in the Shagonarsky forestry farm of the Tuva Forestry and Forest Protection Directorate. Head of the expedition Gracheva E. E. (1963–1964) Moscow, 301 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Каа-Хемского, Балгазынского, Тандинского, Туранского, Кызылского, Чаданского, Барун-Хемчикского лесхозов Тувинского управления лесного хозяйства Министерства лесного хозяйства РСФСР. Нач. партии Голутвин Г.И. (1974) М., 136 с. [Report of forest-pathological research of part of the forests of Kaa-Khem, Balgazynsky, Tandinsky, Turansky, Kyzylsky, Chadansky, Barun-Khemchiksky forestry farm of the Tuva Forestry Department of the Ministry of Forestry of the RSFSR. Head of the expedition Golutvin G. I. (1974) Moscow, 136 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию Барун-Хемчикского лесхоза Тувинского управления лесного хозяйства Министерства лесного хозяйства РСФСР. Нач. партии Севастьянюк В.А. (1975a) М., 73 с. [Report of the forest pathological research of the Barun-Khemchik forestry farm of the Tuva Forestry Department of the Ministry of Forestry of the RSFSR. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1975a) Moscow, 73 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов лесхозов Тувинского управления лесного хозяйства Министерства лесного хозяйства РСФСР. Нач. партии Севастьянюк В.А. (1975b) М., 170 с. [Report of forest-pathological research of part of the forests of the forest districts of the Tuva Forestry Department of the Ministry of Forestry of the RSFSR. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1975b) Moscow, 170 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Каа-Хемского, Балгазынского, Чаданского, Кызыльского, Шагонарского, Туранского, Барун-Хемчикского лесхозов Министерства лесного хозяйства Тувинской АССР. Нач. партии Севастьянюк В.А. (1976) М., 366 с. [Report of forest-pathological research of part of the forests of the Kaa-Khem, Balgazynsky, Chadansky, Kyzylsky, Shagonarsky, Turansky, Barun-Khemchiksky forestry farm of the Ministry of Forestry of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1976) Moscow, 366 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Каа-Хемского, Тес-Хемского, Тоджинского, Туранского лесхозов и Шагонарского опытного мехлесхоза Министерства лесного хозяйства РСФСР. Нач. партии Севастьянюк В.А. (1980) М., 303 с. [Report of forest pathological study of part of the forests of the Kaa-Khem, Tes-Khem, Todzhinsky, Turan forestry farm and the Shagonar experimental mechanized forestry farm of the Ministry of Forestry of the RSFSR. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1980) Moscow, 303 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Каа-Хемского, Балгазынского, Тоджинского, Туранского и Шагонарского лесхозов Министерства лесного хозяйства Тувинской АССР. Нач. партии Севастьянюк В. А. (1981) М., 304 с. [Report of forest-pathological research of part of the forests of the Kaa-Khem, Balgazynsky, Todzhinsky, Turansky and Shagonarsky forestry farm of the Ministry of Forestry of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1981) Moscow, 304 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Барун-Хемчикского, Каа-Хемского, Кызылского, Тандинского, Тес-Хемского, Тоджинского, Чаданского лесхозов Министерства лесного хозяйства Тувинской АССР. Нач. партии Севастьянюк В. А. (1982) М., 293 с. [Report of forest-pathological research of part of the forests of Barun-Khemchik, Kaa-Khem, Kyzyl, Tandinsky, Tes-Khem, Todzhinsky, Chadan forestry farm of the Ministry of Forestry of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1982) Moscow, 293 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Барун-Хемчикского, Кызылского, Тоджинского, Туранского, Шагонарского лесхозов Министерства лесного хозяйства Тувинской АССР. Нач. Партии Бердников Н. И. (1983) Брянск, 260 с. [Report of forest-pathological research of part of the forests of Barun-Khemchik, Kyzyl, Todzhinsky, Turan, Shagonarsky forestry farm of the Ministry of Forestry of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. Head of the expedition Berdnikov N. I. (1983) Bryansk, 260 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Туранского и Тоджинского лесхозов Министерства лесного хозяйства Тувинской АССР. Нач. партии Севастьянюк В. А. (1984–1985) М., 160 с. [Report of forest-pathological research of part of the forests of the Turan and Todzhin forestries of the Ministry of Forestry of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1984–1985) Moscow, 160 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Балгазынского, Тандинского спецсемлеса и Шагонарского опытного мехлесхоза Министерства лесного хозяйства Тувинской АССР. Нач. партии Сироткин Н. А. (1985–1986а) М., 127 с. [Forest survey report of a part the Balgazynsky forests, Tandinsky special seed forest farms and the Shagonarsky experimental mechanized forestry farm of the Ministry of Forestry of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. Head of the expedition Sirotkin N. A. (1985–1986a) Moscow, 127 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию Тоджинского лесхоза Министерства лесного хозяйства Тувинской АССР. Нач. партии Севастьянюк В. А. (1985–1986б) М., 187 с. [Forest survey report of the Todzhinsky forestry farm of the Ministry of Forestry of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1985–1986b) Moscow, 187 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Балгазынского, Барун-Хемчикского, Каа-Хемского, Тандинского, Тоджинского, Чаданского и Шагонарского лесхозов Министерства лесного хозяйства Тувинской АССР. Нач. партии Севастьянюк В. А. (1986–1987) М., 223 с. [Forest survey report of a part the Balgazynsky, Barun-Khemchiksky, Kaa-Khemsky, Tandinsky, Todzhinsky, Chadansky forests and Shagonarsky forestry farm of the Ministry of Forestry of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1986–1987) Moscow, 223 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Балгазынского, Барун-Хемчикского, Тес-Хемского, Тандинского, Тоджинского, Туранского, Чаданского и Шагонарского лесхозов Министерства лесного хозяйства Тувинской АССР. Нач. партии Севастьянюк В. А. (1987–1988) М., 278 с. [Forest survey report of a part the Balgazynsky, Barun-Khemchiksky, Tes-Khemsky, Tandinsky, Todzhinsky, Turansky, Chadansky forests and Shagonarsky forestry farm of the Ministry of Forestry of the Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1987–1988) Moscow, 278 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Балгазынского, Каа-Хемского, Кызылского, Тоджинского, Туранского, Чаданского и Шагонарского лесхозов Комитета по лесу Республики Тува. Нач. партии Севастьянюк В. А. (1994–1995) М., 132 с. [Forest survey report of a part the Balgazynsky, Kaa-Khem, Kyzyl, Todzhinsky, Turansky, Chadansky forests and Shagonarsky forestry farm of the Forest Committee of the Republic of Tuva. Head of the expedition Sevastyanyuk V. A. (1994–1995) Moscow, 132 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Кызылского, Тандинского, Туранского и Чаданского лесхозов Территориального управления лесного хозяйства Республики Тыва. Нач. партии Попов В. В. (2000) Брянск, 255 с. [Forest survey report of a part the Kyzyl, Tandinsky, Turan forests and Chadana forestry farm of the Territorial Forestry Administration of the Republic of Tyva. Head of the expedition Popov V. V. (2000) Bryansk, 255 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Балгазынского, Каа-Хемского, Тандинского, Тес-Хемского и Тоджинского лесхозов Министерства природных ресурсов Республики Тыва. Нач. партии Попов В. В. (2001) Брянск, 473 с. [Forest survey report of a part the Balgazynsky, Kaa-Khem, Tandinsky, Tes-Khemsky forests and Todzhinsky forestry farm of the Ministry of Natural Resources of the Republic of Tyva. Head of the expedition Popov V. V. (2001) Bryansk, 473 p. (in Russian)]

Отчет по лесопатологическому обследованию части лесов Барун-Хемчикского, Кызылского, Тандинского, Тоджинского, Чаданского, Шагонарского лесхозов Агентства лесного хозяйства по Республике Тыва. Нач. партии Либерман А. А. (2004) Брянск, 369 с. [Forest survey report of a part the Barun-Khemchik, Kyzyl, Tandinsky, Todzhinsky, Chadansky forests and Shagonarsky forestry farm of the Forestry Agency for the Republic of Tyva. Head of the expedition Liberman A. A. (2004) Bryansk, 369 p. (in Russian)]

Рожков А. С., Васильева Т. Г. (1982) Непарный шелкопряд в Восточной Сибири. *Непарный шелкопряд в Средней и Восточной Сибири*. Рожков А. С. (ред.) Новосибирск, Наука, с. 4–19 [Rozhkov A. S., Vasilieva T. G. (1982) The gypsy moth in Eastern Siberia. *Gypsy moth in Central and Eastern Siberia*. Rozhkov A. S. (ed.) Novosibirsk, Nauka, p. 4–19 (in Russian)]

Фомин С. Н., Баринов В. В., Мыглан В. С. (2019) Сибирский шелкопряд в Республике Тыва, история исследований. *Сибирский лесной журнал*, 5: 3–14 [Fomin S. N., Barinov V. V., Myglan V. S. (2019) Siberian silkmoth in the Republic of Tyva, the history of studies. *Siberian Journal of Forest Science* [Sibirskii lesnoi zhurnal], 5: 3–14 (in Russian)]

Черепанов А. И. (1949) Главнейшие энтомофитовредители Тувы и возможные меры борьбы с ними. *Известия Западно-Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологическая*, 3(2): 35–51 [Cherepanov A. I. (1949) The main insect pests of Tuva and possible measures to control them. *Proceedings of the West Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences. Biological Series*

[Izvestiya Zapadno-Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya], 3(2): 35–51 (in Russian)]

Черепанов А. И. (1950) Насекомые – вредители приречных ленточных лесов Тувы. *Лесное хозяйство*, 9: 87–88 [Cherepanov A. I. (1950) Insects – pests of riparian forests in Tuva. *Forestry* [Lesnoye khozyaystvo], 9: 87–88 (in Russian)]

Черепанов А. И. (1955) Вредные насекомые лесных насаждений Тувинской области. *Труды Томского государственного университета им. В. В. Куйбышева*, 131: 327–332 [Cherepanov A. I. (1955) Harmful insect pests of forests in the Tuva region. *Proceedings of V. V. Kuibyshev Tomsk State University* [Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta im. V. V. Kuibysheva], 131: 327–332 (in Russian)]

Черепанов А. И. (1956) Насекомые Тувинской автономной области. *Труды Биологического института АН СССР. Западно-Сибирский филиал АН СССР. Вып. 1. Новосибирск*, с. 35–77 [Cherepanov A. I. (1956) Insects of the Tuva Autonomous Region. *Proceedings of the Biological Institute of the USSR Academy of Sciences. West Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences. Issue 1. Novosibirsk*, p. 35–77 (in Russian)]

Эпова В. И., Плешанов А. С. (1988) Зоны вредоносности непарного шелкопряда в Сибири и на Дальнем Востоке. *Непарный шелкопряд: итоги и перспективы исследований*. Баранчиков Ю. Н. (ред.) Красноярск, СО АН СССР, с. 30–31 [Epova V. I., Pleshanov A. S. (1988) Damaging activity zones of gypsy moth in Siberia and the Russian Far East. *Gypsy moth: results and prospects of studies*. Baranchikov Yu. N. (ed.) Krasnoyarsk, Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR, p. 30–31 (in Russian)]

Giese R. L., Schneider M. L. (1979) Cartographic comparisons of Eurasian gypsy moth distribution (*Lymantria dispar* L.; Lepidoptera: Lymantriidae). *Entomological News*, 90(1): 1–16

Schweingruber F. H. (1996) *Tree rings and environment dendroecology*. Birmensdorf/Haupt, Bern, Swiss Federal Research Institute WSL, 609 p.

Vshivkova T. A. (2002) Orientation of *Lymantria dispar* caterpillars to volatile substances of fodder plants. *Zoologicheskii Zhurnal*, 81(1): 29–33

DOI 10.17516/1997-1389-0375

УДК 581.9 (571.12)

Flora and Vegetation of the Aleksandrovskiy Wildlife Area (Tyumen Oblast, Vikulovo District)

Olga G. Voronova*,
Natalya A. Alekseeva and Natalya V. Khozyainova
*Tyumen State University
Tyumen, Russian Federation*

Received 24.01.2021, received in revised form 12.03.2022, accepted 14.03.2022

Abstract. The Aleksandrovskiy wildlife area (95830.2 ha) reserved for a sanctuary is located in sub-taiga of the western part of Vikulovo District, Tyumen Oblast. A complete floral survey of the area is unattainable at present because it is a vast wetland with very few roads. The study is aimed at evaluating the current state of local flora and vegetation, and identifying plants and plant communities that require protection. Main types of phytocenoses in the Aleksandrovskiy wildlife area were described, which include small-leaved, light-coniferous and broad-leaved forests, willow coppices, cereal-forb dry meadows, sedge-reed floodplain meadows mixed with halophyte communities, pine-subshrub-sphagnum raised bogs (riams), and semi-aquatic vegetation. Birch, aspen and aspen-birch bracken, forb and cereal-forb meadows predominate in the surveyed area. The floral diversity of the site amounts to 410 species of vascular plants, with 80 found in Vikulovo District for the first time. New sites for 10 vascular plants, one moss and one lichen species included in Red Data Book of Tyumen Oblast were found, among them *Cypripedium calceolus* L., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. included in Red Data Book of the Russian Federation. Fourteen species which are relatively rare in Tyumen Oblast were registered. All found species were described with a reference to their habitats, geographical coordinates of the collection sites and the date of collection. Additionally, the Red Data Book species description included their rarity status and the condition of the coenopopulations. The results allow to define the species distribution areas in Transuralia.

Keywords: flora, vegetation, Aleksandrovskiy wildlife area, Vikulovo District, Tyumen Oblast, rare species, Red Data Book.

© 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: o.g.voronova@utmn.ru

Acknowledgements. The paper is a part of research carried out in accordance with the State Contract No. 3p/00322-19/103/e dated 14.08.2019 «Reconnaissance survey of the Aleksandrovskiy wildlife area in Vikulovo District» between the Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education «Tyumen State University» and the Department of Natural Resource Management and Ecology in Tyumen Oblast.

We are grateful to the staff of the Department for Protection, Control and Regulation of Wildlife and Habitat Resource Use of Tyumen Oblast for their support in field research.

Citation: Voronova O. G., Alekseeva N. A., Khozyainova N. V. Flora and vegetation of the Aleksandrovskiy wildlife area (Tyumen Oblast, Vikulovo District). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(1), 72–91. DOI: 10.17516/1997-1389-0375

Флора и растительность участка «Александровский» (Тюменская область, Викуловский район)

О. Г. Воронова, Н. А. Алексеева, Н. В. Хозяинова
*Тюменский государственный университет
Российская Федерация, Тюмень*

Аннотация. Участок «Александровский», зарезервированный под организацию заказника, расположен в подтайге в восточной части Викуловского района Тюменской области и занимает площадь 95830,2 га. Флористические исследования на данной территории в связи с ее труднодоступностью – высоким уровнем заболоченности и отсутствием дорог – носят фрагментарный характер. Цель работы – получение актуальных данных о состоянии флоры и растительности, наличии видов растений и растительных сообществ, нуждающихся в охране. В статье описываются основные типы фитоценозов участка «Александровский»: мелколиственные, светлехвойные и широколиственные леса, ивняки, злаково-разнотравные суходольные луга и осоково-тростниковые займища в сочетании с галофитными сообществами, сосново-кустарничково-сфагновые болота – рямы, а также прибрежно-водная растительность. Преобладают на обследованной территории березовые, осиновые и осиново-березовые орляковые, разнотравные и злаково-разнотравные леса. Флористическое разнообразие исследуемого участка представлено 410 видами сосудистых растений, в числе которых 80 отмечены впервые для Викуловского района. Выявлены новые местонахождения 10 видов сосудистых растений, по одному виду мхов и лишайников, включенных в Красную книгу Тюменской области, в том числе *Cypripedium calceolus* L., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., занесенных в Красную книгу Российской Федерации. Отмечены 14 видов, встречающихся относительно редко на территории Тюменской области. Для каждого вида указываются координаты, географические пункты сбора, местообитания, даты сборов, для «краснокнижных» видов – категория редкости и состояние ценопопуляций. Полученные данные позволяют уточнить местонахождение видов и границы их ареалов на территории Зауралья.

Ключевые слова: флора, растительность, участок «Александровский», Викуловский район, Тюменская область, редкие виды, Красная книга.

Благодарности. Данная работа является частью научных исследований, проводившихся в соответствии с Государственным контрактом от 14.08.2019 № 3п/00322-19/103/э «Рекогносцировочное обследование участка «Александровский» в Викуловском районе», заключенным между Федеральным государственным автономным образовательным учреждением высшего образования «Тюменский государственный университет» и Департаментом недропользования и экологии Тюменской области.

Выражаем глубокую благодарность за помощь в проведении полевых исследований коллективу Управления по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среды обитания Тюменской области в Викуловском р-не.

Цитирование: Воронова, О. Г. Флора и растительность участка «Александровский» (Тюменская область, Викуловский район) / О. Г. Воронова, Н. А. Алексеева, Н. В. Хозяинова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(1). С. 72–91. DOI: 10.17516/1997-1389-0375

Введение

Изучение флоры и растительного покрова Тюменской области (далее – Тюм. обл., без учета автономных округов) носило фрагментарный характер до 90-х гг. прошлого столетия. Исследование флоры Тюм. обл. начиная с 1992 г. включено в бюджетную тематику Института проблем освоения Севера СО РАН и стало планомерным. К изучению флоры и растительности подключились также сотрудники Музейного комплекса им. И. Я. Слоцова, Сибирской лесной опытной станции, Тобольской комплексной научной станции Уральского отделения РАН, преподаватели и студенты вузов, частные коллекторы. Исследования охватили всю Тюм. обл.: 21 муниципальный р-н и 5 городских округов. Полученные флористические данные обобщены в «Определителе сосудистых растений Тюменской области» (Глазунов и др., 2017), за исключением работ, вышедших после 2016 г. (Воронова, Алексеева, 2018; Капитонова, Мавродиёв, 2018; Алексеева и др., 2019; Кузьмин, 2019; Glazunov et al., 2020).

При этом следует отметить, что флористические исследования в Тюм. обл. проводились

неравномерно. В связи с удаленностью от города Тюмени, высокой степенью заболоченности территории и отсутствием развитой дорожной сети изучение флоры и растительности на территории Викуловского р-на выполнялось фрагментарно. В числе опубликованных сведения по заказнику регионального значения «Викуловский» (Кадастровое дело..., 2013); по флоре водоемов, включая р. Ишим, старицы и озера (Токарь, Свириденко, 2003; Токарь, 2004, 2011, 2016), и по находкам отдельных видов растений (Капитонова, Мавродиёв, 2018; Кузьмин, 2019). Цель нашей работы – получение актуальных данных о состоянии флоры и растительности, наличии видов растений, растительных сообществ, нуждающихся в охране на участке «Александровский» (далее – участок).

Материалы и методы исследования

Полевые рекогносцировочные исследования растительного покрова проводили в августе 2019 г. Участок занимает площадь 95830,2 га, расположен в восточной части Викуловского р-на на границе с Омской областью. По физико-географическому районированию данная терри-

тория относится к Сорокинско-Ишимскому р-ну Ашлыкской провинции лесной ландшафтной (географической) области и находится в подтайге Западно-Сибирской равнины (Гвоздецкий, 1973). Макрорельеф слабо расчленен долинами рек, местами пологоувалистый с овражно-балочной сетью. Междуречья представлены плоскими равнинами (Старков, Тюлькова, 2010). Преобладает зональный тип почв – серые лесные, в частности серые и светло-серые лесные, в сочетании с лугово-черноземными легкосуглинистыми, дерново-подзолистыми, преимущественно глубокооподзоленными, торфяно-болотными (Национальный атлас..., 2011).

Климат Викуловского р-на отличается суровой зимой, весенним возвратом холодов, поздними весенними и ранними осенними заморозками. Сумма положительных температур выше 10 °С составляет 1880–1890 °С. Продолжительность безморозного периода 120–125 дней. Сумма осадков за год равна 400 мм, за теплый период выпадает 348 мм (Бакулин, Козин, 1996). По участку протекают реки Барсук, Сартам, Тенис и их притоки. Основная часть озер сосредоточена у южной границы: Домашнее, Среднее, Моховое, Карасье, Большое Карасье, Варзанка и др. (Лёзин, Ивачев, 2015).

При разработке маршрутов учитывалось расположение населенных пунктов, разнообразие, степень увлажнения и заболоченности почвы, выраженность границ растительных сообществ, высота местности над уровнем моря, а также доступность территории (Осипов, 2002). В связи со значительной заболоченностью и отсутствием дорог основная часть маршрутов пролегла у границ участка.

Геоботанические описания выполняли по стандартной методике с указанием обилия видов по шкале О. Друде (Работнов, 1992). Сведения о растительных сообществах с координатной привязкой приведены в табл. 1. Гербаризацию растений осуществляли по обще-

принятой методике (Гуреева, 2013). Сообщества и отдельные виды растений документировали с помощью цифровой фотосъемки. При описании растительных сообществ перечень видов приводился по ярусам и в порядке латинского алфавита.

При обнаружении видов растений, включенных в Красную книгу Тюменской области (далее – КК ТО) (2020), определяли их численность с учетом пространственной структуры ценопопуляций (Злобин и др., 2013). Таксоны в списке видов, новых для Викуловского р-на Тюменской области, расположены по системе Энглера, названия видов и авторы приводятся в соответствии с электронной базой *Plants of the World Online* (<http://www.plantsoftheworldonline.org>). Коллекция собранных видов хранится в Гербарии Тюменского государственного университета (HTSU). Коллекторами являются авторы статьи.

Редкими для Тюм. обл. считали виды, отмеченные по литературным данным не более чем в 6 административных р-нах и городских округах. В списке данные виды отмечены звездочкой – *. Для редких видов приведена информация о прежних местах сборов, при этом использованы следующие сокращения муниципальных р-нов и городских округов Тюм. обл.: Абатский – Аб., Армизонский – Арм., Аромашевский – Аром., Бердюжский – Бер., Вагайский – Ваг., Викуловский – Вик., Голышмановский – Гол., Заводоуковский – Зав., Исетский – Ис., Ишимский – Иш., Казанский – Каз., Нижнетавдинский – Ниж., Омутинский – Ом., Сладковский – Сл., Тобольский – Тоб., Тюменский – Тюм., Уватский – Ув., Упоровский – Уп., Ялуторовский – Ял., Ярковский – Яр.

Для видов, занесенных в КК ТО (2020), Красную книгу РФ (2008), а также являющихся редкими на территории Тюм. обл., этикетки приводятся полностью. Категория редко-

Таблица 1. Сведения об исследованных растительных сообществах Викуловского района

Table 1. Plant communities of Vikulovo District in 2019

Растительное сообщество	Дата, местонахождение
1	2
Разнотравно-злаковое	16.08.2019, 1 км на восток от д. Покровка, залежь, 56°54'34" с. ш. 70°48'53" в. д.
Злаково-разнотравное и ивняк разнотравный	16.08.2019, пойма р. Сартам у д. Покровка, 56°54'22" с. ш. 70°48'47" в. д.
Березняк малиново-разнотравный	16.08.2019, левый берег р. Сартам, 5 км на юго-запад от д. Покровка, 56°52'40" с. ш. 70°44'15" в. д.
Березняк хвощево-разнотравный	16.08.2019, 3 км на юг от д. Сартам, 56°51'14" с. ш. 70°44'47" в. д.
Осиново-березово-орляковый лес	16.08.2019, 3,5 км на юг от д. Сартам, 56°51'12" с. ш. 70°44'48" в. д.
Тростниково-злаково-разнотравное	17.08.2019, луг на солончаковых почвах, 56°55'17" с. ш. 71°36'06" в. д.
Бодяково-злаково-разнотравное	17.08.2019, у д. Катай, суходольный луг, 56°55'31" с. ш. 71°36'02" в. д.
Осоково-тростниковое	17.08.2019, 8 км на северо-запад от д. Катай, займище, 56°55'08" с. ш. 71°28'04" в. д.
Злаково-осоково-разнотравное	17.08.2019, 9 км на север от д. Ачимово, берег искусственного водоема, 56°53'40" с. ш. 71°21'17" в. д.
Ивняк двухкосточниково-осоковый	18.08.2019, 2 км на северо-восток от д. Калинина, пойма и левый берег р. Барсук, 56°50'02" с. ш. 70°52'23" в. д.
Кубышково-нимфейное (в воде), двухкосточниково-разнотравное (на берегу)	18.08.2019, 200 м на север от д. Базариха, р. Барсук, 56°47'46" с. ш. 71°04'52" в. д.
Хвощево-злаково-разнотравное	18.08.2019, 1 км на юго-восток от д. Базариха, склон берега р. Барсук, 56°47'48" с. ш. 71°05'14" в. д.
Тростниково-рогозовое	18.08.2019, берег оз. Среднее, 56°48'48" с. ш. 71°17'21" в. д.
Рогозово-осоковое	18.08.2019, сплавина оз. Моховое, 56°49'04" с. ш. 71°20'22" в. д.
Березовый хвощево-костянично-злаковый лес	19.08.2019, 4 км на северо-восток от д. Покровка, 56°55'34" с. ш. 70°52'20" в. д.
Осиново-березово-разнотравный лес	19.08.2019, 4,5 км на северо-восток от д. Покровка, 56°55'33" с. ш. 70°52'24" в. д.
Липняк злаково-разнотравный	19.08.2019, 6 км на северо-восток от д. Покровка, 56°55'55" с. ш. 70°53'35" в. д.
Сосново-кассандрово-пушицевое-сфагновый рям	19.08.2019, 5,5 км на юго-запад от д. Покровка, 56°56'02" с. ш. 70°53'35" в. д.
Липняк хвощево-разнотравный	19.08.2019, 6,5 км на северо-восток от д. Покровка, 56°55'36" с. ш. 70°52'23" в. д.
Березняк вейниково-хвощево-разнотравный	19.08.2019, 6 км на северо-восток от д. Покровка, 56°55'17" с. ш. 70°51'06" в. д.
Липняк страусниковый, по краю – липняк вейниково-снытевый с пихтой	20.08.2019, 7 км на юго-восток от д. Жигули, 57°08'15" с. ш. 71°15'09" в. д.
Липняк разнотравный	20.08.2019, 5,6 км на юго-восток от д. Жигули, 57°08'29" с. ш. 71°13'49" в. д.
Бодяково-злаково-разнотравное	20.08.2019, 6,8 км на юго-восток от д. Жигули, залежь, 57°08'14" с. ш. 71°15'57" в. д.

Продолжение таблицы 1

Continuation Table 1

1	2
Осоково-манниково- двуклесточниково-разнотравное	20.08.2019, 6,6 км на юго-восток от д. Жигули, пойма р. Тенис, 57°08'04" с. ш. 71°14'25" в. д.
Березово-осиновый разнотравно- страусниковый лес с липой	20.08.2019, 5,6 км на юго-восток от д. Жигули, 57°08'29" с. ш. 71°13'49" в. д.
Сосняк малиново-вейниково- купеново-разнотравный	20.08.2019, 303 м на юго-восток от д. Старая Боровая, 57°04'43" с. ш. 70°45'17" в. д.
Злаково-кипреино-разнотравное	21.08.2019, 1,3 км на северо-восток от с. Новоникольское, вырубка, 56°52'09" с. ш. 70°52'28" в. д.
Березняк землянично-вейниково- лабазниковый	21.08.2019, около 1,8 км на северо-восток от с. Новоникольское, 56°52'09" с. ш. 70°52'28" в. д.
Донниково-попыново-разнотравное	21.08.2019, окр. д. Коточи́ги, коренной берег р. Барсук, 56°49'19" с. ш. 70°56'57" в. д.
Тростниково-полевичьево	21.08.2019, окр. д. Красная Елань, берег озера, 56°49'08" с. ш. 71°00'12" в. д.
Березово-сосново-малиново- разнотравное	21.08.2019, восточный берег оз. Среднее, 56°48'20" с. ш. 71°18'35" в. д.
Березняк малиново-костянично- разнотравный	21.08.2019, 3,3 км на северо-восток от с. Озерное, 56°49'15" с. ш. 71°18'05" в. д.

сти указана арабскими цифрами, приложение к КК ТО – П.

Результаты и обсуждение

Растительный покров

Растительный покров участка «Александровский» типичен для подзоны мелколиственных лесов (подтайги), но имеет характерные особенности, отражающие расположение обследованной территории на границе с лесостепью, – богатые разнотравьем суходольные луга и галофитные сообщества на солонцеватых почвах. Небольшие площади сосновых лесов и обширное осоково-тростниковое займище также подчеркивают своеобразие растительности участка.

В ходе проведенных рекогносцировочных исследований выполнены геоботанические описания, охватывающие основные типы растительных сообществ: мелколиственные, светлохвойные и широколиственные леса, ивняки, злаково-разнотравные

суходольные луга и осоково-тростниковое займище в сочетании с галофитными сообществами, сосново-кустарничково-сфагновые болота – рямы, а также прибрежно-водную растительность.

Мелколиственные березовые, осиновые и осиново-березовые орляковые, разнотравные и злаково-разнотравные леса являются преобладающим типом лесной растительности, что характерно для подтайги. Доминирующая *Betula pendula* Roth образует монодоминантный первый ярус или в сочетании с *Populus tremula* L. Подлесок в чистых березняках (10Б) и осиново-березовых (8Б2ОС, 7Б3ОС) лесах представлен различным сочетанием *Crataegus sanguinea* Pall., *Frangula alnus* Mill., *Prunus padus* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Sorbus aucuparia* L. или *Sorbus sibirica* (Hedl.) Prain, *Viburnum opulus* L. В травяном ярусе присутствуют *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Angelica sylvestris* L., *Fragaria vesca* L., *Geranium sylvaticum* L., *Lathyrus vernus* (L.)

Bernh., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Pteridium pinetorum* C.N. Page & R.R. Mill, *Rubus saxatilis* L., хвощи и др. Широкотравье представляют *Aegopodium podagraria* L. и *Crepis sibirica* L.; обильны злаки: *Agrostis gigantea* Roth, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, виды рода *Poa*. Мохово-лишайниковый напочвенный покров обычно отсутствует.

В эталонном для подтайги осиново-березово-орляковом сообществе у пересечения южной и западной границ участка, в 3,5 км на юг от д. Сартам, отмечена концентрация ценопопуляций видов, занесенных в КК ТО: *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., *Cypripedium calceolus* L., *Cypripedium guttatum* Sw., *Epipactis palustris* (L.) Crantz.

Светлохвойные леса в связи с высокой заболоченностью территории участка занимают относительно небольшие площади и представлены естественными и искусственными насаждениями *Pinus sylvestris* L. (от 10С до 5С4Б1ОС). Видовой состав подлеска сходен с таковым в березовых лесах, но разрежен, угнетен. Травяно-кустарничковый ярус также разрежен и представлен *Linnaea borealis* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L., *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C.Barton, *Fragaria vesca*, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Orthilia secunda* (L.) House, *Polygonatum odoratum*, *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Pyrola rotundifolia* L., *Rubus saxatilis* L., *Solidago virgaurea* L., злаками *Calamagrostis arundinacea*, *Melica nutans* L., *Poa angustifolia* L., хвощами *Equisetum hyemale* L. и *Equisetum pratense* Ehrh., единично встречаются *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. и *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs.

Моховой напочвенный покров занимает 5–10 %, его слагают *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis*

(Hedw.) De Not., *Plagiomnium* sp. Напочвенные лишайники отсутствуют.

Широколиственные леса в Тюм. обл. встречаются в основном в южной тайге и подтайге. На обследованной территории они представлены как чистыми липняками, так и в сочетании с березой и осиной. П. А. Горчаковский (1964) отмечает, что растительные сообщества с участием *Tilia cordata* Mill. являются остатком доледникового широколиственного лесного флорогенетического комплекса. На юге Тюменской и Омской областей проходит восточная граница ареала вида (Власова, 1996). Данный вид занесен в КК ТО (2020) с категорией редкости 3.

На участке отмечены разновозрастные липняки: папоротниковые (страусниковые и разнотравно-страусниковые) и разнотравные (злаково-разнотравные, хвощево-разнотравные, вейниково-снытевые). Формула леса варьирует от 10Л до 8Л2ОС и 9Л1ОС+Б. Ряд липняков сосредоточен у северо-восточной границы участка среди труднопроходимых заболоченных лугов и займища, так называемые Хахаринские липняки. При значительном затенении подрост отсутствует, подлесок слабо выражен и представлен вегетирующими особями *Frangula alnus*, *Prunus padus* и *Rosa acicularis*. Травяной покров сильно разрежен, включает виды мелкотравья, встречающиеся в березово-осиновых лесах, но сильно угнетенные из-за затенения, и широкотравья: *Aegopodium podagraria*, *Crepis sibirica*, *Parasenecio hastatus* (L.) Н. Койама, *Paris quadrifolia* L., *Pulmonaria mollis*; также обычны папоротники *Athyrium filix-femina*, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman, *Onoclea struthiopteris* (L.) Roth. Во всех обследованных липняках найдены виды, включенные в КК ТО (2020).

У северной границы участка, в 7 км на юго-восток от д. Жигули, был описан реликтовый липняк страусниковый, представляющий интерес для дальнейшего детального изучения с целью создания памятника природы. Липа в данном ценозе достигает высоты 20 м при диаметре ствола 30–40 см, у единичных деревьев – до 80 см. Довольно обильно развит ее подрост, достигающий высоты 2–3 м. Здесь отмечены ценопопуляции видов, внесенных в КК ТО (2020): *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., лишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., мох *Neckera pennata* Hedw.

Злаково-разнотравные суходольные луга занимают площади между лесными массивами и колками. Они отличаются высоким видовым разнообразием – до 60 видов и более. Проективное покрытие 100 %, высота травостоя до 140 см. Наиболее обильны *Achillea millefolium* L., *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Galatella biflora* (L.) Nees., *Pimpinella saxifraga* L., *Poa palustris* L., *Tanacetum vulgare* L. Остальные виды встречаются рассеянно или единично: *Centaurea scabiosa* L. и *Centaurea jacea* L., *Hieracium umbellatum* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Origanum vulgare* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Thalictrum simplex* L. и др. Группу злаков представляют *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis* L., *Bromus inermis* Leyss., *Calamagrostis pseudophragmites* (Haller f.) Koeler, *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.

Около половины территории участка занято болотами. К северу от д. Катай расположено займище площадью несколько десятков квадратных километров. Проективное покрытие осоково-тростниковых зарослей 100 %, высота *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. 2–2,5 м. Единично встречаются ивы *Salix myrtilloides* L. и *Salix lapponum* L. Повсеместно преобладают *Phragmites australis*

и *Carex appropinquata* Schumacher., *Carex atherodes* Spreng., *Carex cespitosa* L., *Carex rostrata* Stokes. Разнотравье рассеяно по всему массиву: *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova & V.N. Tikhom., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Lycopus europaeus* L., *Lythrum salicaria* L., *Ostericum palustre* (Besser) Besser, *Parnassia palustris* L., *Peucedanum palustre* (L.) Moench. На обводненных участках поселяются *Caltha palustris* L., *Comarum palustre* L., *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski, *Hippuris vulgaris* L., *Pedicularis karoii* Freyn, *Ranunculus lingua* L., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, *Typha latifolia* L., *Utricularia intermedia* Hayne. На сырой почве болот отмечены гипновые мхи родов *Sanionia* и *Warnstorfia*.

Отличительной особенностью Западно-Сибирских осоково-тростниковых займищ является наличие рямов – олиготрофных выпуклых сосново-кустарничково-сфагновых болот, которые выделяются густо облесенной поверхностью (Растительный покров..., 1985). В 5,5 км к юго-западу от д. Покровка описан типичный рям среди займища. Древесный ярус образует *Pinus uncinata* subsp. *uliginosa* (G.E. Neumann) Businský высотой 2–8 м. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют: *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Ledum palustre* L. и *Eriophorum vaginatum* L. На кочках, образованных *Sphagnum* sp., растут *Carex globularis* L., *Drosera rotundifolia* L., *Vaccinium macrocarpon* Aiton. По периферии доминируют *Betula pubescens* Ehrh. и *Eriophorum vaginatum* с примесью *Carex utriculata* Boott., *Comarum palustre* и *Phragmites australis*, обилие которого увеличивается при переходе к осоково-тростниковому займищу.

Вкраплениями среди осоково-тростникового займища встречаются участки галофитных сообществ на солонцеватых почвах, характерных для лесостепи Тюм.

обл. Доминантами травяного яруса выступают *Calamagrostis purpurea*, *Phragmites australis*, *Puccinellia hauptiana* (V.I. Krecz.) Kitag., *Saussurea amara* (L.) DC., *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. Высота травостоя первого яруса выше одного метра, проективное покрытие 100 %. В значительном обилии присутствуют виды, характерные для солонцов: *Artemisia pontica* L., *Cenolophium denudatum* (Fisch. ex Hornem.) Tutin, *Cirsium canum* (L.) All., *Cirsium esculentum* (Siev.) C.A. Mey., *Lysimachia maritima* (L.) Galasso, Banfi & Soldano, *Plantago cornuti* Gouan, *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Rumex pseudonatronatus* (Borbás) Murb., *Triglochin maritima* L. в сочетании с луговым разнотравьем: *Achillea millefolium*, *Achillea salicifolia* Besser., *Galium mollugo* L., *Hylotelephium telephium* (L.) H. Ohba, *Jacobaea erucifolia* (L.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb., *Kadenia dubia*, *Lysimachia vulgaris* L., *Pentanema asperum* (Poir.) G.V. Boiko & Korniy., *Thalictrum simplex* L. и злаками: *Agrostis gigantea*, *Elymus mutabilis* (Drobow) Tzvelev, *Lolium pratense* (Huds.) Darbysh., *Poa palustris* L.

На периферийных участках осоково-тростникового займища сосредоточены наиболее крупные массивы ивняков: *Salix cinerea* L., *Salix gmelinii* Pall., *Salix rosmarinifolia* L. Они сочетаются с сырыми лугами, образуя ивово-разнотравно-осоково-вейниковые ассоциации. Доминанты: *Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv., *Calamagrostis purpurea* и *Calamagrostis pseudophragmites*, *Carex cespitosa* и *Carex rostrata*.

Берега рек Барсук, Тенис и Сартам густо поросли ивами *Salix cinerea*, *Salix gmelinii*, *Salix pentandra* L. и *Salix viminalis* L., которые иногда увиты *Humulus lupulus* L. или *Calystegia sepium* (L.) R. Br. На пойменных террасах ивняки чередуются с куртинами

Onoclea struthiopteris, *Ribes spicatum* subsp. *hispidulum* (Janch.) L. Hämet-Ahti. и богатым разнотравьем лугов: *Carex atherodes*, *Carex pseudocyperus* L., *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre* L., *Myosotis scorpioides* L., *Senecio nemorensis* L. В пойме у воды доминируют *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria lithuanica*, *Phalaris arundinacea*. Русло р. Барсук особенно богато водной растительностью, которая покрывает более 50 % поверхности воды: *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna turionifera* Landolt, *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) Kuntze, *Nuphar lutea* (L.) Sm., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. На мелководье встречаются: *Agrostis stolonifera* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., *Carex acuta* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium emersum* Rehmman, *Typha latifolia*, в толще воды – *Potamogeton lucens* L.

Берега озер пологие, топкие, заросшие гидрофитами на глубину более 1,5 м. Доминантами выступают *Phragmites australis*, *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla., *Typha angustifolia* L. и *Typha latifolia* в разном сочетании. По берегам обильны *Carex acuta*, *Carex rostrata*, *Carex utriculata*. На оз. Среднем богата водная растительность: *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Nymphaea candida* C. Presl и *Nymphaea tetragona* Georgi, *Nuphar lutea* (L.) Sm.; в толще воды – *Potamogeton lucens*, *Potamogeton perfoliatus* L., *Stratiotes aloides* L., *Stuckenia pectinata* (L.) Börner. Сплавина оз. Моховое формируется переплетением корней и корневищ *Calla palustris* L., *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata* L., *Thelypteris confluenta* (Thunb.) C.V. Morton., *Typha latifolia*. На ней поселяются *Salix lapponum*, *Salix myrtilloides* и разнотравье: *Bidens cernua* L., *Cicuta virosa* L., *Lycopus europaeus*, *Parnassia palustris*, *Stachys*

palustris L., а на заболоченном мелководье – *Myriophyllum sibiricum* Kom., *Stratiotes aloides*, *Utricularia intermedia* Hayne, *Utricularia minor* L., *Utricularia vulgaris* L.

На глубине обоих озер обнаружены заросли мха *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. Окр. с. Озерное: оз. Среднее, в воде вдоль берега на глубине до 2 м, 56°48'48" с. ш. 71°17'21" в. д., 18.08.2019; оз. Моховое, в воде заболоченной прибрежной зоны, 56°49'04" с. ш. 71°20'22" в. д., 18.08.2019. Популяции многочисленные.

Находки данного вида в Викуловском р-не ранее отмечены в работе О.Е. Токарь (2011) и являются единственными местонахождениями на территории Тюм. обл. *Scorpidium scorpioides* – редкий вид и известен по единичным находкам на юге Западной Сибири: Томской и Новосибирской областей (Лапшина, Мульдияров, 1998; Moss «Flora of Russia». URL: <http://arctoa.ru/en/Flora-en/>), Ямало-Ненецкого автономного округа (Чернядьева, 1994, 1998; Moss «Flora of Russia». URL: <http://arctoa.ru/en/Flora-en/>) и Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (Лапшина, Писаренко, 2013). Вид включен в Красную книгу Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (2013).

На основании проведенных исследований подготовлено и передано в Департамент недропользования и экологии Тюм. обл. обоснование о включении данного вида в КК ТО.

Вблизи населенных пунктов имеются многолетние залежи. От лугов они отличаются низким обилием луговых видов и доминированием сорняков: *Carduus crispus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Conium maculatum* L., *Elymus repens* (L.) Gould., *Pastinaca sativa* L. Обычны виды: *Artemisia vulgaris* L., *Equisetum arvense* L., *Galeopsis bifida* Boenn., *Glechoma hederacea* L., *Potentilla argentea* L., *Rumex acetosella* L., *Sonchus arvensis* L., *Silene*

latifolia Poir., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip.

Флора

Флора Викуловского р-на, по литературным данным, представлена 91 семейством сосудистых растений, включающим 291 род и 516 видов, что составляет 41 % от общего флористического богатства Тюм. обл. (Кадастровое дело..., 2013; Глазунов и др., 2017) (табл. 2).

Несмотря на отсутствие весенне-летних исследований в пределах участка и прилегающей к нему территории, нами выявлено достаточно высокое флористическое разнообразие – 410 видов сосудистых растений, относящихся к 249 родам, 82 семействам. Систематический анализ флоры показал, что ее основу составляют покрытосеменные растения – 391 вид (95,4 %), среди которых преобладают двудольные – 306 видов (74,6 %). Отношение числа видов однодольных к двудольным равно 1:3,6. Незначительную роль во флоре играют высшие споровые и голосеменные растения, 16 (3,9 %) и 3 вида (0,7 %) соответственно (табл. 2).

Для флоры Викуловского р-на отмечено 80 новых видов, относящихся к 64 родам, 26 семействам. При этом впервые указаны местонахождения видов для 26 родов и 5 семейств: *Adoxaceae*, *Botrychiaceae*, *Callitrichaceae*, *Caprifoliaceae*, *Sambucaceae*.

Список видов, новых для Викуловского района Тюменской области

Отдел POLYPODIOPHYTA

Сем. Botrychiaceae: 1. *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.

Отдел MAGNOLIOPHYTA

Класс LILIOPSIDA
(MONOCOTYLEDONES)

Таблица 2. Сравнительные данные по флоре сосудистых растений

Table 2. Comparative analysis of the vascular plant flora

Названия таксонов	Количество таксонов на территориях														
	Тюменская область*					Викуловский р-н*					Участок «Александровский»**				
	семейств	родов	видов	микровидов	гибридов	семейств	родов	видов	микровидов	гибридов	семейств	из них новых для Викуловского р-на	родов	из них новых для Викуловского р-на	видов
Отдел <i>Lycorodiophyta</i>	3	5	9	0	0	1	2	3	0	0	1	0	1	0	1
Класс <i>Lycorodiopsida</i>	2	4	7	0	0	1	2	3	0	0	1	0	1	0	1
Класс <i>Isoëtophyta</i>	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Отдел <i>Equisetophyta</i>	1	1	7	0	1	1	1	6	0	0	1	0	1	0	6
Класс <i>Equisetopsida</i>	1	1	7	0	1	1	1	6	0	0	1	0	1	0	6
Отдел <i>Polypodiophyta</i>	7	12	20	0	2	6	7	9	0	0	6	1	7	1	9
Класс <i>Ophioglossopsida</i>	2	2	5	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Класс <i>Polypodiopsida</i>	5	10	15	0	2	5	6	8	0	0	5	0	6	0	8
Отдел <i>Pinophyta</i>	2	5	9	0	0	1	4	5	0	0	1	0	2	0	3
Класс <i>Pinopsida</i>	2	5	9	0	0	1	4	5	0	0	1	0	2	0	3
Отдел <i>Magnoliophyta</i>	105	494	1210	46	47	82	277	493	1	5	73	4	238	25	391
Класс <i>Liliopsida</i>	25	111	319	0	10	21	70	136	0	1	19	0	50	1	85
Класс <i>Magnoliopsida</i>	80	383	891	46	37	61	207	357	1	4	54	4	188	24	306
Всего:	118	517	1255	46	50	91	291	516	1	5	82	5	249	26	410

Примечание: * – по литературным данным, ** – по результатам настоящих исследований.

Сем. *Poaceae*: 2. *Agrostis capillaris* L., 3. *Alopecurus pratensis* L., 4. *Calamagrostis pseudophragmites* (Haller. f.) Koeler, 5. *Elymus mutabilis* (Drobow) Tzvelev, 6. *Festuca ovina* L., 7. *Milium effusum* L., 8. *Poa trivialis* L., 9. *Setaria viridis* (L.) B. Beauv.

Сем. *Cyperaceae*: 10. *Carex appropinquata* Schumacher*, 11. *Carex globularis* L., 12. *Carex pediformis* var. *macroura* (Meinsh.) Kük., 13. *Scirpus sylvaticus* L.

Сем. *Juncaceae*: 14. *Juncus gerardi* Loisel.

Сем. *Alliaceae*: 15. *Allium strictum* Schrad.

Класс *MAGNOLIOPSIDA*
(*DICOTYLEDONES*)

Сем. *Salicaceae*: 16. *Populus nigra* L., 17. *Salix bebbiana* Sarg., 18. *Salix myrtilloides* L.*

Сем. *Caryophyllaceae*: 19. *Silene flos-cuculi* (L.) Greuter & Burdet, 20. *Stellaria bungeana* Fenzl, 21. *Stellaria longifolia* Muhl. ex Willd., 22. *Stellaria palustris* Ehrh. ex Hoffm.

Сем. *Ranunculaceae*: 23. *Aconitum septentrionale* Koelle, 24. *Ranunculus sceleratus* L., 25. *Thalictrum macrophyllum* V. V. Botschantz*, 26. *Thalictrum minus* nothosubsp. *flexuosum* (Bernh. ex Rchb.) Syme.

Сем. *Brassicaceae*: 27. *Sisymbrium loeselii* L.

Сем. *Rosaceae*: 28. *Alchemilla vulgaris* L. s. l., 29. *Malus baccata* (L.) Borkh., 30. *Rubus idaeus* L., 31. *Sorbus sibirica* (Hedl.) Prain, 32. *Spiraea crenata* L.

Сем. *Fabaceae*: 33. *Lathyrus humilis* (Ser.) Fisch. ex Spreng., 34. *Lotus x ucrainicus* Klokov*, 35. *Trifolium aurea* Pollich*

Сем. *Callitrichaceae*: 36. *Callitriche palustris* L.

Сем. *Apiaceae*: 37. *Cenolophium denudatum* (Fisch. ex Hornem.) Tutin, 38. *Conium maculatum* L.

Сем. *Pyrolaceae*: 39. *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, 40. *Pyrola chlorantha* Sw.

Сем. *Primulaceae*: 41. *Androsace septentrionalis* L., 42. *Lysimachia maritima* (L.) Galasso, Banfi & Soldano*.

Сем. *Gentianaceae*: 43. *Gentiana cruciata* L.

Сем. *Boraginaceae*: 44. *Nonea rossica* Steven

Сем. *Lamiaceae*: 45. *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl.*

Сем. *Scrophulariaceae*: 46. *Pedicularis resupinata* L., 47. *Pedicularis sceptrum-carolinum* L.*, 48. *Rhinanthus major* L., 49. *Scrophularia nodosa* L., 50. *Verbascum nigrum* L., 51. *Veronica anagallis-aquatica* L., 52. *Veronica serpyllifolia* L., 53. *Veronica spicata* L., 54. *Veronica teucrium* L.

Сем. *Plantaginaceae*: 55. *Plantago cornuti* Gouan*

Сем. *Rubiaceae*: 56. *Galium mollugo* L. s. l., 57. *Galium triflorum* Michx.

Сем. *Sambucaceae*: 58. *Sambucus sibirica* Nakai

Сем. *Caprifoliaceae*: 59. *Linnaea borealis* L., 60. *Lonicera xylosteum* L.

Сем. *Campanulaceae*: 61. *Campanula sibirica* L.

Сем. *Adoxaceae*: 62. *Adoxa moschatellina* L.*

Сем. *Asteraceae*: 63. *Anthemis subtinctoria* Dobrocz., 64. *Artemisia austriaca* Jacq., 65. *Artemisia campestris* L., 66. *Artemisia laciniata* Willd., 67. *Artemisia latifolia* Ledeb., 68. *Artemisia pontica* L., 69. *Bidens cernua* L., 70. *Carduus nutans* L., 71. *Cirsium esculentum* (Siev.) C. A. Mey., 72. *Galatella biflora* (L.) Nees, 73. *Jacobaea vulgaris* Gaertn., 74. *Pentanema asperum* (Poir.) G. V. Boiko & Korniy*, 75. *Picris hieracioides* L., 76. *Saussurea amara* (L.) DC., 77. *Scorzoneroidea autumnalis* (L.) Moench, 78. *Senecio fluviatilis* Wallr., 79. *Senecio vulgaris* L., 80. *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz.

Редкие для Тюменской области виды

Выявлены новые местонахождения 14 видов, встречающихся относительно редко на территории Тюм. обл. Местонахождения, отмеченные в р-нах ранее, приведены по данным В. А. Глазунова с соавторами (2017).

Adoxa moschatellina L. – бореально-неморальный вид. Изредка встречается в таежном Зауралье, практически не заходит в лесостепь (Науменко, 2008). Ранее отмечен для р-нов: Ваг., Ниж., Тоб., Ув., Яр.

Вик. р-н: 7 км на юго-восток от д. Жигули, липняк вейниково-снытевый с пихтой, 57°08'15" с. ш. 71°15'09" в. д., несколько вегетирующих особей, произрастающих рассеянно, 20.08.2019; 5,6 км на юго-восток от д. Жигули, молодой липняк разнотравный, 57°08'29" с. ш. 71°13'49" в. д., одна вегетирующая особь, 20.08.2019.

Carex appropinquata Schumacher. – бореально-неморальный евразийский вид. Довольно обычен в пределах южной тайги в Зауралье (Науменко, 2008). В подтайге встречается крайне редко. Ранее отмечен для р-нов: Ваг., Тоб., Ув., Яр., Зав. и Тюм.

Вик. р-н: 8 км на северо-запад от д. Катай, осоково-тростниковое займище, 56°55'08" с. ш. 71°28'04" в. д., плодоносит, 17.08.2019.

Dryopteris expansa (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy – бореальный евразийский вид. В равнинном Зауралье находится на южном пределе распространения и является очень редким (Науменко, 2008). Занесен в Красную книгу Курганской области (2012) с категорией редкости 2. Ранее отмечен для р-нов: Тоб., Ув., Яр., Ниж., Тюм., а также на севере Вик. р-на, в заказнике «Викуловский» (Кадастровое дело..., 2013).

Новая находка в Вик. р-не – самое южное местонахождение вида в Тюм. обл.: 6,5 км на северо-восток от д. Покровка, молодой лип-

няк хвощево-разнотравный, 56°55'36" с. ш. 70°52'23" в. д., одна вегетирующая особь, 19.08.2019.

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl. – азиатский вид. В Зауралье редкий кенофит: отмечается на сорных местообитаниях (Науменко, 2008). Ранее указывался для Зав. р-на. Находка в Вик. р-не – второе местонахождение в Тюм. обл.: окр. д. Бобры, степной склон коренного берега р. Ишим, полыново-разнотравное сообщество, 57°08'02" с. ш. 70°49'55" в. д., популяция малочисленная, особи плодоносят, 20.08.2019.

Jacobaea erucifolia (L.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb. – лесостепной евразийский вид. Северная граница в Зауралье проходит по широте г. Тюмени (Науменко, 2008). Ранее отмечен для р-нов: Аром., Ис., Каз., Ом., а также на севере Вик. р-на в заказнике «Викуловский» (Кадастровое дело..., 2013).

Вик. р-н: у границы с Омской областью за д. Катай возле аншлага о Государственном природном зоологическом заказнике регионального значения «Килейный», бодяково-злаково-разнотравное сообщество, 56°55'31" с. ш. 71°36'02" в. д., 56°55'33" с. ш. 71°36'02" в. д., 17.08.2019; тростниково-злаково-разнотравное сообщество, окраина займища, 56°55'17" с. ш. 71°36'06" в. д., 17.08.2019. Популяции малочисленные, особи произрастают рассеянно, цветут.

Lysimachia maritima (L.) Galasso, Banfi & Soldano – голарктический вид с дизъюнктивным ареалом (приморско-континентально-солончаковый). Растет по берегам водоемов, на солончаках и солонцеватых лугах (Науменко, 2008). Распространен в лесостепных районах: Аб., Арм., Бер., Гол., Зав., Ис., Каз., Ом., Сл., Уп. Для подтайги приводится впервые: тростниково-злаково-разнотравное сообщество, луг на солончаковых почвах, окраина займища у границы с Омской областью, 56°55'17" с. ш. 70°36'06" в. д., 17.08.2019. Встреча-

ется рассеянно, особи разных возрастных состояний: вегетирующие и плодоносящие.

Lotus x ucrainicus Klokov – степной причерноморско-западносибирский вид. Ранее отмечен в р-нах: Ваг., Гол., Ниж., Тюм., Яр. В настоящее время активно расселяется вдоль автомобильных и железных дорог, образует малочисленные популяции.

Вик. р-н: окр. д. Покровка, пологий склон берега р. Сартам, злаково-разнотравное сообщество, 56°54'22" с. ш. 70°48'47" в. д., 16.08.2019. Встречается рассеянно, особи цветут и плодоносят.

Moehringia trinervia (L.) Clairv. Вид приводится во «Флоре Сибири» (Власова, 1993) для Тобольского флористического р-на без указания конкретного местонахождения. В диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук Н.С. Драчева (2010) данный вид отмечен в Ваг., Ув. и Яр. р-нах, а также на севере Вик. р-на в заказнике «Викуловский» (Кадастровое дело ..., 2013). Новая находка в Вик. р-не – самое южное местонахождение вида в Тюм. обл.: 3,3 км на северо-восток от с. Озерное, березняк малиново-костянично-разнотравный, 56°49'15" с. ш. 71°18'05" в. д., 21.08.2019. Популяция малочисленная, особи произрастают рассеянно, вегетируют и плодоносят.

Pedicularis sceptrum-carolinum L. – бореальный евразийский вид, редкий в равнинном Зауралье (Науменко, 2008). Не образует крупных популяций, севернее лесостепи встречается единичными экземплярами. Ранее указывался для р-нов: Ис., Ниж., Тоб., Тюм., Яр.

Вик. р-н: 8 км на северо-запад от д. Катай, осоково-тростниковое займище, 56°55'08" с. ш. 71°28'04" в. д., одна цветущая и плодоносящая особь, 17.08.2019.

Pentanema asperum (Poir.) G.V. Boiko & Korniy. – лесостепной европейско-

западноазиатский вид. Довольно редкий в равнинном Зауралье, находится на северной границе ареала (Науменко, 2008). Ранее отмечен для р-нов: Гол., Иш., Ниж., Сл. Находка в Вик. р-не на северо-восточной границе ареала вида: тростниково-злаково-разнотравное сообщество, луг на солончаковых почвах, окраина займища у границы с Омской областью, 56°55'17" с. ш. 71°36'06" в. д., 17.08.2019. Встречается рассеянно, все особи цветут.

Plantago cornuti Gouan – степной восточноевропейско-центральноазиатский вид. Характеризуется узкой экологической приуроченностью – солонцы и солончаки. Ранее отмечен для р-нов: Арм., Бер., Гол., Уп. Новая находка – самое северное местонахождение вида в Тюм. обл.: тростниково-злаково-разнотравное сообщество, луг на солончаковых почвах, окраина займища у границы с Омской областью, 56°55'17" с. ш. 71°36'06" в. д., 17.08.2019. Популяция малочисленная, особи произрастают рассеянно, вегетируют и плодоносят.

Salix myrtilloides L. – гипоарктобореальный евросибирский вид. Довольно редок севернее 55°30' с. ш., южнее не указывался (Науменко, 2008). Ранее отмечен для р-нов: Ваг., Ниж., Тоб., Ув., Яр.

Вик. р-н: 1 км на северо-запад от с. Ачимово, берег оз. Моховое, рогозово-осоковое сообщество, 56°49'04" с. ш. 71°20'22" в. д., 18.08.2019. Несколько плодоносящих растений, расположенных группами.

Thalictrum macrophyllum V.V. Botschantz. – бореальный восточно-европейско-азиатский вид. В Зауралье редок (Науменко, 2008). В Тюм. обл. ранее отмечен в северной лесостепи: Гол. и Иш. р-ны.

Находка в Вик. р-не – третья и самая северная в Тюм. обл.: 7 км на юго-восток от д. Жигули, липняк страусниковый, 57°08'15" с. ш. 71°15'09" в. д., 20.08.2019. По-

пуляция малочисленная, особи произрастают рассеянно, вегетируют и плодоносят.

Trifolium aureum Pollich – бореальный европейско-западноазиатский вид. Довольно редкий, спорадически встречается на всей территории Зауралья в разреженных лесах, на залежах, у дорог (Науменко, 2008). Ранее отмечен для р-нов: Зав., Ниж., Тоб., Тюм., Яр. Популяции малочисленные, состоящие из нескольких особей.

Вик. р-н: 3 км на юг от д. Сартам, опушка березняка хвощево-разнотравного, 56°51'14" с. ш. 70°44'47" в. д., две особи цвели и плодоносили, 16.08.2019.

Новые местонахождения видов, занесенных в Красную книгу Тюменской области

Выявлены новые местонахождения 10 видов сосудистых растений, по одному виду мхов и лишайников, включенных в КК ТО (2020).

Сосудистые растения

Botrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr. – П.

От д. Сартам 3 км на юг, зарастающая проселочная дорога на опушке березняка хвощево-разнотравного, 56°51'16" с. ш. 70°44'49" в. д., 16.08.2019. Крупная популяция, включающая около 60 особей, из которых 35 в фазе спороношения; от д. Покровка 6,5 км на северо-восток, молодой липняк хвощево-разнотравный, 56°55'36" с. ш. 70°52'23" в. д., 19.08.2019. Одно вегетирующее растение.

Cypripedium calceolus L. – 3. Красная книга РФ – 3.

От д. Сартам 3 км на юг, осиново-березово-орляковый лес, 56°51'12" с. ш. 70°44'48" в. д., 16.08.2019. Популяция малочисленная, особи произрастают куртинами, вегетируют.

Cypripedium guttatum Sw. – 3.

От д. Сартам 3 км на юг, осиново-березово-орляковый лес, 56°51'12" с. ш. 70°44'48" в. д., 16.08.2019. Популяция малочисленная, особи произрастают рассеянно, вегетируют и плодоносят.

Epipactis palustris (L.) Crantz – 3.

От д. Сартам 3 км на юг, опушка березняка хвощево-разнотравного, у дороги, 56°51'14" с. ш. 70°44'47" в. д., 16.08.2019. Одна вегетирующая особь; 6 км на северо-восток от д. Покровка, молодой липняк злаково-разнотравный, 56°55'55" с. ш. 70°53'35" в. д., 19.08.2019. Популяция малочисленная, особи растут куртинами, вегетируют и плодоносят.

Neottia nidus-avis (L.) Rich. – 2.

От д. Жигули 7 км на юго-восток, липняк страусниковый, 57°08'15" с. ш. 71°15'09" в. д., 20.08.2019. Три плодоносящих особи.

Nymphaea tetragona Georgi – 3.

Окр. с. Озерное, оз. Среднее, в воде, 56°48'48" с. ш. 71°17'21" в. д., 18.08.2019. Популяция малочисленная, особи произрастают группами, цветут.

Pedicularis resupinata L. – 2.

От д. Покровка 6,5 км на северо-восток, молодой липняк хвощево-разнотравный, 56°55'36" с. ш. 70°52'23" в. д., 19.08.2019. Одна плодоносящая особь.

Silene sibirica (L.) Pers. – 3.

Окр. д. Бобры, степной склон коренного берега р. Ишим, полыново-разнотравное сообщество, 57°08'02" с. ш. 70°49'55" в. д., 20.08.2019. Популяция малочисленная, особи цветут и плодоносят.

Thalictrum foetidum L. – 3.

Окр. д. Коточи́ги, крутой склон коренного берега р. Барсук, южная экспозиция, донниково-попыново-разнотравное сообщество, 56°49'19" с. ш. 70°56'57" в. д., 21.08.2019. Несколько вегетирующих растений, произрастающих группой.

Tilia cordata Mill. – 3.

От д. Покровка 6 км на северо-восток, липняк злаково-разнотравный, высота стволов 7–10 м, диаметр – 5–30 см, 56°55'55" с. ш. 70°53'35" в. д., 19.08.2019; 6,5 км на северо-восток от д. Покровка, липняк хвощово-разнотравный, высота стволов 4–5 м, диаметр – 2–5 см, 56°55'36" с. ш. 70°52'23" в. д., 19.08.2019; 7 км на юго-восток от д. Жигули, липняк страусниковый, по краю – липняк вейниково-снытевый с пихтой, высота стволов 20 м, диаметр – 30–70 см, 57°08'15" с. ш. 71°15'09" в. д., 20.08.2019; 5,6 км на юго-восток от д. Жигули, молодой березово-осиновый разнотравно-страусниковый лес с липой, высота стволов 7 м, диаметр – 8–12 см, 57°08'29" с. ш. 71°13'49" в. д., 20.08.2019.

Мхи

Neckera pennata Hedw. – 3.

От д. Жигули 7 км на юго-восток, липняк вейниково-снытевый с пихтой и липняк страусниковый, обильно на валежнике и стволах *Tilia cordata*, 57°08'15" с. ш. 71°15'09" в. д., 20.08.2019.

Лишайники

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. – 2. Красная книга РФ – 3.

От д. Жигули 7 км на юго-восток, липняк вейниково-снытевый с пихтой, на стволе осины, 57°08'15" с. ш. 71°15'09" в. д., 20.08.2019.

Заключение

Проведенные рекогносцировочные исследования на участке «Александровский»

Викуловского р-на существенно дополнили сведения о растительности, флористическом разнообразии и распространении видов в Тюм. обл. и равнинном Зауралье в целом.

Растительный покров участка «Александровский» типичен для подтайги Западной Сибири, так как основные площади заняты мелколиственными лесами с хорошо развитым травяным покровом. Наличие богатых разнотравьем суходольных лугов и галофитных сообществ на солонцеватых почвах отражает расположение обследованной территории на границе с лесостепью. В связи с высокой заболоченностью сосновые леса и липняки встречаются редко. К особенностям растительного покрова относятся и труднопроходимое обширное осоково-тростниковое займище, занимающее почти половину участка.

Для флоры Викуловского р-на отмечено 80 новых видов, относящихся к 64 родам, 26 семействам. Выявлены новые местонахождения 10 видов сосудистых растений, по одному виду мхов и лишайников, внесенных в КК ТО и КК РФ (*Cypripedium calceolus* L., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.), а также 14 видов растений, являющихся редкими для Тюм. обл. *Scorpidium scorpioides* включен в КК ТО (Постановление..., 2021а). На основании проведенных исследований в Викуловском р-не создан государственный комплексный природный заказник регионального значения «Александровский» (Постановление..., 2021б).

Список литературы / References

Алексева Н. А., Воронова О. Г., Сальникова Л. И. (2019) Флора и растительность государственного комплексного заказника регионального значения «Гузенево» (Тюменская область). *Ботанико-географические исследования. Камелинские чтения*. Овеснов С. А., Баранова О. Г. (ред.) Пермь, Изд-во Перм. нац. исслед. политехн. ун-та, с. 8–16 [Alekseeva N. A., Voronova O. G., Sal'nikova L. I. (2019) Flora and vegetation of the State Nature Reserve of regional value «Gusenevo»

(Tyumen Oblast). *Botanical and geographical research. Kamelin memorial lectures*. Ovesnov S. A., Baranova O. G. (eds.) Perm, Perm National Research Polytechnic University, p. 8–16 (in Russian)]

Бакулин В. В., Козин В. В. (1996) *География Тюменской области*. Екатеринбург, Сред.-Урал. кн. изд-во, 240 с. [Bakulin V. V., Kozin V. V. (1996) *Geography of Tyumen Oblast*. Yekaterinburg, Middle Urals Press, 240 p. (in Russian)]

Власова Н. В. (1993) *Moehringia L. – Мерингия. Флора Сибири. Т. 6*. Новосибирск, Наука, с. 53–54 [Vlasova N. V. (1993) *Moehringia L. Flora of Siberia. Vol. 6*. Novosibirsk, Nauka, p. 53–54 (in Russian)]

Власова Н. В. (1996) *Tilia L. – Липа. Флора Сибири. Т. 10*. Новосибирск, Наука, с. 65–66 [Vlasova N. V. (1996) *Tilia L. – Linden. Flora of Siberia. Vol. 10*. Novosibirsk, Nauka, p. 65–66 (in Russian)]

Воронова О. Г., Алексеева Н. А. (2018) Редкие виды семейства *Orchidaceae* в Гербарии Тюменского государственного университета. *Систематические и флористические исследования Северной Евразии*. Том 1. Виктор В. П. (ред.) М., Изд-во МПГУ, с. 148–151 [Voronova O. G., Alekseeva N. A. (2018) Rare species of *Orchidaceae* family in the Herbarium of Tyumen State University. *Systematic and floristic research of Northern Eurasia* Vol. 1. Viktorov V. P. (ed.) Moscow, Moscow State Pedagogical University, p. 148–151 (in Russian)]

Гвоздецкий Н. А. (1973) *Физико-географическое районирование Тюменской области*. М., Изд-во Московского университета, 245 с. [Gvozdetzky N. A. (1973) *Physical and geographical zoning of Tyumen Oblast*. Moscow, Moscow State University, 245 p. (in Russian)]

Глазунов В. А., Наumenко Н. И., Хозяинова Н. В. (2017) *Определитель сосудистых растений Тюменской области*. Тюмень, ООО «РГ «Проспект», 744 с. [Glazunov V. A., Naumenko N. I., Khozyainova N. V. (2017) *Identification book of vascular plants in Tyumen Oblast*. Tyumen, RG Prospect, 744 p. (in Russian)]

Горчаковский П. Л. (1964) Реликтовое нахождение липы мелколистной в лесостепи Тобол-Ишимского междуречья и генезис сибирского крыла ее ареала. *Ботанический журнал*, 49(1): 7–20 [Gorchakovskiy P. L. (1964) A relict locality of *Tilia cordata* Mill. in the forest-steppe in the Tobol-Ishim interfluvium and the genesis of its Siberian distribution wing. *Botanicheskii Zhurnal*, 49(1): 7–20 (in Russian)]

Гуреева И. И. (2013) *Гербарное дело: Руководство по организации Гербария и работе с гербарными коллекциями*. Томск, изд-во Томск. ун-та, 194 с. [Gureyeva I. I. (2013) *Herbarium framework: Guidelines to herbarium organization and management*. Tomsk, Tomsk State University, 194 p. (in Russian)]

Драчёв Н. С. (2010) *Флора подзоны южной тайги в пределах Тюменской области*. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01. рук. Д. Н. Шауло. Новосибирск, Центр. Сиб. ботан. сад СО РАН, Т. 1–331 с., Т. 2–307 с. [Drachev N. S. (2010) *Flora of southern taiga subzone in Tyumen Oblast*. Candidate of biological sciences thesis: 03.02.01. Advisor D. N. Shaulo. Novosibirsk, Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Vol. 1–331 p., Vol. 2–307 p. (in Russian)]

Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. (2013) *Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения*. Сумы, Университетская книга, 439 с. [Zlobin Yu. A., Sklyar V. G., Klimentenko A. A. (2013) *Populations of rare plants: Theoretical foundations and research methods*. Sumy, University Book, 439 p. (in Russian)]

Кадастровое дело № 012 (2013) «Заказник регионального значения «Викуловский». Тюмень, Департамент недропользования и экологии Тюменской области (Электронный ресурс). Режим доступа: https://admtumen.ru/files/upload/OIV/D_nedro/%D0%D0%94%D0%BE%D0%BA%D1%83%D0%BC%D0%B5%D0%BD%D1%82%D1%8B/%D0%92%D0%B8%D0%BA%D1%83%D0%BB%D0%BE%D0%B2%D1%81%D0%BA%D0%B8%D0%B9.pdf (Дата обращения: 22.12.2020) [Cadastral file № 012 (2013) The State Reservation of Regional Significance «Vikulovskiy». Tyumen, Department of Natural Resource Management and Ecology in Tyumen Oblast. URL: https://admtumen.ru/files/upload/OIV/D_nedro/%D0%D0%94%D0%BE%D0%BA%D1%83%D0%BC%D0%B5%D0%BD%D1%82%D1%8B/%D0%92%D0%B8%D0%BA%D1%83%D0%BB%D0%BE%D0%B2%D1%81%D0%BA%D0%B8%D0%B9.pdf (Accessed 22.12.2020) (in Russian)]

Капитонова О. А., Мавродиев Е. В. (2018) Секция *Ebracteolatae* рода рогоз (*Typha*, *Typhaceae*) в Западной Сибири: таксономический состав, распространение и экология. *Ботаника в современном мире. Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (г. Махачкала, 18–23 июня, 2018 г.). Т. 1.* Махачкала, АЛЕФ, с. 45–47 [Kapitonova O. A., Mavrodiev E. V. (2018) *Typha* section *Ebracteolatae* (*Typhaceae*) in Western Siberia: taxonomic composition, distribution and ecology. *Botany in modern world. Proceedings of XIV Congress of Russian Botanical Society and the conference «Botany in modern world» (Makhachkala, June 18–23, 2018). Vol. 1.* Makhachkala, ALEF, p. 45–47 (in Russian)]

Красная книга Курганской области (2012) Курган, Изд-во Курганского гос. ун-та, 448 с. [Red Data Book of Kurgan Oblast (2012) Kurgan, Kurgan State University, 448 p. (in Russian)]

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М. В. Ломоносова (2008) Трутнев Ю. П. и др. (ред.) М., Товарищество научных изданий КМК, 855 с. [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi). Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation; Federal Service for Supervision of Nature Resources; RAS; The Russian Botanical Society; Lomonosov Moscow State University (2008) Trutnev Yu. P. et al. (eds.) Moscow, KMK Publishing House, 855 p. (in Russian)]

Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы (2020) Изд. 2-е. Петрова О. А. (отв. ред.) Кемерово, ООО «Технопринт», 460 с. [Red Data Book of Tyumen Oblast: animals, plants and fungi (2020) 2nd edition. Petrova O. A. (ed.) Kemerovo, Tekhnoprint, 460 p. (in Russian)]

Кузьмин И. В. (2019) Материалы к распространению охраняемых растений Тюменской области (Западная Сибирь). *Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича*, 22: 73–120 [Kuzmin I. V. (2019) Data on the distribution of protected plants in Tyumen Oblast (Western Siberia). *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve*, 22: 73–120 (in Russian)]

Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы (2013) Васин А. М., Васина А. Л. (ред.) Екатеринбург, Баско, 460 с. [Red Data Book of the Khanty-Mansi Autonomous Okrug–Ugra: animals, plants, fungi (2013) Vasin A. M., Vasina A. L. (eds.) Yekaterinburg, Basko, 460 p. (in Russian)]

Лапшина Е. Д., Мульдияров Е. Я. (1998) Флора мохообразных средней полосы Западной Сибири. *Arctoa*, 7: 25–32 [Lapshina E. D., Muldiyarov E. Ya. (1998) The bryophyte flora of the Middle Western Siberia. *Arctoa*, 7: 25–32]

Лапшина Е. Д., Писаренко О. Ю. (2013) Флора мхов Ханты-Мансийского автономного округа (Западная Сибирь). *Turczaninowia*, 16(2): 62–80 [Lapshina E. D., Pisarenko O. Yu. (2013) Moss flora of the Khanty-Mansi Autonomous Okrug (West Siberia). *Turczaninowia*, 16(2): 62–80 (in Russian)]

Лёзин В. А., Ивачев И. В. (2015) *Реки и озера Тюменской области: Ишимский, Абатский, Викуловский, Сорокинский районы*. Тюмень, РИЦ ТГИК, 210 с. [Lezin V. A., Ivachev I. V. (2015) *Rivers and lakes of Tyumen Oblast: Ishim, Abat, Vikulovo and Sorokino districts*. Tyumen, E&P TSIC, 210 p. (in Russian)]

Науменко Н. И. (2008) *Флора и растительность Южного Зауралья*. Курган, Изд-во Курганского гос. ун-та, 512 с. [Naumenko N. I. (2008) *Flora and vegetation of Southern Trans-Urals*. Kurgan, Kurgan State University, 512 p. (in Russian)]

Национальный атлас почв Российской Федерации (2011) Щобы С. А. (ред.) М., ООО «Изд-во Астрель» [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://soilatlas.ru/tyumenskaya-Region>. Дата обращения: 22.12.2020 [National soil atlas of the Russian Federation (2011) Shchoby S. A. (ed.) Moscow, Astrel. URL: <https://soilatlas.ru/tyumenskaya-region> (accessed 22.12.2020) (in Russian)]

Осипов С. В. (2002) О системе методов детально-маршрутных исследований растительного покрова. *Сибирский экологический журнал*, 2: 145–155 [Osipov S. V. (2002) On the sampling method system for the vegetation cover study. *Siberian Journal of Ecology* [Sibirskij ekologicheskij zhurnal], 2:145–155 (in Russian)]

Постановление Администрации Тюменской области от 04.04.2005 № 67-пк «О перечне видов, подлежащих занесению в Красную книгу Тюменской области» (в ред. постановления Правительства Тюменской области от 15.10.2021 № 639-п) (2021a) URL: https://admtyumen.ru/ogv_ru/about/redbook/more.htm?id=11570251@cmsArticle (Дата обращения 10.03.22) [The Administration of Tyumen Oblast Regulation № 67-pk dated 04.04.2005 «On the enlisted species in the Red Data Book of Tyumen Oblast» (amended by the regulation of Tyumen Oblast Administration № 639-p dated 15.10.2021. (2021a) URL: https://admtyumen.ru/ogv_ru/about/redbook/more.htm?id=11570251@cmsArticle (Accessed 10.03.2022) (in Russian)]

Постановление Правительства Тюменской области от 10.12.2021 № 820-п «О государственном комплексном природном заказнике регионального значения «Александровский» в Викуловском муниципальном районе» (2021б) URL: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/7200202112150007> (Дата обращения 10.03.22) [The Administration of Tyumen Oblast Regulation № 820-p dated 10.12.2021 «On the state integrated nature reserve of regional significance «Alexandrovskiy» in Vikulovo district» (2021b) URL: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/7200202112150007> (Accessed 10.03.2022) (in Russian)]

Работнов Т. А. (1992) *Фитоценология*. М., Изд-во МГУ, 352 с. [Rabotnov T. A. (1992) *Phytocenology*. Moscow, Moscow State University, 352 p. (in Russian)]

Растительный покров Западно-Сибирской равнины (1985) Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н. и др. Новосибирск, Наука, 251 с. [Vegetation of the West Siberian Plain (1985) Ilyina I. S., Lapschina E. I., Lavrenko N. N. et al. Novosibirsk, Nauka, 251 p. (in Russian)]

Старков В. Д., Тюлькова Л. А. (2010) *Геология, рельеф, полезные ископаемые Тюменской области*. Тюмень, ОАО «Тюменский дом печати», 352 с. [Starkov V. D., Tyulkova L. A. (2010) *Geology, terrain and mineral resources in Tyumen Oblast*. Tyumen, Tyumen Press House, 352 p. (in Russian)]

Токарь О. Е., Свириденко Б. Ф. (2003) Состав и структура макрофитной растительности реки Ишим (в пределах Тюменской области). *Естественные науки и экология. Выпуск 7*. Омск, Издательство ОмГПУ, с. 66–74 [Tokar O. E., Sviridenko B. F. (2003) Composition and structure of macrophyte vegetation of the Ishim River (Tyumen Oblast). *The Natural Sciences and Ecology. Issue 7*. Omsk, Omsk State Pedagogical University, p. 66–74 (in Russian)]

Токарь О. Е. (2004) Флористический и фитоценотический состав макрофитной растительности пойменных водоемов р. Ишим. *Естественные науки и экология. Выпуск 8*. Омск, Изд-во ОмГПУ, с. 105–117 [Tokar O. Y. (2004) Floristic and phytocenotic composition of macrophyte vegetation in bottomland ponds along the Ishim river. *The Natural Sciences and Ecology. Issue 8*. Omsk, Omsk State Pedagogical University, p. 105–117 (in Russian)]

Токарь О. Е. (2011) Макрофитная растительность озер бассейна р. Барсук (Викуловский район, Тюменская область). *Вестник Томского государственного университета*, 352: 215–220 [Tokar O. Y. (2011) Composition and constitution of aquatic macrophyte vegetation of lakes basin of the river Barsuk (Vikulovsky district, Tyumen Oblast). *Tomsk State University Journal*, 352: 215–220 (in Russian)]

Токарь О. Е. (2016) Сложение растительного покрова и оценка экологического состояния водных экотопов озер Чуртан-Калганской группы (Тюменская область). *Экологический мониторинг и биоразнообразие*, 1: 124–129 [Tokar O. Y. (2016) The texture of plant stand and the evaluation of ecological condition of water ecotopes of the lakes of Churtan-Kolganskaya group (the Tyumen Oblast). *Ecological Monitoring and Biodiversity* [Ekologicheskii monitoring i bioraznoobrazie], 1: 124–129 (in Russian)]

Чернядьева И. В. (1994) Листостебельные мхи низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западно-Сибирская Арктика). *Ботанический журнал*, 79(8): 57–67 [Czernyadjeva I. V. (1994) Mosses of the lower Chugor'yakha River (south-western Gydan Peninsula, West-Siberian Arctic). *Botanicheskii zhurnal*, 79(8): 57–67 (in Russian)]

Чернядьева И. В. (1998) Листостебельные мхи окрестностей озера Юнто (Западно-Сибирская Арктика). *Arctoa*, 7: 1–8 [Czernyadjeva I. V. (1998) Mosses of the vicinity of Yunto Lake (West Siberian Arctic). *Arctoa*, 7: 1–8 (in Russian)]

Glazunov V. A., Voronova O. G., Kulyov O. N., Kulyova N. V., Nikolaenko S. A., Khozyainova N. V. (2020) New species to the flora of the Tyumen Oblast. *Botanicheskii Zhurnal*, 105(8): 816–819 (in Russian)

Moss «Flora of Russia». URL: <http://arctoa.ru/en/Flora-en/> (Accessed 17.05.2021)

Plants of the World Online. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 17.05.2021)

DOI 10.17516/1997-1389-0376

УДК 582.998.(571.15)

***Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae)
in the Altai Republic:
Assessment of the State of the Plant Affected
by Human Activities**

**Elena V. Zhmud^{*a},
Altynai A. Achimova^b, Irina N. Kuban^a,
Maksim B. Yamtirov^b and Olga V. Dorogina^a**
^a*Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Novosibirsk, Russian Federation*
^b*Gorno-Altai Botanical Garden
Kamlak, Russian Federation*

Received 26.11.2020, received in revised form 12.03.2022, accepted 14.03.2022

Abstract. *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin is a rhizome polycarpic plant with monocarpic generative shoots. This is a species of commercial importance. The aboveground and belowground parts of the plant are used as fodder, medicinal raw material, and material for cosmetic industry. The species is classified as rare throughout Russia, except for the Altai Republic. Irrational use leads to disruption of seed and vegetative propagation of plants. The literature data on this species mainly include resource estimates and practical applications. Variations of the morphometric characteristics of the species associated with human impact have not been sufficiently studied. The purpose of this work is a comparative analysis of the growth and development of *R. carthamoides* in various ecological and geographical conditions of the Altai Republic. The species was investigated in two undisturbed habitats (UH), near the village of Kaitanak and in Katun Nature Reserve (Ust-Koksinsky District), and in two sites affected by human activities, namely, livestock grazing (Seminsky Pass, Shebalinsky District) and the Shavla Protected Area (Ongudaysky District). Morphometric features of the vegetative and generative parts were studied in mature generative *R. carthamoides* plants. The study showed the presence of a very productive regeneration zone and a more developed system of rosette shoots with large leaves in the UH. In the sites affected by grazing, the power and productivity of *R. carthamoides* plants decreased, and the process of seed and vegetative propagation was disturbed. Significant correlations of

© 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: elenazhmu@gmail.com

ORCID: 0000-0001-5534-7691 (Zhmud E.); 0000-0002-1940-2224 (Achimova A.); 0000-0002-4305-9729 (Kuban I.); 0000-0001-9065-3811 (Yamtirov M.); 0000-0001-5729-3594 (Dorogina O.)

features were found in the UH. The diameter of the aboveground part of plants is related to the number of vegetative rosette shoots, the size of their leaves, and the height of generative shoots ($r = 0.75; 0.55; 0.63$). These parameters determine the stability of individuals of the species. Adaptation of the plants in the sites affected by human activities was accompanied by the disintegration of growth and development characteristics. We revealed a decrease in the photosynthetic surface area and a reduction in the capacity of the regeneration zone. This process can lead to an impairment in the function of the species in the ecosystem and even its disappearance from the grass stand.

Keywords: populations, adaptation, undisturbed habitats, human impact, morphometric characters, correlation analysis.

Acknowledgements. Field works in habitats No. 1, 2, 3 were supported by RFBR (project No. 20-44-040003, r_a); the work in habitat No. 4 was partially supported by a grant from the Katun Nature Reserve (agreement No. 2-20).

Citation: Zhmud E. V., Achimova A. A., Kuban I. N., Yamtirov M. B., Dorogina O. V. *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) in the Altai Republic: assessment of the state of the plant affected by human activities. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(1), 92–106. DOI: 10.17516/1997-1389-0376

Rhaponticum carthamoides (Asteraceae)

в Республике Алтай:

оценка состояния при антропогенном воздействии

Е. В. Жмуд^а, А. А. Ачимова^б,
И. Н. Кубан^а, М. Б. Ямтыров^б, О. В. Дорогина^а
^аЦентральный сибирский ботанический сад СО РАН
Российская Федерация, Новосибирск
^бАлтайский филиал Центрального Сибирского
ботанического сада СО РАН
«Горно-Алтайский ботанический сад»
Российская Федерация, Камлак

Аннотация. *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin – корневищное поликарпическое растение с монокарпическими генеративными побегами, ресурсный вид комплексного типа использования, у которого надземная и подземная части используются в качестве кормового и лекарственного сырья и в косметической промышленности. Вид отнесен к редким на всей территории России, кроме Республики Алтай. Нерациональное использование приводит к нарушению семенного и вегетативного возобновления растений. Основные исследования, касающиеся данного вида, посвящены ресурсным оценкам и практическому применению. Изменчивость морфометрических характеристик вида при антропогенном воздействии изучена недостаточно. Цель работы –

сравнительный анализ особенностей роста и развития *R. carthamoides* в различных эколого-географических условиях Республики Алтай: в ненарушенных местообитаниях (НМ) (Усть-Коксинский район, окр. с. Кайтанак и Катунский заповедник) и в условиях антропогенного воздействия (АВ) (Шебалинский район, Семинский перевал и Онгудайский район, ООПТ «Шавлинский»). Изучение морфометрических признаков вегетативной и генеративной сферы проведено в ценопопуляциях у зрелых генеративных особей *R. carthamoides*. Обнаружено, что особи вида в НМ характеризовались мощной зоной возобновления с более развитой системой розеточных побегов и крупными листьями. В местах с наличием АВ у *R. carthamoides* выявлено снижение мощности и продуктивности особей, нарушен процесс семенного и вегетативного возобновления. Изучение корреляционных связей признаков показало, что к признакам, детерминирующим стабильность особей в НМ, относятся диаметр надземной части растений, связанное с ним число вегетативных розеточных побегов ($r=0,75$), размер их листьев ($r=0,55$) и длина генеративного побега ($0,63$). Адаптация у особей вида в условиях АВ сопровождалась дезинтеграцией параметров роста и развития, снижением фотосинтетической поверхности и уменьшением емкости зоны возобновления, что впоследствии может привести к нарушению ценотической роли вида вплоть до его выпадения из травостоя.

Ключевые слова: ценопопуляции, адаптация, ненарушенные местообитания, антропогенное воздействие, морфометрические признаки, корреляционный анализ.

Благодарности. Работы в местообитаниях №№ 1, 2, 3 выполнены при поддержке РФФИ (проект № 20-44-040003, p_a); работа в местообитании № 4 проведена при частичной поддержке средств гранта Катунского государственного природного биосферного заповедника (договор № 2-20).

Цитирование: Жмудь, Е. В. *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай: оценка состояния при антропогенном воздействии / Е. В. Жмудь, А. А. Ачимова, И. Н. Кубан, М. Б. Ямтыров, О. В. Дорогина // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(1). С. 92–106. DOI: 10.17516/1997-1389-0376

Введение

Rhaponticum carthamoides (Willd.) Iljin (Asteraceae) – корневищное поликарпическое неявнополицентрическое растение с монокарпическими годичными и вегетативными розеточными побегами. Ареал вида расположен в пределах юга Западной и Восточной Сибири (Gorovoу, 2010). В Красной книге Республики Алтай отнесен к категории «уязвимый» (Красная книга Республики Алтай, 2017). Это ресурсный вид, у которого используются надземная и подземная части растений. В частности, листья *R. carthamoides* используются в лекарственном растениеводстве как один

из основных природных источников экидистероидов (Тимофеев, 2007; Карусевич и др., 2016), в том числе в косметологии (Колесникова, Компанцев, 2016). Препараты левзеи положительно влияли на умственную работоспособность у студентов (Симонова и др., 2019). Экстракт корневищ входил в состав напитка «Саяны». По литературным данным, это медоносное растение, с гектара посевов которого можно получить до 100 кг меда (Алябьева, Овсянникова, 2005). Основная причина для включения вида в сырьевой конвейер пчеловодства заключается в раннем цветении, когда очень ощущается недостаток нектароносных и пергаиноносных рас-

тений. Кроме того, *R. carthamoides* – это источник одного из перспективных растительных стимуляторов, относящихся к группе фитоэстрогенов. Он может стать одним из главных видов растений в сельскохозяйственной структуре, выращиваемых в лечебно-кормовых целях. Большую ценность растение представляет для приготовления комбинированных и лечебных кормов в скотоводстве, свиноводстве, птицеводстве и других отраслях животноводства. Его можно использовать для введения в состав травосмесей на лугах и пастбищах (Алябьева, Овсянникова, 2005). Разрабатываются способы успешного культивирования вида за пределами его естественного ареала, в Витебской области (Карусевич и др., 2016).

В настоящее время в естественных условиях исследована фитоценотическая роль вида, возрастной состав ценопопуляций (ЦП) и дана ресурсная оценка *R. carthamoides* на территориях Кемеровской области и Казахстана (в том числе Восточного) (Кубентаев, Данилова, 2017; Мырзагалиева, Самарханов, 2018; Самбуу, 2019; Nekratova, Shurupova, 2016). В исследовании Nekratova et al. (2020) проводился подсчет числа генеративных побегов на единицу площади и создана модель, описывающая зависимость средней плотности популяций *R. carthamoides* от высоты над уровнем моря. Выявлено, что наиболее высокая плотность популяций сосредоточена в диапазоне 1300–1400 м над уровнем моря (Nekratova et al., 2020). Несмотря на почти полувековой интерес к изучению и использованию этого вида, его биологические особенности в различных эколого-географических условиях изучены недостаточно. Согласно литературным данным, редкие ресурсные виды имеют наиболее выраженную уязвимость (Akshay et al., 2014; Ames et al., 2017). Поэтому чрезвычайно важно использование адекватных методик оценки их состояния

в природных популяциях. Функциональные признаки растений, которые влияют на рост, воспроизводство и выживание, являются важными показателями для прогнозирования того, как растения реагируют и адаптируются к изменяющимся условиям окружающей среды на разных уровнях организации, то есть от органов до видов и экосистемы (Bruehlheide et al., 2018). Такая оценка признаков в целом может способствовать прогнозированию распределения видов, показателей жизнедеятельности и реакции на изменение климата. Поскольку некоторые из них скоррелированы, именно такие взаимосвязи стали предметом пристального внимания в исследованиях адаптации растений и реакции на окружающую среду в течение последних нескольких десятилетий (He et al., 2020). Кроме того, увеличивающееся число фактов указывает на то, что включение внутривидовой изменчивости признаков может усилить сигнал о взаимосвязи признака и окружающей среды, а также дать представление об экоэволюционных стратегиях, которые позволяют видам укореняться и сохраняться в различных средах (Borowy, Swan, 2020).

Одним из эффективных способов оценки адаптации видов в различных эколого-географических условиях является метод определения корреляционных связей между морфометрическими признаками растений, разработанный Н.С. Ростовской (2002). Правильная трактовка корреляций признаков и взаимодействия между ведущими измерениями имеет фундаментальное значение для прогнозирования реакции растений на изменение окружающей среды (Kleyer et al., 2019).

Проведенный нами ранее мониторинг состояния ЦП *R. carthamoides* в Республике Алтай в течение 2008–2017 гг. показал, что при умеренной эксплуатации происходило изменение онтогенетической структуры ЦП

в сторону ее омоложения за счет особей, полученных путем вегетативного возобновления из сохранившихся в почве остатков корневищ. Семенная продуктивность особей *R. carthamoides* в изученных ЦП оказалась достаточно высокой и могла бы представлять собой хорошую альтернативу вегетативному возобновлению в условиях, благоприятных для прорастания семян и развития растений (Кубан и др., 2018). Однако состояние особей оценивалось нами без учета особенностей развития в ненарушенных местообитаниях и при антропогенном воздействии.

Цель данной работы заключается в сравнительном исследовании особенностей раз-

вития *R. carthamoides* в ненарушенных условиях и при антропогенном воздействии в Республике Алтай.

Материалы и методы

Материал изучен в конце июля – начале августа 2020 г. в Республике Алтай в пределах четырех местообитаний при антропогенном воздействии (АВ) (участки (уч.) № 1 и № 3) и в труднодоступных ненарушенных местообитаниях (НМ) (уч. № 2 и № 4) на высотах 1800–2100 м над уровнем моря на субальпийских лугах (табл. 1). Сравнение особей *R. carthamoides* в различных условиях под влиянием антропогенного фактора и при его

Таблица 1. Характеристика местообитаний *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай

Table 1. Characteristics of *Rhaponticum carthamoides* habitats in the Altai Republic

№ уч-ка	Название местонахождения	Абсолютная высота (над уровнем моря, м); экспозиция (эксп.) склона, координаты	Название фитоценоза; общее проективное покрытие (%); сопутствующие виды растений
1	Шебалинский район (р-н), перевал Семинский	1850 м; склон северной эксп., 51°13'51" N, 85°21'07" E	Редкостойный кедровый лес; 95–98 %; <i>Rhaponticum carthamoides</i> (Willd.) Iljin, <i>Geranium albiflorum</i> Ledeb., <i>Bupleurum aureum</i> Fisch. ex Hoffm., <i>Poa palustris</i> L., <i>Trollius altaicus</i> C. A. Mey., <i>Hedysarum neglectum</i> Ledeb.
2	Усть-Коксинский р-н, окр. с. Кайтанак, подножие горы Красная	1830 м; склон северной эксп., 50°10'32" N, 85°22'48" E	Субальпийский луг; 50–60 %; <i>R. carthamoides</i> , <i>Poa sibirica</i> Roshev., <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Viola altaica</i> Ker-Gawl., <i>Polygonum bistorta</i> L., <i>Ranunculus grandifolius</i> C. A. Mey., <i>Trollius asiaticus</i> L., <i>Aquilegia glandulosa</i> Fisch. ex Link, <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Geranium albiflorum</i> , <i>G. sylvaticum</i> L., <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Bupleurum aureum</i>
3	Онгудайский р-н, окр. с. Белый Бом (ООПТ «Шавлинский»)	2100 м; склон южной эксп., 50°16'00" N, 87°12'31" E	Субальпийский луг; 80–90 %; <i>R. carthamoides</i> , <i>Aconitum altaicum</i> Steinb., <i>Geranium albiflorum</i> , <i>Poa sibirica</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Trollius altaicus</i>
4	Катунский заповедник, Усть-Коксинский р-н, перекат из оз. Верх. Поперечное в оз. Поперечное	2056 м; склон северной эксп., 49°56'55" N, 86°06'05" E	Субальпийский луг на опушке кедрового леса; <i>Poa pratensis</i> L., <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh., <i>Rumex confertus</i> Willd., <i>Salix</i> sp., <i>Betula rotundifolia</i> Spach, <i>Sanguisorba alpina</i> Bunge, <i>Rhodiola rosea</i> L., <i>Hedysarum theinum</i> Krasnob., <i>Saussurea alpina</i> (L.) DC., <i>Aconitum anthoroideum</i> DC., <i>Pinus sibirica</i> Du Tour, <i>Vaccinium myrtillus</i> L.

отсутствии стало возможным благодаря проведению исследований в сжатые сроки в один и тот же вегетационный период, что исключает влияние на растения метеоусловий, которые могли бы повлиять на них в разные по погодным условиям годы. Согласно проведенным ранее исследованиям, недостаточное количество осадков в осенне-зимне-весенний период, предшествующий цветению, является ограничивающим фактором для роста и развития растений данного вида (Кубан и др., 2018).

По метеоданным за период первой половины 2020 г. (www.meteorf.ru), на юге Сибири в январе, феврале и марте отмечены абсолютные максимальные значения температуры и нередко наблюдались оттепели. Кроме того, в этот период отмечены многочисленные рекорды по осадкам на территории Сибири. При этом количество осадков, хотя и было рекордным, но не превышало 10 мм за сутки. В апреле 2020 г. на Алтае температура была выше климатической нормы на 6 °С. Неоднократно фиксировалась абсолютная максимальная температура. Осадков в апреле выпало около месячной нормы или больше. В мае 2020 г. в азиатской части России температура была в пределах нормы или выше. В Республике Алтай в мае наблюдался некоторый дефицит осадков (выпало только 30–70 % от среднего месячного количества) (<http://www.meteorf.ru> 'upload' 'iblock' 'Погодные рекорды в первом полугодии 2020 г.; дата обращения: 28 декабря 2020 г.). Таким образом, погодные условия 2020 г. были достаточно благоприятными для роста и развития растений *R. carthamoides*.

На уч. № 1 (перевал Семинский, Шибалинский район) отмечено воздействие на растения *R. carthamoides* в виде выпаса и фрагментарного выкапывания корневищ. В качестве контроля при изучении этого вида в ненарушенных экологических условиях,

согласно нашим предположениям, могло послужить изучение растений в пределах ООПТ «Шавлинский» (уч. № 3; Онгудайский район, окр. с. Белый Бом). Однако при проведении полевых работ мы выяснили, что в данном местообитании выпасают лошадей, отмечены нарушения почвенного покрова и повреждение подземных частей растений. Вследствие этого при АВ особи *R. carthamoides* изучены в местообитаниях на участках № 1 и № 3.

В НМ особи этого вида произрастали в труднодоступных условиях Усть-Коксинского района: у подножия горы Красная в окр. с. Кайтанак (уч. № 2) и на территории Катунского заповедника (уч. № 4). Для каждой ценопопуляции (ЦП) указаны сопутствующие в фитоценозе виды и проективное покрытие травостоя (см. табл. 1).

Нами исследованы 10 морфометрических признаков генеративной и вегетативной сферы (длина генеративного побега, число вегетативных побегов (розеток), число генеративных побегов, число листьев на генеративном побеге, длина розеточного листа, ширина розеточного листа, длина листа на генеративном побеге, ширина листа на генеративном побеге, диаметр корзинки, диаметр надземной части особи; все размеры в см) у живых особей зрелого онтогенетического состояния (всего изучено 68 особей по всем популяциям). У каждой особи изучался, как правило, один наиболее развитый побег. Растения выбирали случайно, расстояние между ними было не менее чем 1,5–2,0 м. Статистическая обработка проведена с использованием пакета программ EXCEL; значимость отличий средних для популяции значений признаков оценивали по непараметрическому критерию Уилкоксона-Манна-Уитни (Mann, Whitney, 1947). В работе обсуждаются только признаки со значимо отличавшимися между участками средними для выборки значениями. Величину уровня

значимости p принимали равной 0,05, что соответствует критериям, принятым в медико-биологических исследованиях ($p < 0,05$). Визуализация данных проведена с использованием пакета программ StatSoft «Statistica».

Сила связей парных корреляций признаков Спирмена определена в соответствии со шкалой, разработанной Г.Н. Зайцевым (1984). Варьирование признаков оценивалось в соответствии с работой С.А. Мамаева (1970). По варьированию изученные признаки отнесены нами к двум вариантам: варьирование признака в среднем диапазоне или ниже (12–20 %) и от повышенного до очень высокого (от 21 % и выше). Для оценки развития особей в различных эколого-географических условиях нами использована методика определения степени корреляции (детерминация) и варьирования каждого из признаков с остальными в соответствии с разработками Н.С. Ростовской (1999: 54). Согласно данной методике, для каждого из изученных признаков вычислялась их детерминация, то есть среднее значение квадратов коэффициентов корреляции (R_{ch}^2), по формуле

$$R_{ch}^2 = (R_1^2) + (R_2^2) + \dots (R_n^2) / (n-1)$$

(Ростова, 1999).

Коэффициенты корреляции вычислялись в преобразованных матрицах после нормирования значений признаков (для снижения различий в их размерности). Это было проведено по формуле $(M_i - m)/y$, где M_i – значение признака, m – среднее значение признака, y – стандартное отклонение. В данной работе детерминированными считали признаки со средней степенью скоррелированности $R_{ch}^2 \geq 0,1$. Признаки с более низкими значениями коэффициента детерминации ($R_{ch}^2 < 0,1$) считали слабо связанными с другими признаками.

Согласно методу Н.С. Ростовской (2002: 272–274), метрические признаки растений по варьированию и степени взаимосвязанности (детерминированности), как правило, относятся к четырем группам:

1. Эколого-биологические системные индикаторы – сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминированности, индикаторы системной адаптивной изменчивости организмов ($C_v \geq 21\%$, $R_{ch}^2 \geq 0,1$). Отражают согласованную изменчивость размеров особей в неоднородной среде.

2. Биологические индикаторы, для которых характерны высокая детерминированность и незначительное варьирование ($C_v < 21\%$, $R_{ch}^2 \geq 0,1$). Это «ключевые» признаки, изменения которых определяют общее состояние системы.

3. Генотипические (таксономические) индикаторы – характеристики, имеющие преимущественно таксономическое значение. У них низкое варьирование и невысокий уровень связей признаков, что соответствует повышению автономизированности их развития, во многих случаях более раннему завершению формирования соответствующих структур в онтогенезе ($C_v < 21\%$, $R_{ch}^2 < 0,1$).

4. Особое положение занимают экологические индикаторы. Они характеризуются сильным варьированием, которое слабо согласовано с изменениями других признаков ($C_v \geq 21\%$, $R_{ch}^2 < 0,1$). Их изменчивость определяется преимущественно влиянием внешних факторов, а изменения могут служить индикатором даже относительно слабых внешних воздействий.

Результаты и обсуждение

Анализ изменчивости морфометрических параметров у особей *R. carthamoides* показал наличие адаптивной пластичности в различных эколого-географических услови-

ях, которая характерна для различных структур побега и особи в целом. Как правило, у особи этого вида в течение вегетационного периода формируются 1–3 генеративных побега и от 1 до 19 розеточных вегетативных, представляющих собой основу для развития будущих генеративных структур. В 2020 г. зрелые генеративные особи *R. carthamoides* характеризовались значимыми отличиями параметров (числа и размеров) генеративной и вегетативной сферы в НМ и при АВ. Это длина побегов, число вегетативных побегов у особей, размеры (длина и ширина) вегетативных (розеточных) листьев, размеры (длина и ширина) листьев на генеративном побеге, диаметр надземной части особей и корзинки (рис. 1, табл. 2).

В местообитаниях на участках № 1 и № 3 визуальным образом отмечено более или менее фрагментарное выкапывание корневищ и выпас скота. При АВ были отмечены повреждения надземной части (обкусывание генеративных побегов скотом) и нарушения

целостности почвенного покрова. В этих местообитаниях *R. carthamoides* отличался низкорослостью и формированием минимального числа вегетативных побегов у особи (рис. 1, табл. 2). На уч. № 1 особи также характеризовались мелкими размерами розеточных листьев и корзинок (табл. 2). На уч. № 3 у особей отмечены минимальные значения числа розеток, размеров листьев на генеративных побегах, и диаметра надземной части (табл. 2). Таким образом, на уч. № 1 большая часть генеративных побегов у особей (60–80 %) была повреждена, а на уч. № 3 формировались особи с минимальной мощностью зоны возобновления.

В труднодоступных НМ (уч. № 2 и № 4) подобные нарушения отсутствовали. На этих участках особи вида характеризовались большей мощностью (рис. 1b, 1c). По сравнению с особями на участках с АВ в данных местообитаниях формировались в среднем в 1,2–1,7 раза более высокие генеративные побеги, а у особей насчитывалось



Рис. 1. Общий вид *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай в 2020 г.: а – на участке № 1 (Семинский перевал); б – на участке № 2 (гора Красная); с – на участке № 4 (Катунский заповедник); длина линеек 20 см

Fig. 1. General view of *Rhaponticum carthamoides* in the Altai Republic, 2020: а – at site No. 1 (Semin'sky pass); б – at site No. 2 (Krasnaya Mountain); с – at site No. 4 (Katunsky Nature Reserve); ruler length 20 cm

Таблица 2. Средние значения морфометрических характеристик растений *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай, 2020 г.Table 2. Average values of morphometric characteristics of *Rhaponticum carthamoides* in the Altai Republic, 2020

Признаки		Характеристики	Антропогенно нарушенные		Ненарушенные	
			уч. № 1 n=16	уч. № 3 n=27	уч. № 2 n=10	уч. № 4 n=15
1	Длина генеративного побега, см	M±m	70,2 ^a ±5,5	79,3 ^a ±2,2	120,0 ^b ±13,6	88,8 ^a ±4,0
		C _v ,%	31,2	14,2	35,8	17,5
		min–max	8,0–100,0	57,0–106,0	79,0–233,0	68,0–120,0
2	Число вегетативных побегов (розеток)	M±m	3,4 ^{ab} ±0,2	2,6 ^a ±0,3	5,7 ^b ±0,7	8,3 ^b ±1,5
		C _v ,%	18,3	53,8	39,7	69,2
		min–max	3,0–5,0	1,0–6,0	2,0–9,0	1,0–19,0
3	Число генеративных побегов	M±m	1,4 ^a ±0,2	1,3 ^a ±0,1	1,4 ^a ±0,2	1,1 ^a ±0,1
		C _v ,%	45,0	41,7	49,9	45,6
		min–max	1,0–3,0	1,0–3,0	1,0–3,0	1,0–3,0
4	Число листьев на генеративном побеге	M±m	20,4 ^a ±2,3	17,9 ^a ±1,5	19,8 ^a ±3,4	24,1 ^a ±1,9
		C _v ,%	45,8	42,4	54,7	31,2
		min–max	9,0–40,0	7,0–32,0	8,0–48,0	15,0–43,0
5	Длина розеточного листа, см	M±m	28,6 ^a ±0,8	30,3 ^a ±1,8	41,7 ^b ±2,3	41,3 ^b ±2,1
		C _v ,%	11,1	31,0	17,3	19,4
		min–max	23,0–35,0	9,0–46,0	30,0–51,0	28,0–55,5
6	Ширина розеточного листа, см	M±m	12,9 ^a ±0,6	13,6 ^{ab} ±0,8	19,2 ^b ±1,8	16,7 ^{ab} ±0,8
		C _v ,%	20,1	29,6	30,2	19,6
		min–max	8,0–18,0	3,0–23,0	10,0–28,0	10,0–21,0
7	Длина листа на генеративном побеге, см	M±m	13,2 ^{ab} ±0,7	11,3 ^a ±0,6	13,5 ^{ab} ±1,0	15,4 ^b ±0,7
		C _v ,%	22,0	27,6	23,7	18,4
		min–max	10,0–18,0	7,0–19,0	10,0–20,0	11,0–21,0
8	Ширина листа на генеративном побеге, см	M±m	5,5 ^{ab} ±0,4	4,5 ^a ±0,3	6,9 ^b ±0,8	7,1 ^b ±0,4
		C _v ,%	32,5	31,8	36,4	22,0
		min–max	3,0–8,0	3,0–8,0	4,0–11,0	4,0–10,0
9	Диаметр корзинки, см	M±m	3,4 ^a ±0,3	4,1 ^{ab} ±0,2	4,9 ^b ±0,2	4,8 ^b ±0,1
		C _v ,%	30,4	18,3	15,1	11,1
		min–max	1,0–5,0	3,0–5,0	4,0–6,0	4,0–6,0
10	Диаметр надземной части особи, см	M±m	27,1 ^a ±2,0	17,0 ^b ±1,1	27,1 ^a ±2,2	27,8 ^a ±4,2
		C _v ,%	30,2	32,5	25,6	58,5
		min–max	14,0–44,0	9,0–30,0	15,0–39,0	9,5–60,0

Обозначения: M – среднее значение; m – ошибка среднего; C_v,% – коэффициент вариации; min – минимальное, max – максимальное значение. Средние значения, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Уилкоксона-Манна-Уитни.

в среднем вдвое большее число вегетативных побегов (табл. 2). У особей на уч. № 4 также была отмечена наиболее высокая средняя облиственность генеративных побегов; розеточные листья и листья на генеративных побегах отличались в среднем более крупными размерами листовых пластинок, а размер

корзинок значимо превышал этот показатель у особей из местообитаний с АВ (табл. 2).

Процессы роста и развития растений в значительной степени находят отражение в корреляционных связях морфометрических признаков (Ростова, 2002). При оценке особенностей развития в качестве контроля мы

использовали корреляционные связи в выборке у растений *R. carthamoides*, произрастающих в НМ, так как в НМ у особей этого вида формировались более крупные генеративные побеги и соцветия, развивалась мощная зона возобновления, образованная вегетативными розеточными побегами с крупными листьями. Координация между чертами габитуса часто выражается положительными и отрицательными корреляциями, представляющими компромиссы и аллометрии, основанные на биомеханических и физиологических требованиях в ответ на условия окружающей среды (Kleyer et al., 2019). Проведенный нами парный корреляционный анализ показал, что в обеих выборках (из НМ и мест с АВ) у *R. carthamoides* тесно взаимосвязаны параметры листовой пластинки вегетативного розеточного листа (длина и ширина) ($r=0,7$).

В выборке у особей из НМ все скоррелированные признаки обладали положительной сопряженной изменчивостью. Так, длина генеративных побегов в значительной степени скоррелирована с числом вегетативных розеточных побегов ($r=0,5$) и размерами их листьев ($r=0,5$). Число вегетативных побегов определялось емкостью зоны возобновления растений ($r=0,8$), которая выражена в величине диаметра надземной части. Также диаметр надземной части растений тесно связан с длиной генеративного побега ($r=0,6$) и размерами вегетативных листьев ($r=0,5$). Это согласуется с данными Conner et al. (2014), по которым вегетативные признаки у растений имеют сходные средние корреляции, составляющие около 0,5.

Структура взаимосвязей морфометрических признаков у особей вида в выборке из условий с АВ отличалась. Здесь значительные связи признаков характеризовались отрицательными значениями. Так, у высоких генеративных побегов отмечены более корот-

кие листовые пластинки ($r=-0,5$), а у особей с большим числом листьев на генеративном побеге также развивались более короткие листовые пластинки ($r=-0,5$). Таким образом, в условиях АВ у *R. carthamoides* нами отмечена дезинтеграция связей между определенными морфоструктурами, а наличие отрицательных связей между признаками продуктивности может свидетельствовать о недостаточности ресурсов для формирования полноценных структур растения.

Согласно работе Н.С. Ростовской (2002), анализ изменения силы и структуры связей между морфометрическими признаками позволяет определить тенденции изменения всей системы взаимосвязей растения в различных условиях среды. В результате сравнительного анализа варьирования признаков и их сопряженной изменчивости обнаружено, что растения разных выборок неодинаково адаптировались к различным условиям (табл. 3). Проведенный нами анализ средней скоррелированности (детерминации) и варьирования показал, что часть признаков у особей *R. carthamoides* из обеих выборок в изученных местообитаниях зависела в основном от влияния внешних условий (группа 4). Это число генеративных побегов, их облиственность и размеры листьев на генеративных побегах. Эти признаки варьировали в высокой степени и не были скоррелированы с развитием других структур надземной части особей (табл. 3).

В выборке у особей из НМ нами выявлена более высокая детерминированность в развитии растений по сравнению с особенностями развития особей этого вида в местах с АВ. Эти процессы нашли отражение в признаках, которые в условиях НМ и АВ имели неодинаковое функциональное значение. Так, в НМ длина побегов, число вегетативных побегов, ширина вегетативных листьев и размер над-

Таблица 3. Детерминированность морфометрических признаков *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай, 2020 г.Table 3. Determinacy of *Rhaponticum carthamoides* morphometric characters in the Altai Republic, 2020

№	Признаки	участки № 1 и № 3			участки № 2 и № 4		
		Rch ²	Cv, %	ИГ	Rch ²	Cv, %	ИГ
1	Длина генеративного побега, см	0,08	21,7	4	0,17	32,4	1
2	Число вегетативных побегов (розеток)	0,03	42,3	4	0,11	65,9	1
3	Число генеративных побегов	0,04	42,8	4	0,04	48,2	4
4	Число листьев на генеративном побеге	0,04	43,9	4	0,02	40,4	4
5	Длина розеточного листа, см	0,07	25,8	4	0,13	18,2	2
6	Ширина розеточного листа, см	0,09	26,6	4	0,13	25,5	1
7	Длина листа на генеративном побеге, см	0,05	26,1	4	0,07	21,0	4
8	Ширина листа на генеративном побеге, см	0,02	33,5	4	0,08	27,8	4
9	Диаметр корзинки, см	0,03	24,7	4	0,08	12,6	3
10	Диаметр надземной части особи, см	0,04	39,4	4	0,17	47,7	1

Обозначения: Rch² – коэффициент детерминации; Cv,% – коэффициент вариации; индикаторная группа признаков (ИГ): 1 – эколого-биологические системные индикаторы (Cv ≥ 21 %, Rch² ≥ 0,1); 2 – биологические индикаторы (Cv < 21 %, Rch² ≥ 0,1); 3 – генотипические (таксономические) индикаторы (Cv < 21 %, Rch² < 0,1); 4 – экологические индикаторы (Cv ≥ 21 %, Rch² < 0,1).

земной части зоны возобновления определяли системную адаптивную изменчивость у растений этого вида и изменялись согласованно с другими изученными признаками (1-я группа индикаторов) (табл. 3). Действительно, длина побега – признак, коррелирующий с большинством других характеристик растения (Kleyer et al., 2019). Ключевым индикатором развития растений в этих условиях (2-я группа индикаторов) являлась длина листа с вегетативного побега, которая определяла площадь фотосинтетической поверхности особи. Признак «размер корзинки», имеющий в основном таксономическое значение, у особей в данной выборке варьировал незначительно и вошел в 3-ю группу индикаторов (табл. 3). Таким образом, в выборке из НМ развитие особей было гармоничным, так как в процессе роста и развития изученные параметры их продуктивности изменялись согласованно и все связи были положительными.

В выборке особей из местообитаний с АВ отмечена дезинтеграция развития.

Адаптация особей в условиях нарушения их целостности приводила к перенаправлению ресурсов в первую очередь для развития генеративных органов. В связи с этим число генеративных побегов и их облиственность у особей *R. carthamoides* были стабильными в различных местообитаниях. Это приоритетное направление в развитии ЦП и в конечном счете вида, которое обеспечивает генетическое разнообразие. В этих условиях у особей вида наблюдалась меньшая емкость зоны возобновления, снижение фотосинтетической поверхности листьев, а развитие характеризовалось несогласованностью. Развитие генеративной сферы для осуществления семенного размножения – это приоритетное развитие ценопопуляции, которое в данном случае происходило, возможно, в ущерб сохранению ценотической роли вида.

Заключение

Проведенное исследование показало, что основной интегральной характери-

стикой, определяющей состояние особей *R. carthamoides* в ЦП, явились показатели состояния вегетативной сферы растений. Именно потенциал развития зоны возобновления *R. carthamoides* определяет фитоценотическую устойчивость вида. Тем не менее, согласно литературным данным, сама по себе устойчивость не означает, что популяция экологически восстановлена и ее можно использовать или ограничивать очень маленьким размером (Chapron, López-Bao, 2020). Мы считаем, что необходимо сохранение всех параметров продуктивности вида, что в данном случае зависит не только от генеративной сферы растений, но и от мощности зоны возобновления и площади фотосинтетической поверхности розеточных листьев вегетативных побегов. Число и размер вегетативных структур являются определяющими для выживания *R. carthamoides* в фитоценозах. При антропогенном воздействии именно эти структуры особей наиболее уязвимы, и в конечном счете нарушение вегетативного, а затем и семенного размножения может привести к сокращению генетического разнообразия популяций. Уничтожение при проведении выпаса большей части генеративных побе-

гов в популяции и выкопка корневищ у каждого второго растения являются чрезмерной нагрузкой на популяцию, что препятствует процессам естественного возобновления особей этого вида. При проведении заготовок возможно выкапывать корневища не больше чем у 25 % растений и только в осенний период времени, после окончания вегетации и семеношения. Выпас необходимо исключить полностью. Как правило, *R. carthamoides* полностью исчезает в местах, где проводится выпас скота и ведется промышленный сбор урожая (Nekratova et al., 2020). Чтобы предотвратить катастрофическую утрату биоразнообразия, необходимо найти экологически более устойчивую альтернативу использования редких ресурсных видов (Ripple et al., 2017). Взаимодействие между людьми и дикой природой, приводящее к негативным последствиям, является одной из самых серьезных проблем сохранения биоразнообразия во всем мире (Bernardo et al., 2020; Salerno et al., 2020). По нашему мнению, территории заповедников и труднодоступные регионы вскоре могут стать единственными рефугиумами поддержания экологических функций растений и сохранения биоразнообразия.

Список литературы / References

- Алябьева Г. Н., Овсянникова С. В. (2005) Охрана и рациональное использование эндемичных растений Кузнецко-Салаирского нагорья. *Современные наукоемкие технологии*, 5: 51–53 [Alyabieva G. N., Ovsyannikova S. V. (2005) Endemic plant conservation on Kuznetsk – Salair plateau. *Modern High Technologies* [Sovremennye naukoemkie tekhnologii], 5: 51–53 (in Russian)]
- Зайцев Г. Н. (1984) *Математическая статистика в экспериментальной ботанике*. М., Наука, 424 с. [Zaitsev G. N. (1984) *Mathematical statistics in experimental botany*. Moscow, Nauka, 424 p. (in Russian)]
- Карусевич А. А., Осочук С. С., Бузук Г. Н. (2016) Разработка методики культивирования и изучение особенностей развития Левзеи сафлоровидной в Витебской области. *Вестник фармации*, 4: 38–44 [Karusevich A. A., Osochuk S. S., Buzuk G. N. (2016) Working out of the technique of cultivation and studying of features of development of *Leuzea carthamoides* D.C. in the Vitebsk Region. *News of Pharmacy* [Vestnik farmatsii], 4: 38–44 (in Russian)]

Колесникова А. А., Компанцев Д. В. (2016) Изучение структурно-механических свойств олеогеля с экстрактом Левзеи сафлоровидной. *Дальневосточный медицинский журнал*, 4: 67–69 [Kolesnikova A. A., Kompantsev D. V. (2016) The study of the structural and mechanical properties of oleogel with extract of *Rhaponticum carthamoides*. *Far Eastern Medical Journal* [Dal'nevostochnyi medicinskii zhurnal], 4: 67–69 (in Russian)]

Красная книга Республики Алтай (растения). (2017) Горно-Алтайск, 267 с. [Red Book of the Altai Republic (plants) (2017) Gorno-Altaysk, 267 p. (in Russian)]

Кубан И. Н., Дорогина О. В., Жмудь Е. В. (2018) Состояние ценопопуляций редкого вида *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай. *Растительный мир Азиатской России*, 3: 66–76 [Kuban I. N., Dorogina O. V., Zhmud E. V. (2018) The local populations of the rare species *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) in the Altai Republic condition. *Flora and Vegetation of Asian Russia* [Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii], 3: 66–76 (in Russian)]

Кубентаев С. А., Данилова А. Н. (2017) Оценка эколого-биологических особенностей *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и его ресурсные показатели на хребте Ивановский (Восточный Казахстан). *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 37: 31–46 [Kubentaev S. A., Danilova A. N. (2017) Evaluation of ecological and biological characteristics of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and its resource indicators on the Ridge of Ivanovo (Eastern Kazakhstan). *Tomsk State University Journal of Biology* [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya], 37: 31–46 (in Russian)]

Мамаев С. А. (1970) Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений. *Экология*, 1: 39–49 [Mamaev S. A. (1970) Some issues of the formation of the population structure of the species of woody plants. *Ecology* [Ekologiya], 1: 39–49 (in Russian)]

Мырзагалиева А. Б., Самарханов Т. Н. (2018) Фитоценотическая и ресурсная характеристика левзеи сафлоровидной (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) в Казахском Алтае. *Вестник Евразийского национального университета им. Л. Н. Гумилева. Серия Биологические науки*, 3: 55–65 [Myrzagaliyeva A., Samarkhanov T. (2018) Phytocenotic and resource characteristic of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin in Kazakhstan Altai. *Bulletin of L. N. Gumilyov Eurasian National University. Bioscience Series* [Vestnik Evrazijskogo nacional'nogo universiteta im. L. N. Gumileva. Seriya Biologicheskie nauki], 3: 55–65 (in Russian)]

Ростова Н. С. (1999) Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae). *Ботанический журнал*, 11: 50–66 [Rostova N. S. (1999) The variability of the system of correlations between the morphological characters. 1. Natural populations of *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae). *Journal of Botany* [Botanicheskii zhurnal], 11: 50–66 (in Russian)]

Ростова Н. С. (2002) *Корреляции: структура и изменчивость*. СПб., Изд-во СПбГУ, 308 с. [Rostova N. S. (2002) *Correlations: structure and variability*. St Petersburg, St Petersburg State University, 308 p. (in Russian)]

Самбуу А. Д. (2019) Лекарственные растения Республики Тыва и их значение. *Научное обозрение. Биологические науки*, 3: 52–56 [Sambu A. D. (2019) Medicinal plants of the Republic of Tuva and their meaning. *Scientific Review. Biological Sciences* [Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki], 3: 52–56 (in Russian)]

Симонова Н. В., Доровских В. А., Анохина Р. А., Штарберг М. А., Браш Н. Г., Будник В. В. (2019) Результаты клинического исследования ноотропной и антиоксидантной активности левзеи сафлоровидной. *Бюллетень физиологии и патологии дыхания*, 73: 62–68 [Simonova N. V., Dorovskikh V. A., Anokhina R. A., Shtarberg M. A., Brash N. G., Budnik V. V. (2019) Results of clinical study of nootropic and antioxidant activity of *Leuzea carthamoides*. *Bulletin of Physiology and Pathology of Respiration* [Byulleten' fiziologii i patologii dykhaniya], 73: 62–68 (in Russian)]

Тимофеев Н. П. (2007) Достижения и проблемы в изучении биологии лекарственных растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. (обзор). *Сельскохозяйственная биология*, 42(3): 3–17 [Timofeev N. P. (2007) Achievements and problems in investigation of biology in medicinal plants of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and *Serratula coronata* L. (review). *Agricultural Biology* [Sel'skokhozyaistvennaya biologiya], 42(3): 3–17 (in Russian)]

Akshay K. R., Sudharani N., Anjali K. B., Deepak T. M. (2014) Biodiversity and strategies for conservation of rare, endangered and threatened medicinal plants. *Research & Reviews: Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2(3): 12–20

Ames G. M., Wall W. A., Hohmann M. G., Wright J. P. (2017) Trait space of rare plants in a fire-dependent ecosystem. *Conservation Biology*, 31(4): 903–911

Bernardo H. L., Goad R., Vitt P., Knight T. M. (2020) Nonadditive effects among threats on rare plant species. *Conservation Biology*, 34(4): 1029–1034

Borowy D., Swan C. M. (2020) A multi-trait comparison of an urban plant species pool reveals the importance of intraspecific trait variation and its influence on distinct functional responses to soil quality. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 68

Bruehlheide H., Dengler J., Purschke O. et al. (2018) Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2(12): 1906–1917

Chapron G., López-Bao J. V. (2020) The place of nature in conservation conflicts. *Conservation Biology*, 34(4): 795–802

Conner J. K., Cooper I. A., La Rosa R. J., Pérez S. G., Royer A. M. (2014) Patterns of phenotypic correlations among morphological traits across plants and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1649): 20130246

Gorovoy P. G. (2010) The genus *Rhaponticum* Vail. (Asteraceae: Cardueae – Centaureinae) in Siberia and Far East. *Turczaninowia*, 13(4): 68–73

Kleyer M., Trinogga J., Cebrián-Piqueras M. A., Trenkamp A., Fløjgaard C., Ejrnæs R., Bouma T. J., Minden V., Maier M., Mantilla-Contreras J., Albach D. C., Blasius B. (2019) Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants. *Journal of Ecology*, 107(2): 829–842

Mann H. B., Whitney D. R. (1947) On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics*, 18(1): 50–60

Nekratova N., Shurupova M. (2016) Natural resources of medicinal plants: Estimation of reserves on example of *Rhaponticum carthamoides*. *Key Engineering Materials*, 683: 433–439

Nekratova N. A., Kurovskiy A. V., Shurupova M. N. (2020) Impact of elevation and slope exposure on abundance of rare medicinal plant *Rhaponticum carthamoides* (Maral root). *Ukrainian Journal of Ecology*, 10(4): 210–217

He N., Li Y., Liu C., Xu L., Li M., Zhang J., He J., Tang Z., Han X., Ye Q., Xiao C., Yu Q., Liu S., Sun W., Niu S., Li S., Sack L., Yu G. (2020) Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(10): 908–918

Ripple W.J., Wolf C., Newsome T.M., Galetti M., Alamgir M., Crist E., Mahmoud M.I., Laurance W.F. (2017) World scientists' warning to humanity: a second notice. *BioScience*, 67(12): 1026–1028

Salerno J., Bailey K., Gaughan A. E., Stevens F. R., Hilton T., Cassidy L., Drake M. D., Pricope N. G., Hartter J. (2020) Wildlife impacts and vulnerable livelihoods in a transfrontier conservation landscape. *Conservation Biology*, 34(4): 891–902

DOI 10.17516/1997-1389-0377

УДК 630*632.15

The Content of Phosphorus in the Needles of *Pinus sylvestris* L. Affected by Industrial Air Pollution

Svetlana Yu. Ogorodnikova^{*a},

Elena A. Domnina^{a, b} and Sergey V. Pestov^{a, b}

^a*Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch RAS
Syktyvkar, Russian Federation*

^b*Vyatka State University
Kirov, Russian Federation*

Received 17.03.2021, received in revised form 12.03.2022, accepted 14.03.2022

Abstract. A facility for disposal of toxic substances had been functioning in Kirov Oblast between 2006 and 2015. Destruction of phosphorus-containing substances resulted in formation of inorganic phosphorus compounds, which could enter the environment as components of gaseous emissions. The aim of the present work was to study the spatial patterns of accumulation of phosphorus compounds in the needles of *Pinus sylvestris* L. in the production area. The study was carried out at monitoring sites, which were represented by forest communities (southern taiga subzone) located at different distances from the pollution source (0.96–9.63 km). The total phosphorus in second-year pine needles was determined by the spectrophotometric method. During the research period (2011–2017), total phosphorus in the needles of *P. sylvestris* varied between 730 and 2229 µg/g. Based on results of cluster analysis, the sites were classified into two groups, which differed in levels of phosphorus accumulation in the needles of *P. sylvestris*. The first group included sites with increased accumulation of total phosphorus in pine needles, which were located near the source of pollution in the direction of the prevailing winds. In sites belonging to the second group, the needles contained reduced amounts of phosphorus compounds. During the research period, variations in the amount of phosphorus in pine needles followed a similar pattern. From 2011 to 2016, the accumulation of phosphorus in the needles increased at monitoring sites of both groups. A decrease in total phosphorus in needles in 2017 was caused by a decrease in the release of phosphorus compounds to the environment and the involvement of accumulated phosphorus in the life processes of *P. sylvestris*. The increased accumulation of phosphorus compounds in needles in the sites near the source of air pollution was not favorable for vital processes of *P. sylvestris* needles and

© 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: svetao_05@mail.ru

ORCID: 0000-0001-8865-4743 (Ogorodnikova S.); 0000-0002-5063-8606 (Domnina E.); 0000-0003-4454-677X (Pestov S.)

resulted in a reduction in their lifespan. Thus, the needles of *P. sylvestris* can be used as an accumulative indicator in areas affected by industrial air pollution by phosphorus compounds.

Keywords: *Pinus sylvestris*, needles, air pollution, phosphorus accumulation.

Acknowledgements. The work was carried out according to the state order of the Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, on the topic «Structure and state of the components of technogenic ecosystems in the southern taiga subzone» № FUUU-2022-0069.

Citation: Ogorodnikova S. Yu., Domnina E. A., Pestov S. V. The content of phosphorus in the needles of *Pinus sylvestris* L. affected by industrial air pollution. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(1), 107–119. DOI: 10.17516/1997-1389-0377

Содержание фосфора в хвое *Pinus sylvestris* L. в условиях аэротехногенного загрязнения

С. Ю. Огородникова^а, Е. А. Домнина^{а, б}, С. В. Пестов^{а, б}

^аИнститут биологии Коми
научного центра Уральского отделения РАН
Российская Федерация, Сыктывкар
^бВятский государственный университет
Российская Федерация, Киров

Аннотация. На территории Кировской области в 2006–2016 гг. функционировал объект по уничтожению отравляющих веществ. В процессе деструкции фосфорсодержащих веществ образуются неорганические соединения фосфора, которые могли поступать в окружающую среду в составе газообразных выбросов. Целью работы было изучить пространственные закономерности накопления соединений фосфора в хвое сосны обыкновенной в районе функционирования производства. Исследования проводили на участках мониторинга, которые представлены лесными фитоценозами (подзона южной тайги) и расположены на разном удалении от источника загрязнения (0,96–9,63 км). Спектрофотометрическим методом определено содержание общего фосфора в хвое сосны второго года жизни. За период наблюдений (2011–2017 гг.) содержание общего фосфора в хвое *P. sylvestris* изменялось в диапазоне 730–2229 мкг/г. По результатам проведенного кластерного анализа были выделены две группы участков, которые различаются по особенностям накопления фосфора в хвое *P. sylvestris*. В первую группу входят участки с повышенным накоплением общего фосфора в хвое сосны, они расположены вблизи источника загрязнения в направлении господствующих ветров. На участках, относящихся ко второй группе, установлено пониженное содержание соединений фосфора в хвое. За период исследований выявлена сходная динамика изменения количества фосфора в хвое сосны. С 2011 по 2016 г. накопление фосфора в хвое возрастало на участках мониторинга, относящихся к разным группам. Снижение уровня общего фосфора в хвое в 2017 г. обусловлено уменьшением поступления

соединений фосфора в окружающую среду и вовлечением накопленного фосфора в процессы жизнедеятельности *P. sylvestris*. Повышенное накопление соединений фосфора в хвое на участках вблизи источника загрязнения воздуха не оказывало положительного действия на процессы жизнедеятельности и сопровождалось снижением продолжительности жизни хвои *P. sylvestris*. Таким образом, хвоя *P. sylvestris* может использоваться в качестве аккумулятивного индикатора в условиях аэротехногенного загрязнения соединениями фосфора.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, хвоя, загрязнение воздуха, накопление фосфора.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги» № FUUU-2022-0069.

Цитирование: Огородникова, С. Ю. Содержание фосфора в хвое *Pinus sylvestris* L. в условиях аэротехногенного загрязнения / С. Ю. Огородникова, Е. А. Домнина, С. В. Пестов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(1). С. 107–119. DOI: 10.17516/1997-1389-0377

Введение

Хозяйственная деятельность человека приводит к поступлению в окружающую среду разнообразных поллютантов. На территории Кировской области с 2006 по 2015 г. функционировал объект по уничтожению химического оружия «Марадыковский». Всего за период эксплуатации объекта было уничтожено около 7000 т отравляющих веществ, большая часть которых фосфорорганические отравляющие вещества (Горохов, 2007). В процессе утилизации фосфорсодержащих отравляющих веществ образуются неорганические соединения фосфора (пирофосфат натрия, оксид фосфора, фосфат калия и фосфат кальция), которые могли поступать в окружающую среду в составе газообразных выбросов (Ашихмина, 2002).

Важным объектом для оценки состояния лесов в Кировской области служит сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Это связано с широким ареалом, важной экологической ролью и хозяйственным значением. В Кировской области *P. sylvestris* является одной из основных лесообразующих пород, произрастает

повсеместно, включая подзоны средней, южной тайги и хвойно-широколиственных лесов (Леса Кировской области, 2008).

Сосна обыкновенная – удобный объект в мониторинговых исследованиях, что обусловлено ее широкой экологической амплитудой, разнообразными реакциями в ответ на химическое воздействие на всех этапах онтогенеза, а также высокой чувствительностью к антропогенным воздействиям, включая атмосферное загрязнение (Черненкоова, 2002; Mikhailova et al., 2020).

Поступление химических элементов в растения происходит несколькими путями: корневое питание (основной путь), газообмен, обменная адсорбция на поверхности листовой пластинки. Хвоя сосны обыкновенной благодаря особенностям поверхности, положения в кроне, текстуры и возраста листовых пластинок хорошо сорбирует твердые взвешенные частицы. Известно, что сосна обыкновенная обладает очень высокой пылезадерживающей способностью, превышающей в 10–15 раз другие древесные породы (Черненкоова, 2002).

Хвоя сосны является часто используемым объектом экологического мониторинга. Для оценки влияния промышленных выбросов на состояние сосны обыкновенной используют показатели химического состава ассимиляционных органов, которые отличаются чувствительностью к изменению условий обитания (Dmuchowski, Bytnerowicz, 1995; Михайлова и др., 2003; Афанасьева и др., 2004; Torlopova, Robakidze, 2012; Mikhailova et al., 2020). Показано увеличение содержания фосфорных соединений в хвое сосны обыкновенной вблизи источников аэротехногенного загрязнения в условиях Северо-Запада России (Теребова и др., 2008).

Фосфор служит важным питательным элементом для всех живых организмов (Corbridge, 2013). Низкое содержание фосфора лимитирует рост и развитие растений (Кизеев и др., 2009; Gilbert, 2009). Многолетние исследования в сосновых лесах Европы свидетельствуют о недостаточном количестве фосфора в почвах, что отражается в уменьшении накопления фосфора в хвое сосны (Prietzl, Stetter, 2010).

Целью работы было изучить пространственные закономерности накопления соединений фосфора в хвое сосны обыкновенной в районе функционирования объекта уничтожения фосфорсодержащих отравляющих веществ.

Объекты и методы

Исследования проводили в 2011–2017 гг. на территории Оричевского района Кировской области в районе размещения объекта по уничтожению химического оружия «Марадыковский». За период с 2006 по 2015 г. на данном предприятии было утилизировано около 7000 т отравляющих веществ. Технология утилизации фосфорорганических отравляющих веществ включала две стадии:

гидролиз и сжигание. Фосфорсодержащие поллютанты могли поступать в окружающую среду в составе газообразных выбросов.

В соответствии с ботанико-географическим делением Кировская область входит в состав Уральско-Западносибирской таежной провинции Евроазиатской хвойно-лесной области. На всей территории края зональной растительностью, соответствующей климату, являются таежные леса. Однако большая протяженность области с севера на юг определяет различие этих лесов. В растительном покрове области выделяются три подзоны: средней тайги, южной тайги и хвойно-широколиственных лесов. Район исследований находится в подзоне южной тайги. Главные лесообразующие породы в области из числа хвойных – ель и сосна.

Участки мониторинга представлены различными типами сосновых лесов, которые характеризуются разреженным древостоем (сомкнутость крон 0,3), деревьями возраста 60–90 лет и высотой от 18 до 28 м. Пробные площади находятся на разном удалении (0,96–9,63 км) от объекта уничтожения химического оружия (ОУХО). Фоновый участок расположен на расстоянии 9,63 км на юго-запад от источника загрязнения. На исследуемой территории преобладают западные, юго-западные и южные ветра. Характеристика участков исследования представлена в табл. 1.

Почвы района исследования являются подзолами, которые характеризуются низким накоплением соединений фосфора. За период с 2007 по 2014 г. содержание общего фосфора в почвах изменялось в пределах 10,6–34,4 мг/100 г. Приведенные значения соответствуют фоновым содержаниям общего фосфора на исследуемой территории и существенно ниже содержания общего фосфора в почвах Кировской области (Ашихмина

Таблица 1. Характеристика участков отбора проб хвои *P. sylvestris*Table 1. Characteristics of the sites for sampling *P. sylvestris* needles

Номер участка	Расстояние от источника загрязнения, км	Направление от источника загрязнения	Тип фитоценоза	Характеристики древостоя		
				возраст, лет	высота, м	формула
4	1,22	СЗ	березово-сосняк разнотравный	80	23	7СЗБ
8	1,63	В	сосняк зеленомошно-мертвопокровный	85	24	6СЗЕ1Б
16	1,49	Ю	сосняк бруснично-зеленомошный с вейником	80	25	7СЗБ1Е
19	1,49	Ю	сосняк зеленомошный	90	25	8С2Е
25	0,96	ЮЗ	сосново-березняк чернично-зеленомошный	70	20	6БЗСОс+Е
28	1,09	З	сосняк чернично-брусничный с вейником	90	28	8С1Б1Е
30	1,36	З	сосняк чернично-брусничный с вейником	85	25	7СЗБ
34	3,12	С	сосняк чернично-брусничный с вейником	90	28	5С5Б
46	2,71	ЮЗ	сосняк вейниково-брусничный	70	20	7СЗБ
65	3,86	ЮЗ	сосняк зеленомошно-мертвопокровный	60	18	8С1Б1Е
112	9,63	ЮЗ	сосняк бруснично-вейниковый	75	22	9С1Б

и др., 2016). По данным 2014 г., уровень подвижного фосфора в почвах на участках мониторинга не превышает 20 мг/кг, что характеризует почвы как очень бедные в отношении этого элемента питания растений (Ашихмина и др., 2015). В связи с низким содержанием подвижных соединений фосфора в почве атмосферная эмиссия служит одним из путей поступления и накопления фосфора в хвое *P. sylvestris*.

В качестве объекта изучения была выбрана хвоя *P. sylvestris* второго года жизни. В отличие от хвои первого года жизни хвоя последующих лет содержит меньшее количество соединений фосфора, что обусловлено физиологическими особенностями молодых активно растущих органов (Fife, Nambiar, 1984; Тюкавина, Кунников, 2015; Робакидзе

и др., 2020). Повышенное накопление соединений фосфора в хвое 2-го года жизни можно рассматривать как результат сорбции загрязняющих веществ из воздуха на протяжении 2 лет.

На каждом участке мониторинга отбирали хвою сосны второго года жизни из нижней части кроны 10–12 деревьев. Показано, что в ней накапливается большее количество поллютантов, что обусловлено переносом поверхностно-адсорбированных веществ осадками из верхней части кроны (Мартынюк, Ромашкевич, 1984).

Хвою, отобранную с разных деревьев на участке мониторинга, объединяли, из объединенной пробы отбирали три усредненные навески хвои, выполняли анализ хвои в двукратной аналитической

повторности. Химический анализ хвои проводили на базе научно-исследовательской экоаналитической лаборатории Вятского государственного университета (аттестат аккредитации № RA.RU. 518374). Хвою высушивали до воздушно-сухого состояния. Содержание фосфора в хвое определяли по ГОСТ 26657–97. В муфельной печи проводили минерализацию проб хвои при температуре 525 °С. В результате сухого озоления соединения фосфора, содержащиеся в составе хвои, переходят в фосфаты. Количество фосфатов в золе хвои определяли фотометрически на спектрофотометре UNICO 2800 (США). Рассчитывали содержание фосфора в хвое в мкг/г сухой массы. В таблицах представлены средние арифметические значения и стандартные ошибки. Обработку массивов полученных данных измерений и статистический анализ проводили с использованием стандартного пакета Microsoft Office Excel и Past 2.18.

Карту распределения концентрации общего фосфора в хвое сосны строили в программе QGIS2.18. Для интерполяции данных использовали метод обратных взвешенных расстояний (IDW) (Pavlova, 2017). Роза ветров построена для метеостанции Котельнич по данным монографии (Переведенцев и др., 2010).

Результаты и обсуждение

Изучено содержание общего фосфора в хвое *P. sylvestris* на участках, расположенных на разном удалении от источника аэротехногенного загрязнения — объекта уничтожения химического оружия (табл. 2). Накопление общего фосфора в хвое сосны за период исследований (2011–2017 гг.) варьировало в пределах 730–2229 мкг/г сухой массы (0,07–0,22 % от сухой массы), что вполне согласуется с данными других исследова-

телей (Kurczyńska et al., 1997; Афанасьева и др., 2004; Ilg et al., 2009; Mikhailova et al., 2010; Тюкавина, Кунников, 2015). Среднее содержание общего фосфора в хвое сосны за годы исследований составило 1372 мкг/г (0,14 % от сухой массы). Обеспеченность хвои фосфором на исследуемой территории выше уровня дефицита, который для хвои первого года составляет 1,1–1,2 г/кг (1100–1200 мкг/г) (Sukhareva, 2012).

По результатам кластерного анализа выделяются две группы участков, которые различаются накоплением фосфора в хвое сосны обыкновенной (рис. 1).

Среднемноголетнее содержание общего фосфора в хвое *P. sylvestris* на участках первой группы (25, 46, 65, 112) варьировало в пределах 1028–1302 мкг/г сухой массы. Данные участки расположены на значительном удалении от источника загрязнения, а также в противоположной стороне от направления преобладающих ветров.

Ко второй группе относятся участки 4, 8, 16, 19, 28, 30, 34, они отличаются повышенным содержанием соединений фосфора в хвое сосны в годы исследований.

Повышенное накопление соединений фосфора в хвое сосны на участках, относящихся ко второй группе, может быть связано с поступлением фосфорсодержащих соединений в атмосферу в ходе функционирования ОУХО. Ранее показано, что в атмосферных осадках, отобранных на участках, расположенных в северном направлении от ОУХО, содержание соединений фосфора было выше по сравнению с фоновыми значениями (Шаров, 2019).

В условиях аэротехногенного загрязнения, по-видимому, накопление общего фосфора в хвое происходит за счет адсорбции взвешенных частиц на поверхности листовой пластинки. Это подтверждается данными

Таблица 2. Содержание общего фосфора (среднее $\pm$ SE, n= 3) в хвое *P. sylvestris* (мкг/г сухой массы), отобранной на участках мониторинга

Table 2. The content of total phosphorus (mean $\pm$ SE, n=3) in *P. sylvestris* needles ($\mu\text{g} / \text{g}$ dry weight) sampled at the monitoring sites

Год	Номер участка										
	4	8	16	19	25	28	30	34	46	65	112
2011	1343 $\pm$ 16	1053 $\pm$ 11	1093 $\pm$ 31	1100 $\pm$ 123	1116 $\pm$ 10	1369 $\pm$ 78	1337 $\pm$ 117	1167 $\pm$ 47	1150 $\pm$ 2	1122 $\pm$ 107	1107 $\pm$ 23
2012	1303 $\pm$ 10	1385 $\pm$ 8	1257 $\pm$ 85	1464 $\pm$ 86	1146 $\pm$ 4	1369 $\pm$ 37	1459 $\pm$ 36	1246 $\pm$ 156	932 $\pm$ 13	756 $\pm$ 87	730 $\pm$ 17
2013	1426 $\pm$ 58	1689 $\pm$ 65	1421 $\pm$ 74	1639 $\pm$ 64	1022 $\pm$ 74	1503 $\pm$ 26	1506 $\pm$ 58	1524 $\pm$ 28	1395 $\pm$ 29	927 $\pm$ 63	1500 $\pm$ 21
2014	1549 $\pm$ 92	1472 $\pm$ 58	1746 $\pm$ 117	1559 $\pm$ 128	982 $\pm$ 47	1434 $\pm$ 79	1658 $\pm$ 89	1640 $\pm$ 54	1330 $\pm$ 74	1099 $\pm$ 78	1528 $\pm$ 207
2015	1673 $\pm$ 148	1672 $\pm$ 56	1490 $\pm$ 254	1976 $\pm$ 23	1320 $\pm$ 75	1663 $\pm$ 163	1615 $\pm$ 105	1687 $\pm$ 60	1264 $\pm$ 22	1269 $\pm$ 101	1535 $\pm$ 53
2016	1796 $\pm$ 71	1950 $\pm$ 83	1694 $\pm$ 41	1827 $\pm$ 164	1353 $\pm$ 162	1955 $\pm$ 209	1651 $\pm$ 26	1311 $\pm$ 17	1393 $\pm$ 73	1099 $\pm$ 95	1518 $\pm$ 72
2017	1386 $\pm$ 106	2229 $\pm$ 51	1719 $\pm$ 111	1873 $\pm$ 69	1316 $\pm$ 37	1691 $\pm$ 72	1668 $\pm$ 81	1541 $\pm$ 19	1450 $\pm$ 202	927 $\pm$ 14	1198 $\pm$ 93

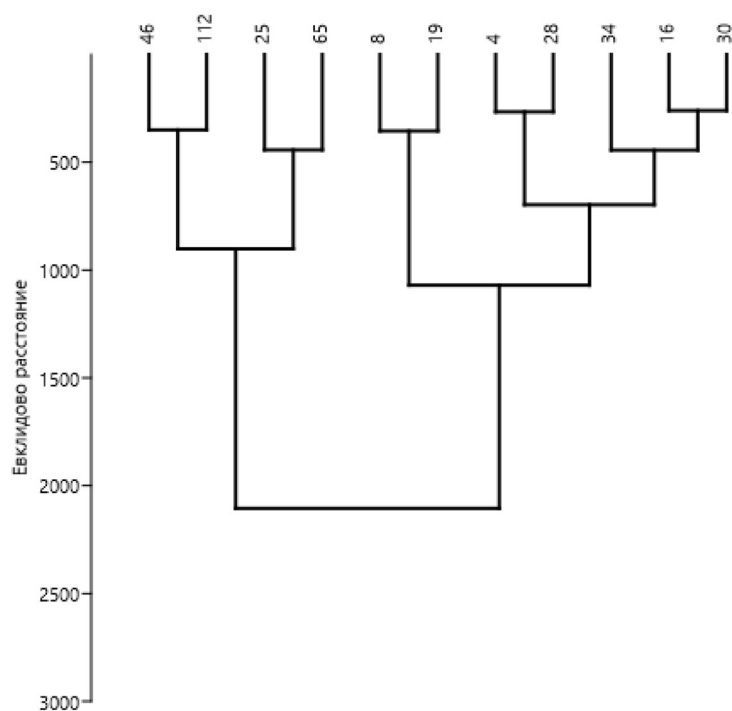


Рис. 1. Кластерная диаграмма сходства участков мониторинга по среднелетним данным содержания общего фосфора в хвое *P. sylvestris*

Fig. 1. Cluster diagram of the similarity of the monitoring sites based on the long-term average data on the content of total phosphorus in the needles of *P. sylvestris*

по аккумуляции соединений фосфора талломами эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. На основе многолетних данных выявлены зоны повышенного содержания общего фосфора в талломах лишайников, расположенные с северной стороны от ОУХО (Domnina et al., 2019).

На участках, расположенных в непосредственной близости от ОУХО, отмечено ухудшение санитарного состояния хвойных деревьев (усыхание и опадение хвои, оголение части веток). Наибольший процент поврежденной хвои был обнаружен на участках (4, 8, 19, 30, 34), находящихся в непосредственной близости от источника загрязнения и расположенных в северном и западном направлениях. На протяжении периода наблюдений (2011–2017 гг.) продолжительность жизни хвои сосны обыкновенной на этих участках

составляла 2–3 года, что меньше продолжительности жизни хвои в благоприятных условиях (3–5 лет) (Алексеев, 1990).

Сопоставление данных по содержанию соединений фосфора и продолжительности жизни хвои свидетельствует о том, что повышенное накопление фосфора не оказывает положительного влияния на жизнедеятельность хвои сосны. По-видимому, это обусловлено ингибирующим действием на *P. sylvestris* поллютантов, входящих в состав техногенных выбросов от ОУХО.

Отмечена сходная динамика изменения количества фосфора в хвое сосны по годам среди участков мониторинга (рис. 2). С 2011 по 2016 г. накопление фосфора в хвое возрастало на участках мониторинга, относящихся к разным группам. Для участков первой группы рост количества фосфора в хвое за

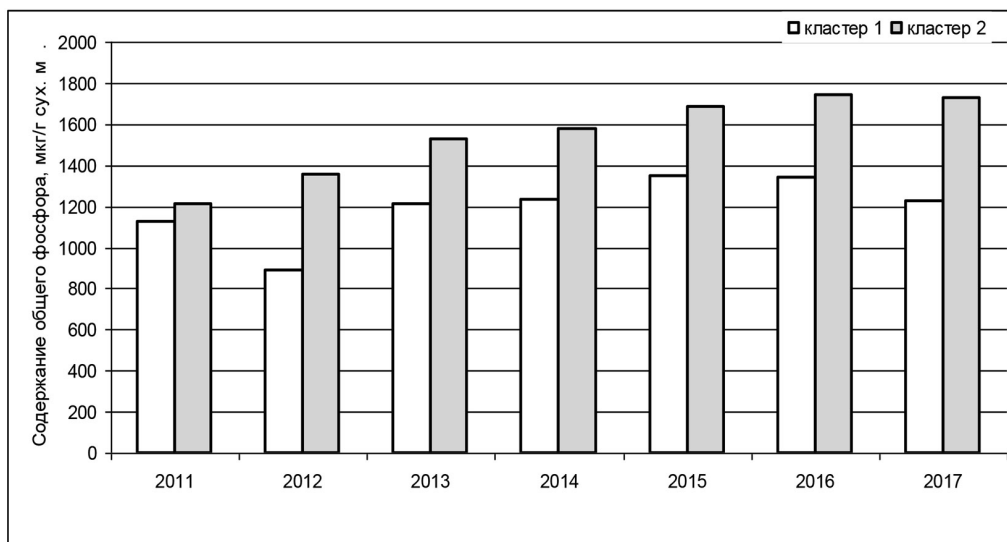


Рис. 2. Среднее содержание фосфора в хвое *P. sylvestris* на участках мониторинга, относящихся к разным кластерам

Fig. 2. Average phosphorus content in *P. sylvestris* needles at monitoring sites of different clusters

медлился с 2015 г. На участках второй группы содержание общего фосфора максимально возрастало в 2011–2016 гг., далее скорость накопления фосфора в хвое сосны снизилась. Возможно, это связано с уменьшением объемов поступления в атмосферный воздух фосфорсодержащих соединений от ОУХО. Ранее нами была выявлена сходная динамика накопления общего фосфора в талломах лишайников на участках, расположенных в непосредственной близости от ОУХО (Domnina et al., 2019).

Рост накопления соединений фосфора в хвое с 2011 по 2016 г. связан с поступлением соединений фосфора в окружающую среду в ходе функционирования ОУХО. Известно, что работы по уничтожению химического оружия были завершены в 2015 г. Снижение уровня общего фосфора в хвое в 2017 г. обусловлено уменьшением поступления соединений фосфора в окружающую среду и вовлечением накопленного фосфора в процессы жизнедеятельности *P. sylvestris*.

На основании проведенных исследований выявлена область с повышенным накоплением соединений фосфора в хвое сосны, которая расположена рядом с источником аэротехногенного загрязнения (1,1–1,6 км) и в направлении доминирующей составляющей розы ветров (на север от ОУХО) (рис. 3). Среднемноголетнее содержание общего фосфора в хвое *P. sylvestris* на данной территории составляло 1500 мкг/г. Расположение участков по направлению господствующих ветров, особенности фитоценозов (разреженный древостой, значительная высота деревьев), а также низкая обеспеченность почв фосфором способствуют аккумуляции соединений фосфора, поэтому содержание общего фосфора в хвое сосны здесь выше.

В западном направлении от ОУХО накопление фосфора в хвое сосны выражено в меньшей степени и не превышает 1300 мкг/г, что достоверно ниже по сравнению с территорией вблизи ОУХО.

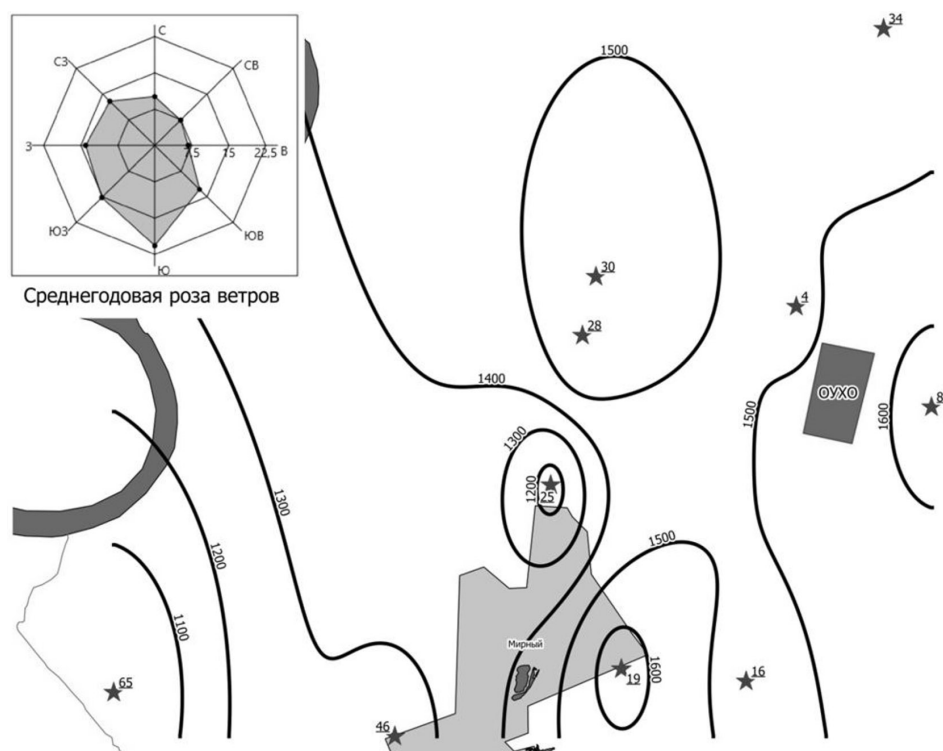


Рис. 3. Среднегодовое содержание фосфора (мкг/г) в хвое *P. sylvestris* на участках мониторинга

Fig. 3. Average long-term phosphorus content ($\mu\text{g/g}$) in the needles of *P. sylvestris* at the monitoring sites

Заключение

В результате проведенных исследований в районе функционирования ОУХО были выявлены зоны, характеризующиеся повышенным накоплением соединений фосфора в хвое сосны. Они расположены вблизи источника атмосферной эмиссии в направлении преобладающих ветров, дующих на север и северо-восток. Данные по накоплению фосфора в хвое *P. sylvestris* коррелируют с содержанием соединений фосфора в талломах эпифитного лишайника *H. physodes* и атмосферных

осадках, что свидетельствует об аэротехногенном загрязнении. Повышенное накопление соединений фосфора в хвое на участках вблизи источника загрязнения воздуха не оказывало положительного действия на процессы жизнедеятельности и сопровождалось снижением продолжительности жизни хвои *P. sylvestris*. На основании полученных данных можно заключить, что хвоя *P. sylvestris* может использоваться в качестве аккумулятивного индикатора в условиях аэротехногенного загрязнения соединениями фосфора.

Список литературы / References

Алексеев В. А. (1990) *Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение*. Л., Наука, Ленинградское отделение, 197 с. [Alekseev V. A. (1990) *Forest ecosystems and atmospheric pollution*. L., Nauka, Leningrad Branch, 197 p. (in Russian)]

Афанасьева Л. В., Кашин В. К., Плешанов А. С., Михайлова Т. А., Бережная Н. С. (2004) Элементный состав хвои и морфометрические параметры сосны обыкновенной в условиях ат-

мосферного промышленного загрязнения в Западном Забайкалье. *Хвойные бореальной зоны*, 2: 112–119 [Afanasyeva L. V., Kashin V. K., Pleshanov A. S., Mikhailova T. A., Berezhnaya N. S. (2004) Elemental composition of needles and morphometric parameters of Scots pine under atmospheric industrial pollution in Western Transbaikalia. *Conifers of the Boreal Zone* [Khvoynye boreal'noi zony], 2: 112–119 (in Russian)]

Ашихмина Т. Я. (2002) *Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия*. Киров, Вятка, 544 с. [Ashikhmina T. Ya. (2002) *Integrated environmental monitoring of chemical weapons storage and destruction facilities*. Kirov, Vyatka, 544 p. (in Russian)]

Ашихмина Т. Я., Тимонов А. С., Кантор Г. Я., Пантелеева О. Г., Домнина Е. В., Дабах Е. В., Огородникова С. Ю., Новойдарский Ю. В., Титова В. А. (2015) Изучение воздействия объекта уничтожения химического оружия «Марадьковский» на состояние природных сред и объектов. *Теоретическая и прикладная экология*, 3: 88–95 [Ashikhmina T. Ya., Timonov A. S., Kantor G. Ya., Panteleeva O. G., Domnina E. V., Dabakh E. V., Ogorodnikova S. Yu., Novoydarskiy Yu. V., Titova V. A. (2015) Research of the impact of the chemical weapons decommission plant «Maradykovskiy» on the state of natural environment and its objects. *Theoretical and Applied Ecology* [Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya], 3: 88–95 (in Russian)]

Ашихмина Т. Я., Дабах Е. В., Тимонов А. С., Кардакова Е. М. (2016) Содержание соединений фосфора в почве на территории санитарно-защитной зоны и зоны защитных мероприятий объекта «Марадьковский». *Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем*. Киров, Радуга-Пресс, с. 51–55 [Ashikhmina T. Ya., Dabakh E. V., Timonov A. S., Kardakova E. M. (2016) The content of phosphorus compounds in the soil in the territory of the sanitary protection zone and the zone of protective measures of the Maradykovsky facility. *Biodiagnostics of the state of natural and natural-technogenic systems*. Kirov, Raduga-Press, p. 51–55 (in Russian)]

Горохов Н. Г. (2007) Реализация программы уничтожения химического оружия в Кировской области. *Теоретическая и прикладная экология*, 2: 20–22 [Gorokhov N. G. (2007) Realization of Chemical Weapon Destruction in Kirov region. *Theoretical and Applied Ecology* [Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya], 2: 20–22 (in Russian)]

ГОСТ 26657–97 Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения содержания фосфора. Электронный ресурс: www.consultant.ru [GOST 26657–97 Feed, compound feed, compound feed raw materials. Methods for determining the phosphorus content. Online resource: www.consultant.ru (in Russian)]

Кизеев А. Н., Жиров В. К., Никанов А. Н. (2009) Влияние промышленных эмиссий предприятий Кольского полуострова на ассимиляционный аппарат сосны. *Экология человека*, 1: 9–14 [Kizeev A. N., Zhirov V. K., Nikanov A. N. (2009) Impact of industrial emissions of Kola peninsula enterprises on pine assimilatory apparatus. *Human Ecology* [Ekologiya cheloveka], 1: 9–14 (in Russian)]

Леса Кировской области (2008) Киров, ОАО «Кировская областная типография», 400 с. [Forests of Kirov Oblast (2008) Kirov, Kirov Oblast Printing House, 400 p. (in Russian)]

Мартынюк А. А., Ромашкевич Е. В. (1984) Особенности накопления серы в хвое сосны в условиях загрязнения атмосферы промышленными выбросами. *Труды ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства*. Пушкино, с. 59–64 [Martynyuk A. A., Romashkevich E. V. (1984)

Peculiarities of sulfur accumulation in pine needles under conditions of air pollution by industrial emissions. *Proceedings of All-Russian Research Institute of Forestry and Forestry Mechanization*. Pushkino, p. 59–64 (in Russian)]

Михайлова Т. А., Бережная Н. С., Игнатъева О. В., Афанасьева Л. В. (2003) Изменение баланса элементов в хвое сосны обыкновенной при техногенном загрязнении. *Сибирский экологический журнал*, 10(6): 755–762 [Mikhailova T. A., Berezhnaya N. S., Ignatiyeva O. V., Afanasiyeva L. V. (2003) Elements balance alteration in the scots pine needles under air pollution. *Siberian Journal of Ecology* [Sibirskii ekologicheskii zhurnal], 6: 755–762 (in Russian)]

Переведенцев Ю. П., Френкель М. О., Шаймарданов М. З. (2010) *Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области*. Казань, Казан. гос. ун-т, 242 с. [Perevedentsev Yu. P., Frenkel M. O., Shaimardanov M. Z. (2010) *Modern changes in climatic conditions and resources of Kirov Oblast*. Kazan, Kazan State University, 242 p. (in Russian)]

Робакидзе Е. А., Бобкова К. С., Наймушина С. И. (2020) Элементный состав доминирующих видов растений в среднетаежных сосняках разного возраста (на примере Республики Коми). *Растительные ресурсы*, 56(1): 53–65 [Robakidze E. A., Bobkova K. S., Naimushina S. I. (2020) Elemental composition of dominating plant species in different aged middle-taiga pine forests of the Republic of Komi. *Plant Resources* [Rastitel'nye resursy], 56(1): 53–65 (in Russian)]

Теребова Е. Н., Сазонова Т. А., Галибина Н. А. (2008) Состояние хвои *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях промышленного загрязнения (Костомукшский горно-обогатительный комбинат, Республика Карелия). *Растительные ресурсы*, 44(2): 56–68 [Terebova E. N., Sazonova T. A., Galibina N. A. (2008) *Pinus sylvestris* (Pinaceae) needles state under conditions of industrial pollution (Kostomuksha ore mining and processing enterprise, Republic of Karelia). *Plant Resources* [Rastitel'nye resursy], 44(2): 56–68 (in Russian)]

Тюкавина О. Н., Кунников Ф. А. (2015) Содержание минеральных элементов в фитомассе сосны обыкновенной и в древесине тополя бальзамического в г. Архангельске. *Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки*, 3: 80–86 [Tyukavina O. N., Kunnikov F. A. (2015) The contents of mineral elements in the phytomass of scots pine and balsam poplar wood in Arkhangelsk. *Bulletin of Northern (Arctic) Federal University. Series: Natural Sciences* [Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Yestestvennyye nauki], 3: 80–86 (in Russian)]

Черненко Т. В. (2002) *Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение*. М., Наука, 191 с. [Chernenkova T. V. (2002) *Response of forest vegetation to industrial pollution*. Moscow, Nauka, 191 p. (in Russian)]

Шаров С. А. (2019) *Пути миграции, трансформации и аккумуляции загрязняющих веществ в окружающей среде в районе предприятия по уничтожению химического оружия и обоснование комплекса реабилитационных мероприятий*. Автореферат ... канд. хим. наук. Казань, КФУ, 16 с. [Sharov S. A. (2019) *Ways of migration, transformation and accumulation of pollutants in the environment in the area of a chemical weapons destruction facility and justification of a complex of rehabilitation measures*. Abstract ... cand. chem. sciences. Kazan, Kazan Federal University, 16 p. (in Russian)]

Corbridge D. E. C. (2013) *Phosphorus: Chemistry, Biochemistry and Technology*. New York, CRC Press, 1473 p.

- Dmuchowski W., Bytnerowicz A. (1995) Monitoring environmental pollution in Poland by chemical analysis of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. *Environmental Pollution*, 87(1): 87–104
- Domnina E. A., Ogorodnikova S. Yu., Pestov S. V., Ashikhmina T. Ya. (2019) Lichenoidication methods for assessing atmospheric air pollution by phosphorus compounds. *Theoretical and Applied Ecology*, 4: 37–44
- Fife D. N., Nambiar E. K. S. (1984) Movement of nutrients in radiata pine needles in relation to the growth of shoots. *Annals of Botany*, 54(3): 303–314
- Gilbert N. (2009) The disappearing nutrient. *Nature*, 461(7265): 716–718
- Ilg K., Wellbrock N., Lux W. (2009) Phosphorus supply and cycling at long-term forest monitoring sites in Germany. *European Journal of Forest Research*, 128(5): 483–492
- Kurczyńska E. U., Dmuchowski W., Włoch W., Bytnerowicz A. (1997) The influence of air pollutants on needles and stems of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. *Environmental Pollution*, 98(3): 325–334
- Mikhailova T. A., Kalugina O. V., Nesterenko O. I., Afanaseva L. V. (2010) Trends of chemical element content in needles of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under various natural conditions and emission load. *Contemporary Problems of Ecology*, 3(2): 173–179
- Mikhailova T. A., Kalugina O. V., Shergina O. V. (2020) Monitoring of technogenic pollution and pine forests weakening. *Russian Journal of Forest Science*, 3: 265273
- Pavlova A. I. (2017) Analysis of elevation interpolation methods for creating digital elevation models. *Optoelectronics, Instrumentation and Data Processing*, 53(2): 171–177
- Prietz J., Stetter U. (2010) Long-term trends of phosphorus nutrition and topsoil phosphorus stocks in unfertilized and fertilized Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands at two sites in Southern Germany. *Forest Ecology and Management*, 259(6): 1141–1150
- Sukhareva T. A. (2012) Elemental composition of the leaves of wood plants under the conditions of technogenic pollution. *Chemistry for Sustainable Development*, 3: 327–333
- Torlopova N. V., Robakidze E. A. (2012) Chemical composition of pine needles under the influence of aerial technogenic pollution from the Syktyvkar Timber Industry Complex. *Contemporary Problems of Ecology*, 5(3): 307–313

DOI 10.17516/1997-1389-0378

УДК 577.175.14:633.16

Secondary Active Transporters Decrease Cytokinin Flow into Barley Shoots and Inhibit their Growth under Phosphate Deficit

Lidiya B. Vysotskaya*,

Arina V. Feoktistova and Guzel R. Kudoyarova

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre RAS

Ufa, Russian Federation

Received 08.07.2020, received in revised form 12.03.2021, accepted 14.03.2022

Abstract. Secondary active transport is one of the most important mechanisms controlling cytokinin distribution between shoots and roots which enables the adaptive growth reaction of barley. Concentrations (ng/g of fresh mass) and contents (ng/organ) of different forms of cytokinins were determined in shoots and roots of barley plants by immunoassay. It was shown that under phosphate deficit the maintenance of root growth, inhibition of root branching and decline in shoot mass of barley plants (*Hordeum vulgare* 'Prairie') was due to decline in shoot cytokinins and their accumulation in the roots. Protonophore carbonyl cyanide-m-chlorophenylhydrazone as an inhibitor of secondary active transport leveled off hormonal reaction to phosphate deficit: it prevented accumulation of cytokinins in roots, increased their content in shoots and changed the percentage of zeatin and its derivatives in total cytokinin content in roots and shoots. A data analysis showed that in roots, protonophore did not change significantly the content of ribosides and nucleotides of zeatin, while uptake of free zeatin by cells was significantly affected by the protonophore and its content decreased dramatically. The role of secondary active trans-membrane transfer is discussed in the context of cytokinins transport from roots to shoots under phosphate deficit.

Keywords: *Hordeum vulgare*, growth, cytokinins, phosphate deficit, secondary active transport.

Acknowledgements. This research was carried out by a budget-supported project in the framework of the state programme AAAA-A18-118022190099-6 and co-sponsored by RFBR project № 20-04-00305. The research equipment was provided by the Agidel Shared Research Facility Centre, UIB UFRC RAS.

© 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: vysotskaya@anrb.ru

ORCID: 0000-0001-9348-9316 (Vysotskaya L.); 0000-0002-4852-2532 (Feoktistova A.); 0000-0001-6409-9976 (Kudoyarova G.)

Citation: Vysotskaya L. B., Feoktistova A. V., Kudoyarova G. R. Secondary active transporters decrease cytokinin flow into barley shoots and inhibit their growth under phosphate deficit. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(1), 120–128. DOI: 10.17516/1997-1389-0378

Вторично активные переносчики снижают приток цитокининов в побеги растений ячменя и подавляют их рост при дефиците фосфатов

Л. Б. Высоцкая, А. В. Феоктистова, Г. Р. Кудоярова
*Уфимский институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра Российской академии наук
Российская Федерация, Уфа*

Аннотация. Исследование посвящено изучению роли вторично активного транспорта как одного из важных механизмов перераспределения цитокининов между побегом и корнем, обеспечивающего приспособительную к дефициту фосфора ростовую реакцию растений ячменя. Определяли концентрацию (нг/г сырой массы) и содержание (нг в целом органе) разных форм цитокининов в побегах и корнях растений ячменя методом иммуноферментного анализа (ИФА). Показано, что при дефиците фосфора поддержание массы корней, подавление их ветвления и снижение массы побегов растений ячменя сорта Прерия были обусловлены снижением концентрации цитокининов в побеге и повышением их содержания в корнях. Применение ингибитора вторично активного транспорта протонофора карбонилцианид-м-хлорфенилгидразона нивелировало гормональную реакцию на дефицит фосфора: предотвращало накопление цитокининов в корне и повышало их содержание в побеге, а также изменяло долю зеатина и его производных в суммарном содержании цитокининов в побегах и корнях. Анализ этих данных показал, что в корнях содержание зеатиннуклеотида и зеатинрибозида изменялось незначительно, в то время как максимально снижалось содержание зеатина, на поглощение которого клетками корней протонофор оказывал существенное влияние в отличие от рибозида. В работе обсуждается важная роль вторично активного трансмембранного переноса в регуляции транспорта цитокининов из корней в побеги при дефиците фосфатов.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare*, рост, цитокинины, дефицит фосфора, вторично активный транспорт.

Благодарности. Данная работа была выполнена при поддержке бюджетного проекта в рамках государственного задания АААА-А18-118022190099-6 и при частичной финансовой поддержке РФФИ № 20-04-00305. В работе было использовано оборудование ЦКП «Агидель» УИБ УФИЦ РАН.

Цитирование: Высоцкая, Л. Б. Вторично активные переносчики снижают приток цитокининов в побеги растений ячменя и подавляют их рост при дефиците фосфатов / Л. Б. Высоцкая, А. В. Феоктистова, Г. Р. Кудоярова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(1). С. 120–128. DOI: 10.17516/1997-1389-0378

Введение

На первый взгляд, растения в отличие от животных не могут отправиться на поиск пропитания, тем не менее способность их корневой системы к быстрому росту обеспечивает возможность освоения значительного объема почвы для захвата необходимых для растения элементов минерального питания. Вместе с тем в условиях ограниченности ресурсов растения испытывают нехватку субстрата для поддержания роста корней. Эту проблему позволяет решить способность растений перераспределять ресурсы в пользу корней за счет торможения роста побега. Важную роль в обеспечении этой адаптивной реакции играют гормоны цитокинины. Поскольку цитокинины необходимы для роста побега (Werner et al., 2003), снижение их концентрации при дефиците элементов минерального питания способствует торможению роста побега, в результате чего освобождается субстрат для поддержания роста корневой системы (Kudoyarova et al., 2015). Поскольку корни способны синтезировать цитокинины (Miyawaki et al., 2004), снижение их притока из корней является сигналом о дефиците элементов минерального питания и способствует падению уровня этого гормона в побегах, тормозя их рост (Sakakibara et al., 2006; Pavlů et al., 2018). Наиболее хорошо изучен механизм снижения притока цитокининов из корней за счет ингибирования их синтеза (Hirose et al., 2008). При азотном и фосфатном голодании было зарегистрировано снижение экспрессии *IPT*-гена, кодирующего фермент изопентениладенин-трансферазу, катализирующий присоединение изопентенильного радикала к аденину и его превращение в цитокинин. Наряду с этим механизмом возможен альтернативный способ регу-

ляции притока цитокининов из корней, связанный с изменением активности специфических переносчиков цитокининов (Burkle et al., 2003). Хотя переносчики цитокининов до последнего времени привлекали к себе меньше внимания, чем хорошо известные переносчики ауксинов (Zažímalová et al., 2010), было показано, что транспортеры азотистых оснований способны переносить цитокинины через мембрану, используя в качестве энергии градиент ионов водорода (так называемый вторично активный транспорт) (Burkle et al., 2003). Изучение мутанта арабидопсиса по гену, кодирующему один из переносчиков цитокининов, выявило зависимость уровня цитокининов в побеге от их поступления из корней (Ko et al., 2014). Ранее было показано, что обработка растений пшеницы протонофором, разрушающим градиент ионов водорода, снижает накопление цитокининов в клетках корней и увеличивает их приток в побеги (Kudoyarova et al., 2014). Также было обнаружено, что при стрессовых воздействиях (тепловом шоке и засолении) снижение уровня цитокининов в побеге связано с переносчиками цитокининов, функционирование которых зависит от вторично активного переноса веществ через мембраны (Дедова и др., 2014; Коробова, 2014). Насколько нам известно, роль таких переносчиков в регуляции распределения цитокининов между побегом и корнем при дефиците элементов минерального питания до настоящего времени не изучалась. В то же время анализ распределения цитокининов между надземным и подземным органами растений арабидопсиса показал (Трекозова и др., 2015), что падение их уровня в побеге при дефиците фосфатов сопровождалось накоплением в корнях, что могло быть следствием ингибирования транспорта

цитокининов из корней в побеги. Цель данной работы заключалась в проверке гипотезы о роли вторично активного трансмембранного переноса в регуляции притока цитокининов из корней в побеги при дефиците фосфатов. В работе представлены результаты изучения влияния дефицита фосфора на содержание и распределение зеатина и его производных между побегом и корнем растений ячменя, а также зависимости этого процесса от обработки растений протонофром карбонилцианид-м-хлорфенилгидразоном (КЦХФ).

Материалы и методы

Семена растений ячменя обыкновенного (*Hordeum vulgare* L.) сорта Прерия стратифицировали трое суток при 4 °С, после чего проращивали на смоченной водопроводной водой фильтровальной бумаге при комнатной температуре в темноте. Проростки пересаживали на плотики, представляющие собой неплотно связанные полые стеклянные трубочки. Растения на плотиках переносили на раствор Хогланда–Арнона (Х–А: 0,5 мМ KNO₃, 0,5 мМ Ca(NO₃)₂, 0,1 мМ KН₂РO₄, 0,1 мМ MgSO₄) и выращивали при освещенности 400 мкмоль/м²·с ФАР, 14 ч фотопериоде и температуре 25–28/18 °С (день/ночь). После адаптации к свету и питательному раствору в течение суток растения на плотиках переносили на питательные растворы, содержащие фосфаты (Р+) и без фосфатов (Р-). Дефицит фосфора (Р-) моделировали удалением из питательного раствора Х–А соли KН₂РO₄, невольно удаляя из него четвертую часть ионов калия. Для того чтобы уравнивать содержание калия в растворах (Р+) и (Р-), в контрольном растворе (Р+) KН₂РO₄ заменяли на NaH₂РO₄. Соответственно, контрольный модифицированный питательный раствор был следующего состава: 0,5 мМ KNO₃, 0,5 мМ Ca(NO₃)₂, 0,1 мМ NaH₂РO₄,

0,1 мМ MgSO₄. Предварительные опыты показали, что эта замена не оказала существенного влияния на рост растений. Через сутки после переноса проростков на не содержащий фосфат (Р-) и содержащий фосфат (Р+) питательные растворы протонофром КЦХФ добавляли в корнеобитаемую среду половины четырехсуточных растений каждого из вариантов питательных растворов (Р-) и (Р+) до конечной концентрации 10 мМ и спустя 1 ч отбирали растительные образцы на содержание гормонов. После отбора проб растения обоих вариантов переносили на (Р-) и (Р+) среды соответственно. Массу побегов и корней оценивали через пять суток воздействия не содержащей фосфат питательной среды (восьмисуточные растения).

Экстракцию и хроматографическое разделение цитокининов (зеатина, его рибозида и нуклеотида) проводили, как описано ранее (Kudoyarova et al., 2014). Твердофазный иммуноферментный анализ цитокининов проводили с помощью антител к рибозиду зеатина, способных взаимодействовать как с рибозидом зеатина, так и с его нуклеотидом и свободным основанием, как описано (Veselov et al., 1999). Надежность иммуноферментного анализа (ИФА) после экстракции и разделения цитокининов была ранее подтверждена путем сопоставления результатов ИФА с данными, полученными для проростков при одновременном определении гормонов с помощью ВЭЖХ в сочетании с масс-спектрометрией (Veselov et al., 2018).

Данные получены в трех независимых экспериментах, для статистического анализа использованы стандартные функции Microsoft Excel.

Результаты

Удаление фосфатов из питательной среды сопровождалось снижением массы побега

по сравнению с контролем (растениями, которые продолжали расти на среде с фосфатами) (рис. 1А). При этом масса корней не изменялась, в результате чего соотношение массы корней к массе побега возрастало: этот показатель составил 0,58 и 0,78 на среде с фосфатами и без них соответственно. Фосфатное голодание не приводило к снижению суммарной длины всех первичных корней (рис. 1Б), а количество боковых корней было меньше у растений на среде без фосфатов (P-) по сравнению с растениями, получавшими фосфор (P+) (рис. 1В).

В побеге концентрация (содержание в расчете на г сырой массы) суммы производных цитокинина зеатина (его свободного основания, рибозида и нуклеотида) снижалась в 1,6 раза под влиянием фосфатного голодания (таблица). Поскольку масса побега через сутки воздействия дефицита несколько снижалась, падение содержания цитокининов в побеге было более значительным (в 2 раза

по сравнению с растениями, которые получили фосфаты) (рис. 2А).

В корнях, напротив, было выявлено накопление цитокининов: их концентрация и содержание возрастали в 1,6 раза по сравнению с контролем (таблица и рис. 2Б). Изменение содержания цитокининов во всем растении (побег+корень) под влиянием дефицита фосфатов было менее существенным, чем в побегах и корнях (их уровень снижался лишь на 7 %). Обработка растений протонофором радикально изменяла распределение цитокининов между побегом и корнем. Их содержание снижалось в корнях и возрастало в побеге, что наиболее заметно проявлялось на фоне дефицита фосфатов, при котором содержание цитокининов в побеге возрастало под влиянием КЦХФ в 2,3 раза и снижалось в корнях в 1,6 раза. В корнях наиболее существенно изменялось содержание свободного основания зеатина: его уровень падал в 2,4 раза,

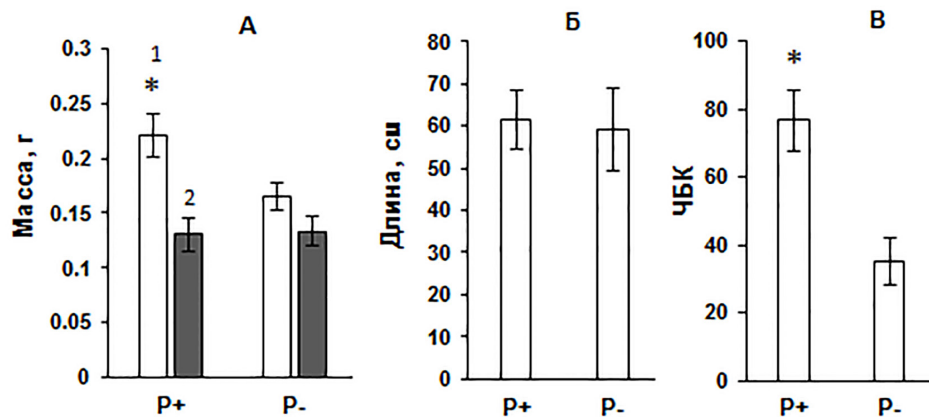


Рис. 1. (А) Масса побегов (1) и корней (2), (Б) суммарная длина первичных корней и (В) число боковых корней (ЧБК) у растений ячменя сорта Прерия через 5 суток выращивания их на содержащем (P+) и не содержащем (P-) фосфат питательных растворах. Представлены средние значения и их стандартные ошибки, n=20. Статистически отличающиеся значения показателей роста на (P+) и (P-) средах обозначены звездочкой ($p < 0,05$; t-тест)

Fig. 1. (A) The weight of shoots (1) and roots (2), (Б) the total length of primary roots and (В) the number of lateral roots in barley plants (*Hordeum vulgare* 'Prairie') after 5 days of growth on nutrient solutions with (P+) and without (P-) phosphate. The diagram shows the averages and errors, n = 20. Statistically different values of growth parameters on (P +) and (P-) media are indicated by an asterisk ($p < 0.05$; t-test)

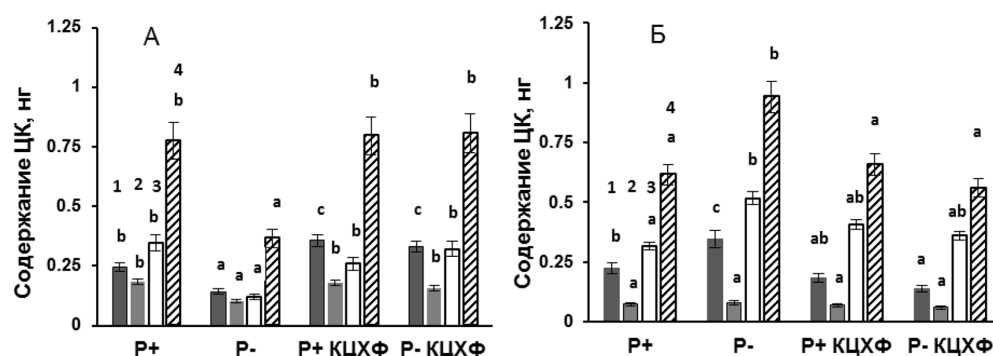


Рис. 2. Содержание (нг на орган) зеатина (1), зеатиннуклеотида (2), зеатинрибозида (3) и их суммы (4) в побегах (А) и корнях (Б) проростков ячменя сорта Прерия после выращивания их в течение суток на содержащем (P+) и не содержащем (P-) фосфат питательных растворах. За один час до отбора проб на гормоны в питательные растворы вносили карбонилцианид-м-хлорфенилгидразон (КЦХФ) до конечной концентрации 10 мкМ. Представлены средние значения и их стандартные ошибки, n=9. Статистически отличающиеся значения отдельных форм цитокининов и их суммы (Z+ZN+ZR) между вариантами обработок обозначены разными буквами; ANOVA, HCP-тест, p<0,05

Fig. 2. Contents (ng/organ) of zeatin (1), zeatin nucleotide (2), zeatin riboside (3) and their totals (4) in shoots (A) and roots (B) of barley seedlings (*Hordeum vulgare* 'Prairie') after 24-hour cultivation on nutrient solutions with (P+) and without (P-) phosphate. One hour before hormone sampling, carbonyl cyanide-m-chlorophenylhydrazide (CCCP) was added to the nutrient solutions to the final concentration of 10 μ M. The figure shows the averages and errors, n=9. Statistically different values of each form of cytokinins and their totals (Z + ZN + ZR) are indicated by different letters; ANOVA, LSD – test, p<0.05

Таблица. Концентрация (нг на г сырой массы) зеатина (Z), зеатиннуклеотида (ZN), зеатинрибозида (ZR) и их суммы (Z+ ZN+ ZR) в побегах и корнях растений ячменя сорта Прерия после выращивания их в течение суток на содержащем (P+) и не содержащем (P-) фосфат питательных растворах. За один ч до отбора проб на гормоны в растворы (P+) и (P-) вносили карбонилцианид-м-хлорфенилгидразон (КЦХФ) до конечной концентрации 10 мкМ. Представлены средние значения и их стандартные ошибки, n=9. Статистически отличающиеся значения отдельных форм и суммы цитокининов (Z+ZN+ZR) между вариантами обработок обозначены разными буквами; ANOVA, HCP-тест, p<0,05

Table. Concentrations (ng/g of wet weight) of zeatin (Z), zeatin nucleotide (ZN), zeatin riboside (ZR) and their totals (Z + ZN + ZR) in shoots and roots of barley plants (*Hordeum vulgare* 'Prairie') after 24-hour cultivation on nutrient solutions with (P+) and without (P-) phosphate. One hour prior to hormone sampling, carbonyl cyanide-m-chlorophenylhydrazide (CCCP) was added to the solutions (P+) and (P-) to the final concentration of 10 μ M. The table shows the averages and errors, n=9. Statistically different values of each form of cytokinins and their totals (Z + ZN + ZR) are indicated by different letters; ANOVA, LSD – test, p<0.05

Цитокинин	P+	P-	P+ КЦХФ	P- КЦХФ
Побег				
Z	2,1 $\pm$ 0,3 ^a	1,6 $\pm$ 0,1 ^a	3,8 $\pm$ 0,4 ^b	4,3 $\pm$ 0,4 ^b
ZN	1,6 $\pm$ 0,1 ^{ab}	1,2 $\pm$ 0,1 ^a	1,9 $\pm$ 0,2 ^b	2,0 $\pm$ 0,2 ^b
ZR	3,0 $\pm$ 0,3 ^b	1,4 $\pm$ 0,1 ^a	2,8 $\pm$ 0,2 ^b	4,0 $\pm$ 0,2 ^c
Z+ZN+ZR	6,7 ^b	4,2 ^a	8,5 ^{bc}	10,3 ^c
Корень				
Z	3,2 $\pm$ 0,2 ^a	5,3 $\pm$ 0,4 ^b	2,7 $\pm$ 0,3 ^a	2,2 $\pm$ 0,2 ^a
ZN	1,1 $\pm$ 0,1 ^a	1,4 $\pm$ 0,1 ^a	1,0 $\pm$ 0,1 ^a	1,0 $\pm$ 0,1 ^a
ZR	5,0 $\pm$ 0,4 ^a	8,0 $\pm$ 0,7 ^b	6,0 $\pm$ 0,5 ^a	5,7 $\pm$ 0,4 ^a
Z+ZN+ZR	9,4 ^a	14,8 ^b	9,7 ^a	9,0 ^a

в то время как рибозида и нуклеотида зеатина – только в 1,3 раза.

Обсуждение

Фосфатное голодание приводило к уменьшению биомассы побега, что сопровождалось снижением концентрации цитокининов и, судя по данным литературы (Kudoyarova et al., 2015), могло быть его следствием. Важно было выяснить, за счет чего происходило падение уровня цитокининов в этих условиях. Зарегистрированное в наших опытах небольшое снижение суммарного содержания цитокининов во всем растении могло быть следствием как ингибирования синтеза цитокининов, так и активации их распада. Первое предположение соответствует данным литературы о снижении под влиянием фосфатного голодания уровня экспрессии *IPT*-гена (Hirose et al., 2008), контролирующего синтез цитокининов (Miyawaki et al., 2004), а второе – сведениям о повышении активности цитокиноксидазы под влиянием разбавления питательного раствора (Vysotskaya et al., 2009). Тем не менее эти два механизма не могли играть решающую роль в снижении уровня цитокининов в побеге, поскольку содержание цитокининов во всем растении снижалось всего лишь на 7 %, в то время как в побеге оно падало в 2 раза. Поскольку этот процесс сопровождался накоплением цитокининов в корнях, изменение уровня цитокининов в побеге могло быть следствием уменьшения их притока из корней. Сходные изменения в распределении цитокининов под влиянием фосфатного голодания (накопление в корнях и падение в побеге) были нами зарегистрированы ранее при изучении действия дефицита фосфатов на растения арабидопсиса (Трекозова и др., 2015).

Поскольку движущей силой вторично активного транспорта служит градиент про-

тонов на плазмалемме, применение протонофора КЦХФ, разрушающего этот градиент, должно было выявить участие этого процесса в регуляции транспорта цитокининов по растению. Полученные нами результаты показали резкое изменение распределения цитокининов между побегом и корнем под влиянием КЦХФ. Протонофор оказывал противоположное действие на уровень цитокининов в побегах и корнях по сравнению с дефицитом фосфатов, т. е. вызывал повышение уровня цитокининов в побеге и снижение в корнях (рис. 2). Ранее нами было обнаружено снижение уровня накопления цитокининов в клетках корней под влиянием КЦХФ и увеличение потока цитокининов в побег (Kudoyarova et al., 2014). Эти результаты свидетельствовали о том, что процесс вторично активного поглощения цитокининов клетками корней предотвращает их выход в апопласт и транспорт по ксилеме в побег. Очевидно, дефицит фосфатов активирует вторично активный транспорт, о чем свидетельствует более заметное влияние КЦХФ на фоне дефицита фосфатов. Активация трансмембранного переноса цитокининов под влиянием дефицита фосфатов могла способствовать накоплению этих гормонов в корнях и снижению их оттока в побег.

По данным литературы, протонофор оказывает влияние на поглощение клетками свободных азотистых оснований, но не рибозидов (Hirose et al., 2008). С этими данными литературы согласуются полученные нами результаты, которые свидетельствуют о более выраженном снижении под влиянием КЦХФ содержания в корнях зеатина по сравнению с его рибозидом (рис. 2Б). Таким образом, нами впервые получено подтверждение важной роли вторично активного трансмембранного переноса в регуляции транспорта цитокининов из корней в побеги при дефиците фосфатов.

Снижение при дефиците фосфора уровня цитокининов в побеге и ингибирование в результате этого роста побега освобождает ресурсы для поддержания роста корней, что и было обнаружено в наших опытах: скорость накопления массы корней и их удлинения сохранялась на уровне контроля. Повышение уровня цитокининов в корнях могло способствовать ингибированию ветвления корней, поскольку известно, что эти гормоны подавляют рост боковых корней (Laplaze et al., 2007). Ранее у растений арабидопсиса была зарегистрирована активация ветвления корней под влиянием дефицита фосфатов (Niu et al., 2013). Однако эта реакция характерна да-

леко не для всех растений, и у пшеницы, как и в наших опытах с ячменем, дефицит фосфатов подавлял образование боковых корней (Talboys et al., 2014).

Заключение

Выявлена важная роль вторично активного трансмембранного переноса цитокининов при дефиците фосфатов у растений ячменя. Регуляция этого процесса обеспечивает снижение концентрации гормона в побеге и накопление его в корнях, способствуя ингибированию роста побега и ветвления корней в процессе адаптации растений ячменя к дефициту фосфора.

Список литературы / References

- Дедова М. А., Высоцкая Л. Б., Кудоярова Г. Р., Веселов С. Ю. (2014) Влияние вторично активного транспорта на содержание цитокининов в побегах и корнях растений пшеницы в норме и после действия теплового шока. *Вестник Башкирского университета*, 19(2): 449–452 [Dedova M. A., Vysotskaya L. B., Kudoyarova G. R., Veselov S. Yu. (2014) Effect of secondary active transport on cytokinin content in shoots and roots of wheat plants after heat shock and under normal conditions. *Bulletin of Bashkir University* [Vestnik Bashkirskogo universiteta], 19(2): 449–452 (in Russian)]
- Коробова А. В. (2014) Распределение цитокининов между побегом и корнем растений пшеницы под влиянием засоления и его зависимость от активного транспорта. *Известия Уфимского научного центра РАН*, 4: 75–80 [Korobova A. V. (2014) Cytokinin distribution between root and shoot of wheat plant under salinity and its dependence on active cytokinin uptake. *Bulletin of the Ufa Scientific Center of the RAS* [Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN], 4: 75–80 (in Russian)]
- Трекозова А. В., Ахиярова Г. Р., Высоцкая Л. Б., Веселов С. Ю., Кудоярова Г. Р. (2015) Влияние дефицита фосфора на соотношение масс корень/побег, удлинение и ветвление корней и содержание гормонов в растениях арабидопсиса. *Агрохимия*, 8: 32–38 [Trekozova A. V., Akhiyarova G. R., Vysotskaya L. B., Veselov S. Yu., Kudoyarova G. R. (2015) Effect of phosphorus deficit on root to shoot mass ratio, root elongation, branching and hormones content in Arabidopsis plants. *Agrochemistry* [Agrokhimiya], 8: 32–38 (in Russian)]
- Burkle L., Cedzich A., Dopke C., Stransky H., Okumoto S., Gillissen B., Kuhn C., Frommer W. B. (2003) Transport of cytokinins mediated by purine transporters of the PUP family expressed in phloem, hydathodes, and pollen of Arabidopsis. *Plant Journal*, 34(1): 13–26
- Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., Sakakibara H. (2008) Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation. *Journal of Experimental Botany*, 59(1): 75–83
- Ko D., Kang J., Kiba T., Park J., Kojima M., Do J., Kim K. Y., Kwon M., Endler A., Song W.-Y., Martinoia E., Sakakibara H., Lee Y. (2014) Arabidopsis ABCG14 is essential for the root-to-shoot

translocation of cytokinin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(19): 7150–7155

Kudoyarova G. R., Dodd I. C., Veselov D. S., Rothwell S. A., Veselov S. Y. (2015) Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water. *Journal of Experimental Botany*, 66(8): 2133–2144

Kudoyarova G. R., Korobova A. V., Akhiyarova G. R., Arkhipova T. N., Zaytsev D. Yu., Prinsen E., Egutkin N. L., Medvedev S. S., Veselov S. Yu. (2014) Accumulation of cytokinins in roots and their export to the shoots of durum wheat plants treated with the protonophore carbonyl cyanide m-chlorophenylhydrazone (CCCP). *Journal of Experimental Botany*, 65(9): 2287–2294

Laplaze L., Benkova E., Casimiro I., Maes L., Vanneste S., Swarup R., Weijers D., Calvo V., Parizot B., Herrera-Rodriguez M. B., Offringa R., Graham N., Doumas P., Friml J., Bogusz D., Beeckman T., Bennett M. (2007) Cytokinins act directly on lateral root founder cells to inhibit root initiation. *Plant Cell*, 19(12): 3889–3900

Miyawaki K., Matsumoto-Kitano M., Kakimoto T. (2004) Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in *Arabidopsis*: tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate. *Plant Journal*, 37(1): 128–138

Niu Y. F., Chai R. S., Jin G. L., Wang H., Tang C. X., Zhang Y. S. (2013) Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. *Annals of Botany*, 112(2): 391–408

Pavlu J., Novák J., Koukalová V., Luklová M., Brzobohatý B., Černý M. (2018) Cytokinin at the crossroads of abiotic stress signalling pathways. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(8): 2450

Sakakibara H., Takei K., Hirose N. (2006) Interactions between nitrogen and cytokinin in the regulation of metabolism and development. *Trends in Plant Science*, 11(9): 440–448

Talboys P. J., Healey J. R., Withers P. J. A., Jones D. L. (2014) Phosphate depletion modulates auxin transport in *Triticum aestivum* leading to altered root branching. *Journal of Experimental Botany*, 65(17): 5023–5032

Veselov S. Yu., Valcke R., Van Onckelen H., Kudoyarova G. R. (1999) Cytokinin content and location in the leaves of the wild-type and transgenic tobacco plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 46(1): 26–31

Veselov S. Yu., Timergalina L. N., Akhiyarova G. R., Kudoyarova G. R., Korobova A. V., Ivanov I. I., Arkhipova T. N., Prinsen E. (2018) Study of cytokinin transport from shoots to roots of wheat plants is informed by a novel method of differential localization of free cytokinins bases or their ribosylated forms by means of their specific fixation. *Protoplasma*, 255(5): 1581–1594

Vysotskaya L. B., Korobova A. V., Veselov S. Y., Dodd I. C., Kudoyarova G. R. (2009) ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat. *Functional Plant Biology*, 36(1): 66–72

Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmulling T. (2003) Cytokinin-deficient transgenic Arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *Plant Cell*, 15(11): 2532–2550

Zažímalová E., Murphy A. S., Yang H., Hoyerová K., Hošek P. (2010) Auxin transporters-why so many? *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2(3): a001552

DOI 10.17516/1997-1389-0379

УДК 630*114.2:549.2(470.117)

Assessment of the Distribution of Heavy Metals in Soils of Severny Island (Novaya Zemlya)

Sergey S. Popov^{*a, b},

Ludmila F. Popova^a, Aleksey V. Malkov^{a, b},

Anna N. Trofimova^a and Dmitry A. Nikitin^c

*^aM.V. Lomonosov Northern (Arctic) Federal University
Arkhangelsk, Russian Federation*

*^bN.P. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research UrB RAS
Arkhangelsk, Russian Federation*

*^cV.V. Dokuchaev Soil Science Institute
Moscow, Russian Federation*

Received 30.01.2021, received in revised form 12.03.2022, accepted 14.03.2022

Abstract. Global warming occurs the fastest in polar latitudes, increasing their economic accessibility and, consequently, entailing risks of technogenic contamination. Heavy metals (HM) are among the most common technogenic pollutants that may negatively affect the functioning of the Arctic's soil-based terrestrial ecosystems. There is almost no research on the actual HM content in the soils of Novaya Zemlya (NZ), and the purpose of this work is to assess the HM content in the soils of Severny Island in the NZ archipelago. The study was performed at Russkaya Gavan, Ledyanaya Gavan, Blagopoluchiya Bay, and Cape Zhelaniya. The soil cover in the northern part of Severny Island has a mosaic structure. On Severny Island, Cryosols (Loamic) are the most common soils among the soils studied in this work. Soils of the study regions on Severny Island are mostly loamy and clayey. The proportion of physical clay increases down the profiles. All study soils of NZ are alkaline and highly alkaline. In general, study soils have an acceptable level of HM contamination. The weighted average HM gross content in them varies insignificantly; however, the following elements exceed their threshold concentrations: Fe (1.1 clarke) – Russkaya Gavan bay; Fe (1.2 clarke), Cr (1.1 clarke), V (1.1 maximum permissible concentration (MPC)), Ti (1.1 clarke) – Blagopoluchiya bay; Fe (1.3 clarke) – Ledyanaya Gavan bay. This, apparently, is caused by their high contents in the soil-forming rock. The results obtained confirm the necessity to monitor the study territories in order to be able to assess the degree of pollution and prevent the risk of an environmental disaster in the future.

© 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: sergey.sergeevich20@gmail.com
ORCID: 0000-0002-3909-1611 (Popov S.); 0000-0003-1990-7158 (Popova L.); 0000-0003-0555-9201 (Malkov A.); 0000-0001-7271-2283 (Trofimova A.); 0000-0002-8533-6536 (Nikitin D.)

Keywords: Arctic, Novaya Zemlya, Russkaya Gavan bay, Ledyanaya Gavan bay, Blagopoluchiya bay, Cape Zhelaniya, soils, heavy metals.

Acknowledgements. The research was supported by Russian Foundation for Basic Research (project No. 20-04-00328).

Citation: Popov S. S., Popova L. F., Malkov A. V., Trofimova A. N., Nikitin D. A. Assessment of the distribution of heavy metals in soils of Severny Island (Novaya Zemlya). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(1), 129–142. DOI: 10.17516/1997-1389-0379

Оценка распределения тяжелых металлов в почвах о. Северный (Новая Земля)

С. С. Попов^{а, б}, Л. Ф. Попова^а,
А. В. Малков^{а, б}, А. Н. Трофимова^а, Д. А. Никитин^б

^аСеверный (Арктический) федеральный университет
имени М. В. Ломоносова

Российская Федерация, Архангельск

^бФедеральный исследовательский центр
комплексного изучения Арктики

им. академика Н. П. Лаверова УрО РАН

Российская Федерация, Архангельск

^сПочвенный институт им. В. В. Докучаева
Российская Федерация, Москва

Аннотация. Глобальное потепление климата быстрее всего идет в полярных широтах. Это способствует улучшению транспортной доступности в Арктическом регионе и, как следствие, создает риск техногенного загрязнения. Тяжелые металлы (ТМ) являются одними из наиболее распространенных техногенных поллютантов, которые могут негативно влиять на функционирование наземных экосистем Арктики, основа которых почва. Новая Земля (НЗ) – одна из арктических территорий, где сосредоточены запасы полезных ископаемых, разработка месторождений которых будет способствовать поступлению ТМ в окружающую среду. Исследования актуального содержания ТМ в почвах НЗ практически не проводились. В данной статье приведены описания почвенных разрезов, их физико-химические характеристики и результаты определения валового содержания ТМ в почвах о. Северный архипелага НЗ (районы заливов Русская Гавань, Ледяная Гавань и Бухта Благополучия, а также мыса Желания) методом рентгенофлуоресцентной спектроскопии. Почвенный покров на ключевых участках о. Северный архипелага НЗ представлен чередованием карбопелетоземов (Calcaric Leptosols (Loamic)), пелоземов (Leptic Cryosols (Loamic)) и криоземов (Oxyaquic Cryosols (Loamic)). На исследованной территории преобладают почвы с щелочной реакцией среды и тяжелым гранулометрическим составом. Содержание некоторых ТМ (Fe, Cr, V, Ti) на отдельных участках незначительно превышает нормативные показатели. По суммарному показателю загрязнения исследуемые почвы имеют

допустимое содержание ТМ. Полученные результаты подтверждают необходимость проведения регулярного мониторинга арктических территорий, который поможет оценить степень их загрязнения и предотвратить риск экологической катастрофы в будущем.

Ключевые слова: Арктика, Новая Земля, Русская Гавань, Ледяная Гавань, Бухта Благополучия, мыс Желания, почвы, тяжелые металлы.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00328.

Цитирование: Попов, С. С. Оценка распределения тяжелых металлов в почвах о. Северный (Новая Земля) / С. С. Попов, Л. Ф. Попова, А. В. Малков, А. Н. Трофимова, Д. А. Никитин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(1). С. 129–142. DOI: 10.17516/1997-1389-0379

Введение

Актуальность исследования полярных регионов постоянно возрастает в связи с более активным откликом экосистем Арктики и Антарктики на глобальное потепление климата по сравнению с другими областями планеты. Так, с конца XX в. температура воздуха за Полярным кругом возросла в среднем на 2 °С, в то время как на остальной территории Земли – всего на 0,8 °С (Post et al., 2019). Потепление Северного Ледовитого океана, таяние ледников и многолетнемерзлых пород, ежегодное сокращение мощности морских льдов (Krumpen et al., 2019; АМАР, 2019) улучшают доступность к запасам полезных ископаемых Высокой Арктики (Никулин, 2017). Активизация антропогенного воздействия на экосистемы высоких широт сопряжена с рисками техногенного загрязнения, часто обусловленными увеличением содержания тяжелых металлов (ТМ) в окружающей среде. В больших концентрациях они могут оказывать негативное влияние на функционирование экосистем (АМАР, 1998; Kabata-Pendias, Pendias, 2001; Agarwal, 2009; Evseev, Krasovskaya, 2017; Ji et al., 2019). Изучение и сохранение хрупких арктических экосистем имеет особое значение в связи с тем, что их нарушение зачастую необратимо (Vinogradova, 2000; Schmidt et al., 2017).

Содержание ТМ в различных компонентах экосистем (растения, почвы, почвообразующие породы и пр.) варьирует в широких пределах. Поскольку природное содержание ТМ в них со временем меняется незначительно, основную угрозу загрязнения наземных экосистем представляют источники техногенного характера (АМАР, 1998, 2005). Основа существования всех наземных экосистем – почвы, поскольку именно в них замыкаются биогеохимические циклы макро- и микроэлементов (Ferris, Tuomisto, 2015). Почвенный покров является ведущим резервуаром аккумуляции ТМ в биогеоценозах, поэтому его загрязнение ТМ приводит к нарушению функционирования экосистем и угнетению биоты. В связи с этим важно иметь представление о существующих уровнях содержания ТМ в почвах, чтобы предотвратить риск экологической катастрофы в будущем.

Цель данной работы – установление содержания тяжелых металлов в почвах о. Северный архипелага Новая Земля.

Объекты и методы

Изучение почвенного покрова в полевых условиях, а также отбор образцов проводили во второй половине июля 2018 г. в ходе экспедиции, выполняемой по проекту «Аркти-

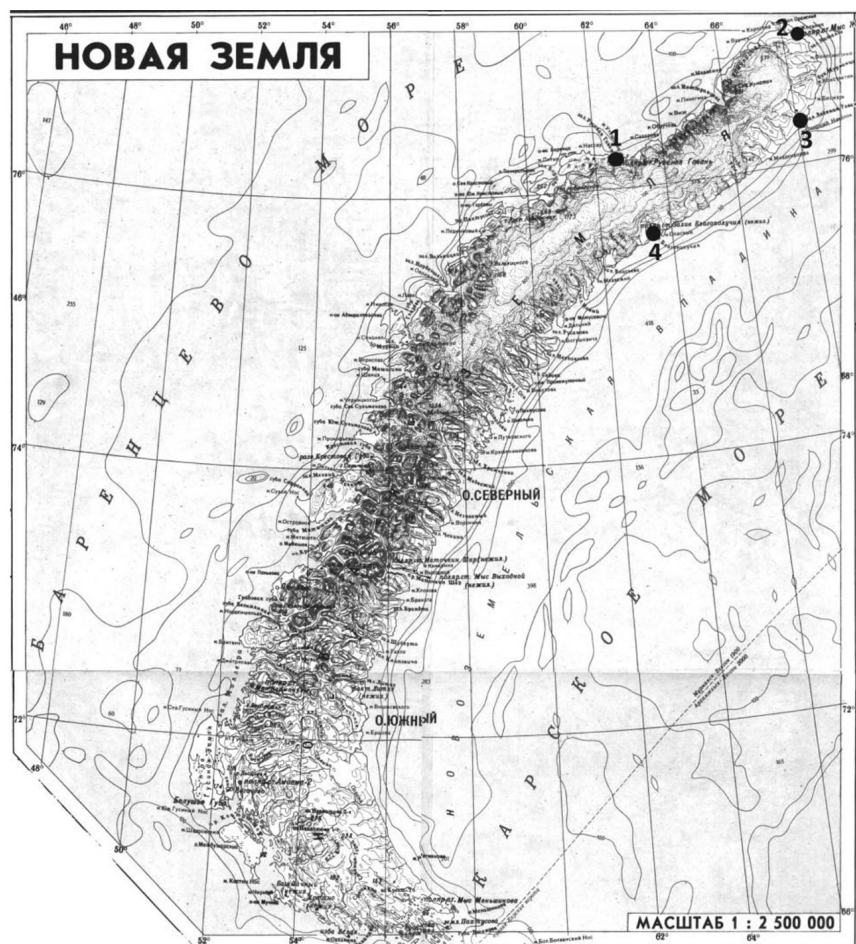


Рис. 1. Точки проведения полевых работ на архипелаге Новая Земля: 1 – залив Русская Гавань, 2 – мыс Желания, 3 – залив Ледяная Гавань, 4 – залив Бухта Благополучия

Fig. 1. Field work positions on Novaya Zemlya: 1 – Russkaya Gavan bay, 2 – Cape Zhelaniya, 3 – Ledyanaya Gavan bay, 4 – Blagopoluchiya bay

ческий Плавающий Университет». Были исследованы территории о. Северный архипелага Новая Земля (НЗ) в районах заливов Русская Гавань, Ледяная Гавань, Бухта Благополучия, а также мыса Желания (рис. 1). Координаты ключевых точек и классификационный статус почв (USS Working Group WRB, 2015) приведены в табл. 1. Почвенный покров ключевых участков представлен карбопेत्रоземами (Calcaric Leptosols (Loamic)), пелоземами (Leptic Cryosols (Loamic)) и криоземами (Oxyaquic Cryosols (Loamic)) (Nikitin et al., 2021). Образцы почв для физико-химических

исследований отобраны в соответствии с генетическими горизонтами из 11 почвенных разрезов, заложенных на глубину до материнской породы (табл. 1). В почвах определяли гранулометрический состав в соответствии с ГОСТ 12536–2014, актуальную кислотность – с ГОСТ 26423–85 на базе лаборатории биогеохимических исследований САФУ им. М.В. Ломоносова (г. Архангельск). Разновидности почв по гранулометрическому составу устанавливали по классификации Н.А. Качинского (Терпелец, Слюсарев, 2016). Кислотность почв оценивали в соот-

Таблица 1. Характеристика почв о. Северный

Table 1. Soil characteristics of Severny Island

Район исследования	Координаты почвенного разреза	Название почвы	Номер почвенного разреза	Горизонт	Глубина горизонта, см	pH водной вытяжки	Содержание			
							Сорг, %	CaCO ₃ , %	Частиц >0,01 мм, %	Частиц <0,01 мм, %
Русская Гавань	76.19110° N 62.67194° E	пелозем глееватый мерзлотный	1	O	0–4	7,91	9,80	-*	-	-
				BC _g	4–11	8,01	3,85	-	67,16	32,84
				C _g	11–22	8,14	2,76	-	71,27	28,73
	76.19250° N 62.72722° E	пелозем мерзлотный	2	C	0–21	8,61	0,83	-	61,50	38,50
				W	0–9	8,86	2,59	28,90	61,85	38,15
Бухта Благополучия	76.19194° N 62.73944° E	пелозем гумусовый мерзлотный	3	C	9–16	8,95	2,13	30,57	36,80	63,20
				C _{ca}	0–14	8,72	6,32	18,83	37,94	62,06
	75.623610° N 63.814167° E	пелозем мерзлотный мерзлотный остаточно-карбонатный	5	C _{ca}	0–31	8,58	0,94	8,16	58,56	41,44
				CR	0–10	7,71	1,38	5,91	94,39	5,61
	75.62805° N 63.79611° E	криозем грубогумусовый	6	C	10–19	7,54	3,84	-	70,98	29,02
Ледяная Гавань	76.298330° N 68.153056° E	карбонепетрозем	7	C	0–17	8,94	2,06	40,15	70,37	29,63
				O	0–4	-				
				W	4–19	8,90	1,16	9,91	61,58	38,42
	76.297500° N 68.153889° E	пелозем гумусовый мерзлотный остаточно-карбонатный	8	C _{ca}	19–32	8,87	1,52	12,50	52,95	47,05
				O	0–4	-				
Мыс Желания	76.295556° N 68.148611° E	пелозем гумусовый мерзлотный остаточно-карбонатный	9	W	4–17	8,89	1,37	33,15	56,84	43,16
				C _{ca}	17–30	8,97	0,21	2,67	41,25	58,75
				O	0–3	-				
	76.95064° N 68.52282° E	криозем	10	CR	3–28	8,91	0,76	3,42	55,59	44,41
				O	0–23	8,40	0,33	-	72,41	27,59
	76.95493° N 68.46068° E	пелозем мерзлотный остаточно-карбонатный	11	C _{ca}	23–33	8,44	0,23	4,41	68,68	31,32

* Символ «-» означает, что указанный параметр не определяли.

ветствии с оценочной шкалой по величине pH почвенного раствора при соотношении почва: раствор 1: 25 для органогенных и 1: 5 для минеральных горизонтов (Околелова и др., 2017). Содержание углерода в образцах почв определяли методом сухого сжигания на CNSH-анализаторе Elementar Vario Isotope Select (Германия) в ЦКП «Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии» Института географии РАН (г. Москва). Величину общего углерода ($C_{\text{общ}}$) определяли при анализе образца почвы (стандартная пробоподготовка), углерода органических соединений ($C_{\text{орг}}$) – после предварительного удаления из образца почвы углерода минеральных соединений 10 %-ным раствором соляной кислоты. Содержание неорганического углерода $C_{\text{неорг}}$ рассчитывали по разнице значений $C_{\text{общ}}$ и $C_{\text{орг}}$. Полученные значения $C_{\text{неорг}}$ пересчитывали на содержание CaCO_3 (Nikitin et al., 2021; Soil Survey Laboratory Methods Manual, 2004). Данные по содержанию в образцах почв $C_{\text{орг}}$ и CaCO_3 использовали для установления генетической принадлежности диагностических горизонтов и определения типов почв.

Валовое содержание ТМ (Pb, Zn, Cu, Ni, Co, Fe, Mn, Cr, V, Ti, Sr) определяли методом рентгенофлуоресцентной спектроскопии на спектрометре «СПЕКТРОСКАН Макс» GF-2E согласно М 049-П/04 в лаборатории при кафедре теоретической и прикладной химии САФУ им. М.В. Ломоносова (г. Архангельск). Степень загрязнения почв ТМ оценивали, сопоставляя средневзвешенные концентрации элементов со значениями предельно допустимых (ПДК) и ориентировочно допустимых (ОДК) концентраций этих металлов в почве (СанПиН 1.2.3685–21; Vodyanitskii, 2016). Ввиду отсутствия ПДК/ОДК для Co, Fe, Cr, Ti, Sr концентрации этих элементов сопоставляли со значениями их кларков в почве.

Для оценки общего вклада ТМ в загрязнение почвенного покрова использовали суммарный показатель загрязнения (Z_c), рассчитанный на основе коэффициентов концентрации (K_c). Степень загрязнения почв ТМ характеризовали на основе шкалы суммарной загрязненности почв ТМ (СанПиН 1.2.3685–21): значение Z_c менее 16 – допустимая; от 16 до 32 – умеренно опасная; от 33 до 128 – опасная; более 128 – чрезвычайно опасная.

Результаты

Почвенный покров на ключевых участках о. Северный архипелага НЗ представлен чередованием карбопетроземов, пелоземов гумусовых мерзлотных, пелоземов мерзлотных остаточного карбонатных, пелоземов глеевых мерзлотных, криоземов и криоземов грубогумусовых. Среди изученных почв в почвенном покрове о. Северный преобладают пелоземы. Глубина заложённых разрезов не превышает 33 см, а число горизонтов варьирует от одного до трех. Почвы в районе залива Русской Гавани представлены пелоземами мерзлотными и пелоземами глееватыми мерзлотными, здесь заложено четыре почвенных разреза, мощность которых варьировала от 14 до 22 см. На территории Бухты Благополучия описаны пелозем гумусовый мерзлотный остаточного-карбонатный и криозем грубогумусовый, мощность которых составила 31 и 19 см соответственно. В районе залива Ледяной Гавани выявлены карбопетрозем и пелозем гумусовый мерзлотный остаточного-карбонатный мощностью от 17 до 32 см. На мысе Желания почвенный покров представлен криоземами и пелоземами мерзлотными остаточного-карбонатными, мощность которых 28 и 33 см соответственно (табл. 1).

Для оценки профильного изменения свойств почв из 11 исследованных почвенных

разрезов были выбраны те, которые состоят более чем из одного горизонта. Результаты физико-химических исследований приведены в табл. 1.

Величина актуальной кислотности рассмотренных почв варьирует от 7,54 до 8,97. На основании значений pH водных вытяжек установлено, что 16,7 % исследованных почв относятся к категории щелочных; 83,3 % – к сильнощелочным (табл. 1). Изменения величины pH по профилю почв незначительны, как правило, не выходят за пределы установленных градаций кислотности (щелочности) почв по величине pH водных вытяжек (величина pH для нейтральных почв 6,5–7,0, слабощелочных – 7,0–7,5, щелочных – 7,5–8,5, сильнощелочных – больше 8,5). Исключением является разрез № 6, в котором отмечена тенденция к снижению величины pH водных вытяжек вниз по профилю (табл. 1) с переходом величины щелочности почв от категории щелочных в горизонте CR (глубина 0–10 см) к категории слабощелочных в горизонте C (глубина 10–19 см).

Среди исследованных почв преобладают суглинистые (82 % от общего числа исследуемых образцов) и глинистые (12 %). Только криозем грубогумусовый в районе залива Бухта Благополучия имеет песчаный нанос с поверхности, который подстилается легкими суглинками (табл. 1). Содержание физической глины во всех почвенных разрезах в целом увеличивается с глубиной.

Распределение ТМ по горизонтам представлено в табл. 2. В рассматриваемых почвенных разрезах валовое содержание Fe, Cr и V увеличивается от верхнего горизонта к нижнему. Содержание Zn, Cu и Ni снижается только в пелоземе гумусовом мерзлотном остаточно-карбонатном (разрез № 9), в остальных растёт с глубиной. Для Co, Mn, Ti и Sr четкой закономерности распределе-

ния ТМ по горизонтам почв не выявлено. Pb во всех почвах находится, как правило, в следовых количествах, или его содержание нами не обнаружено.

Расчет значений суммарного показателя загрязнения (Z_c) показал, что для почв в районе залива Русская Гавань он находится в пределах 1,7; Бухты Благополучия – 3,3; Ледяной Гавани – 1,7; мыса Желания – 1,9.

Сравнение средневзвешенных концентраций ТМ в почвах исследуемых районов с их нормированными значениями представлены на рис. 2.

Обсуждение

Почвенный покров севера о. Северный архипелага НЗ (Бухта Благополучия, мыс Желания, Русская Гавань, Ледяная Гавань) имеет мозаичное строение, которое определяется не столько широтным положением районов, сколько сложившимися на них местными условиями (ориентацией по отношению к ледникам, господствующим ветрам, активностью денудационных процессов и локализацией птичьих базаров) (Горячкин, 1998, 2010). Глубина заложенных нами разрезов не превышает 33 см, общее количество почвенных горизонтов варьирует от 1 до 3 (табл. 1), что характеризует рассмотренные нами почвы как маломощные (USS Working Group WRB, 2015) и подтверждает данные других авторов о строении почвенных профилей в северной части архипелага НЗ (Горячкин, 1998, 2010).

Полевые наблюдения позволили предварительно заключить, что большинство почвенных разновидностей и структур почвенного покрова более характерны для высокоарктических тундр, чем для арктических пустынь, к которым принято относить ландшафты севера НЗ (Патманов, 1930; Александрова, 1983; Serebryanny, Malyasova, 1998).

Таблица 2. Распределение некоторых ТМ по горизонтам исследованных почв, ($\omega(\Sigma) \pm \Delta$)* мг/кг

Table 2. Distribution of some HM on soil horizons of study soils, ($\omega(\Sigma) \pm \Delta$)* mg/kg

Район исследования	Номер почвенного разреза	Гори-зонт	Глубина горизонта, см	Pb	Zn	Cu	Ni	Co	Fe	Mn	Cr	V	Ti	Sr
Русская Гавань	1	O	0–4	н/о **	87,6±15,2	34,6±7,9	33,5±4,2	н/о	38606 ±4340	826,4±42,2	76,0±9,79	99,1±14,3	2962±580	94,3±22,5
		BC _g	4–11	н/о	89,6±15,6	35,6±8,4	34,5±4,6	н/о	43072 ±4740	693,0±38,6	81,5±10,6	115,0±16,7	3697±698	91,5±21,3
		C _g	11–22	н/о	93,7±16,3	37,0±8,9	36,2±5,4	8,77±2,37	45218±4940	453,3±30,9	83,3±10,8	139,1±20,0	4295±795	87,8±19,6
	3	W	0–9	н/о	85,8±14,9	25,1±5,8	22,2±3,1	9,34±3,55	23270±2930	388,8±28,5	59,4±7,3	60,3±7,6	2450±496	127,9±36,2
		C	9–16	н/о	89,2±15,5	26,0±6,2	23,2±3,8	6,95±1,77	25084±3097	413,7±29,5	68,4±8,7	68,3±9,1	2308±473	121,2±33,6
Бухта Благополучия	6	CR	0–10	н/о	79,1±14,0	47,7±12,8	48,9±9,8	5,00±2,13	45183±4940	702,1±38,9	95,0±12,4	159,7±22,6	4320±799	66,6±9,3
		C	10–19	н/о	80,1±13,8	52,1±14,2	54,1±10,8	4,86±2,09	47242±5125	723,4±39,4	106,4±13,8	167,4±23,5	4237±786	66,2±9,0
Лебяжья Гавань	8	W	4–19	н/о	74,9±13,6	35,2±8,2	33,9±4,4	18,38±4,51	64196±6678	1532,7±57,9	96,4±12,5	134,1±19,3	4611±846	82,2±16,9
		C _{ca}	19–32	н/о	78,3±13,9	36,0±8,5	34,9±4,8	24,16±6,4	70054±7214	1585,0±58,9	100,1±13,0	164,4±23,2	4359±805	76,9±14,4
	9	W	4–17	н/о	43,5±10,2	25,3±5,9	22,3±3,1	4,09±1,84	44589±4883	365,8±27,6	84,6±11,0	137,9±19,8	3237±600	126,2±35,5
Мыс Желания	11	C _{ca}	17–30	н/о	38,6±9,59	21,9±4,3	18,2±2,6	19,32±4,82	72411±7430	209,8±20,6	124,6±15,9	234,6±30,9	4296±796	131,1±37,4
		O	0–23	н/о	38,4±9,6	28,3±7,3	25,9±3,4	1,14±0,87	28141±3780	872,5±43,4	76,0±9,0	63,7±8,2	2509±506	48,5±7,9
	C _{ca}	23–33	н/о	45,6±10,5	29,5±7,8	27,2±3,5	0,83±0,77	32269±3755	201,0±45,9	81,8±10,6	75,5±10,4	2480±501	52,2±8,2	
ПДК/ОДК, мг/кг *****				32/130	87/220	53/132	85/80	– ***	–	1500	–	150	–	–
Кларк, мг/кг *****				17	75	27	50	15	40600	770	92	106	3900	270

* где $\omega(\Sigma)$ – массовая доля элемента в образце почвы, $\pm \Delta$ – погрешность определения метода;

** символом «н/о» отмечены концентрации ТМ, близкие или равные нулю;

*** знаком «-» отмечено отсутствие регламентированных значений ПДК/ОДК;

***** согласно СанПиН 1.2.3685–21;

***** Cu, Co, V – по (Hu, Gao, 2008), остальные ТМ – по (Григорьев, 2009) (цит. по: Касимов, Власов, 2015).

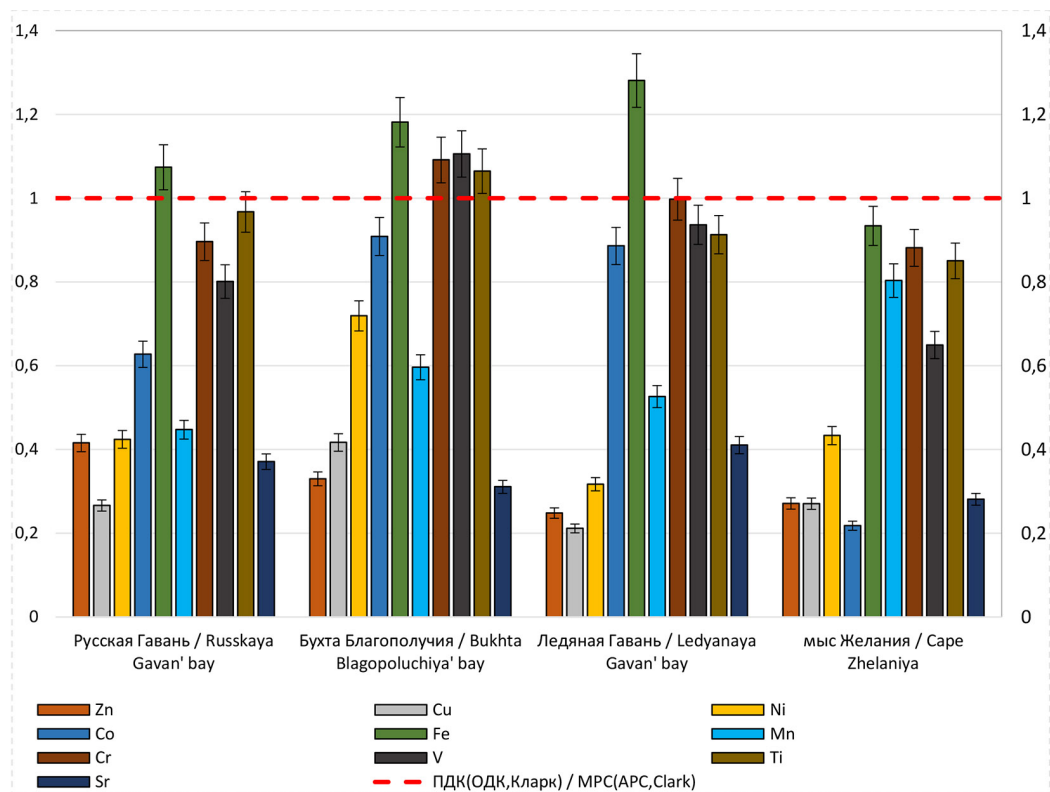


Рис. 2. Отношение средневзвешенных концентраций ТМ в почвах (мг/кг) к ПДК/ОДК и кларку (Co, Fe, Cr, Ti, Sr) (мг/кг)

Fig. 2. Ratio of HM weighted average concentrations in soils (mg/kg) to MPC/APC and clarke (Co, Fe, Cr, Ti, Sr) (mg/kg)

Среди изученных почв о. Северный преобладают пелоземы (табл. 1), что противоречит полученным ранее данным о доминировании на севере архипелага НЗ литоземов и петроземов (Goryachkin et al., 1999; Горячкин, 2010; Ратманов, 1930; Иванов, 1933). Такое расхождение, вероятно, связано с малой изученностью о. Северный и изменением климата, которое преобразует не только растительный, но и почвенный покров Высокой Арктики.

Все изученные нами почвы НЗ щелочные и сильнощелочные (табл. 1). Это согласуется с данными литературы – в этом районе архипелага отмечены преимущественно слабощелочные почвы (Ратманов, 1930). Минимальные значения pH характерны для поверхностных органогенных горизонтов,

в то время как большей щелочностью отличаются более глубокие слои почвенного профиля. Преобладание щелочных почв преимущественно обусловлено присутствием в них карбонатов (табл. 1).

Почвы исследованных районов о. Северный по большей части суглинистые и глинистые, что не противоречит данным прошлых лет (Ратманов, 1930). В целом более тяжелый гранулометрический состав имеют пелоземы и карбопетроземы, более легкий – криоземы (табл. 1), что подтверждает их классификационный статус (USS Working Group WRB, 2015). Доля физической глины увеличивается вниз по профилю почв (на 9–25 %). Это явление может быть обусловлено мерзлотным процессом ретинизации тонкодисперсного

материала над многолетнемерзлыми породами (Горячкин, 2010; Lupachev et al., 2019).

Средневзвешенное валовое содержание ТМ в почвах варьирует несущественно, но по некоторым ТМ встречается незначительное превышение нормативных показателей. Так, было зафиксировано превышение пороговых концентраций ТМ в почвах района залива Русская Гавань – Fe (1,1 кларка); Бухты Благополучия — Fe (1,2 кларка), Cr (1,1 кларка), V (1,1 ПДК), Ti (1,1 кларка); Ледяной Гавани – Fe (1,3 кларка). Это, вероятно, обусловлено высоким содержанием данных элементов в материнской породе, о чем свидетельствует их распределение по горизонтам почвенных профилей (табл. 2). В работе (Vodyanitskii et al., 2011), посвященной загрязнению почв выбросами Среднеуральского медеплавильного завода и Норильского горно-металлургического комбината, авторы выявили высокую загрязненность верхних горизонтов почвы ТМ на расстоянии до 30 км около этих предприятий. Превышение кларковых значений для следующих элементов составило: Zn (1,5–19 раз), Cu (65–287 раз), Ni (35–78 раз), Pb (0,8–46 раз), Cr (1,9–4,7 раз). Сравнение опубликованных данных с полученными нами результатами показывает, что уровень содержания ТМ в исследованных почвах о. Северный ниже уровня, характеризующего техногенное загрязнение, поэтому почвы о. Северный можно рассматривать как незагрязненные и использовать полученные данные по содержанию в них ТМ в качестве фоновых.

Концентрации Zn, Cu, Ni, Co, Mn, V в исследуемых почвах в целом сопоставимы с полученными ранее результатами для территорий НЗ и архипелага Шпицберген (Nikitina et al., 2015; Вишнева, Попова, 2016; Kłos et al., 2017; Kriauciunas et al., 2018). Низкое валовое содержание Co, выявленное нами в почвах

на территории о. Северный (НЗ), также отмечается и в работе (Kriauciunas et al., 2018) для о. Южный (НЗ), однако средневзвешенное содержание Cr – 88,9 мг/кг, установленное нами, практически в два раза выше, чем на территории о. Южный (НЗ) (45,3 мг/кг), но сопоставимо с концентрациями, полученными для разрезов территории о. Северный архипелага Шпицберген ($121,3 \pm 3,2$; $92,9 \pm 8,9$; $102,0 \pm 10,9$; $97,9 \pm 15,3$; $69,2 \pm 10,6$ мг/кг) (Kriauciunas et al., 2018). Концентрации Pb ($25,0 \pm 1,2$ и $30,0 \pm 1,5$ мг/кг) и Pb (24–48 мг/кг) для о. Северный (НЗ), выявленные в работах (Вишнева, Попова, 2016; Miroshnikov et al., 2017), были выше полученных нами (содержание Pb близко или равно нулю). Исследование восточного побережья НЗ показало высокое валовое содержание Cr, V, Co, Ni, Cu, Zn, Sr, Zr, Ba, Pb в материнских породах, с которыми связаны соответственно более высокие концентрации этих элементов в почвах (Усачева и др., 2016). Превышение ПДК V, как и частные случаи превышения кларков Fe, Cr, Ti в исследованных нами почвах, являются незначительными и, вероятно, также обусловлены их высоким содержанием в материнской породе. Расчет значений суммарного показателя загрязнения (Z_c варьирует в пределах 1,7–3,3) свидетельствует том, что все рассмотренные почвы не выходят по этому параметру за пределы допустимого уровня загрязнения ($Z_c < 16$).

Заключение

Таким образом, среди изученных почв о. Северный – одного из двух крупных островов архипелага Новая Земля – установлено преобладание в почвенном покрове пелоземов, что противоречит данным о доминировании на севере архипелага литоземов и петроземов. Большинство почвенных разновидностей и структур почвенного покрова в большей

степени характерны для высокоарктических тундр, чем для арктических пустынь, к которым принято относить ландшафты севера НЗ.

По степени актуальной кислотности на изученных территориях преобладают сильнощелочные почвы, они в основном имеют тяжелый гранулометрический состав. Содержание физической глины в почвенных разрезах с глубиной увеличивается.

Аккумуляция ТМ в почвах о. Северный архипелага НЗ имеет разный характер: в них отмечено крайне низкое валовое содержание Pb, в то время как валовое содержание V, Fe, Cr, Ti в отдельных случаях превыша-

ет значения ПДК и кларков. Последнее может быть связано с их высоким содержанием в материнской породе. Данные профильного распределения валового содержания ТМ свидетельствуют о их поступлении в почвы преимущественно из природных источников. В целом исследуемые почвы имеют допустимый уровень загрязнения ТМ.

Полученные нами результаты подтверждают необходимость проведения регулярного мониторинга арктических территорий, который поможет оценить степень их загрязнения и предотвратить риск экологической катастрофы в будущем.

Список литературы / References

Александрова В.Д. (1983) *Растительность полярных пустынь СССР*. Л., Наука, 142 с. [Aleksandrova V.D. (1983) *Polar desert vegetation in the Union of Soviet Socialist Republics*. Leningrad, Nauka, 142 p. (in Russian)]

Вишнева Ю.С., Попова Л.Ф. (2016) Оценка экологического состояния и степени загрязнения тяжелыми металлами почв Арктики. *Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки*, 2: 96–104 [Vishnevaia I. S., Popova L. F. (2016) Assessment of the environmental status and degree of pollution of arctic soils by heavy metals. *Bulletin of the Moscow Region State University. Series: Natural Sciences* [Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo oblastnogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki], 2: 96–104 (in Russian)]

Горячкин С.В. (1998) Почвенный покров равнин и гор западной части Южного острова. *Новая Земля. Природа. История. Археология. Культура. Труды морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ) под общей редакцией П.В. Бояровского. Книга 1*. М., Российский научно-исследовательский институт культурного и природного наследия имени Д.С. Лихачева, с. 149–175 [Goryachkin S. V. (1998) Soil cover of plains and mountains in the western part of the South Island. *Novaya Zemlya. Nature. History. Archeology. Culture. Proceedings of the Marine Arctic Complex Expedition (MACE) edited by Boyarovskiy P. V. Book 1*. Moscow, Likhachev Russian Research Institute for Cultural and Natural Heritage, p. 149–175 (in Russian)]

Горячкин С.В. (2010) *Почвенный покров Севера (структура, генезис, экология, эволюция)*. М., ГЕОС, 414 с. [Goryachkin S. V. (2010) *Soil cover of the North (structure, genesis, ecology, evolution)*. Moscow, GEOS, 414 p. (in Russian)]

ГОСТ 12536–2014. Грунты. Методы лабораторного определения гранулометрического (зернового) и микроагрегатного состава (2015) Москва, Стандартинформ, 24 с. [GOST 12536–2014. Soils. Methods of laboratory granulometric (grain-size) and microaggregate distribution (2015) Moscow, Standartinform, 24 p. (in Russian)]

ГОСТ 26423–85. Почвы. Методы определения удельной электрической проводимости, pH и плотного остатка водной вытяжки (2011) Москва, Стандартинформ, 6 с. [Soils. Methods for

determination of specific electric conductivity, pH, and solid residue of water extract (2011) Moscow, Standartinform, 6 p. (in Russian)]

Иванов И. М. (1933) О почвенных образованиях ледяной зоны. *Труды Арктического института по изучению Севера. Т. 12.* с. 183–202 [Ivanov I. M. (1933) On soil formations of the ice zone. *Proceedings of the Arctic Institute for the Study of the North. Vol. 12.* p. 183–202 (in Russian)]

Касимов Н. С., Власов Д. В. (2015) Кларки химических элементов как эталоны сравнения в экогеохимии. *Вестник Московского университета. Серия 5. География*, 2: 7–17 [Kasimov N. S., Vlasov D. V. (2015) Clarkes of chemical elements as comparison standards in ecogeochemistry. *Moscow University Vestnik. Series 5. Geography* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 5. Geografiya], 2: 7–17 (in Russian)]

Никулин А. А. (2017) Полезные ископаемые Арктической зоны России: потенциал и перспективы освоения. *Проблемы национальной стратегии*, 1: 163–187 [Nikulin A. A. (2017) Mineral resources of Russia's arctic zone: potential capacity and exploitation perspectives. *National Strategy Issues* [Problemy nacional'noj strategii], 1: 163–187 (in Russian)]

Околелова А. А., Желтобрюхов В. Ф., Егорова Г. С. (2017) *Экологическое почвоведение и законы экологии*. Волгоград, ВГАУ, 261 с. [Okolelova A. A., Zheltobryukhov V. F., Egorova G. S. (2017) *Ecological soil science and environmental laws*. Volgograd, Volgograd State Agrarian University, 261 p. (in Russian)]

Ратманов Г. Е. (1930) Почвы Новой Земли. *Труды Почвенного института им. В. В. Докучаева*, 3–4: 145–148 [Ratmanov G. E. (1930) Soils of Novaya Zemlya. *Proceedings of the V. V. Dokuchaev Soil Science Institute* [Trudy Pochvennogo instituta imeny V. V. Dokuchaeva], 3–4: 145–148 (in Russian)]

СанПиН 1.2.3685–21 Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания. Зарегистрировано в Минюсте России 29.01.2021 N62296. 987 с. [SanPiN2.1.7.1287–03 Hygienic standards and requirements for ensuring the safety and (or) harmlessness to humans of environmental factors. Registered by the Ministry of Justice of the Russian Federation on 29.01.2021 N62296. 987 p. (in Russian)]

Терпелец В. И., Слюсарев В. Н. (2016) *Агрофизические и агрохимические методы исследования почв. Учебно-методическое пособие*. Краснодар, КубГАУ, 65 с. [Terpelets V. I., Slyusarev V. N. (2016) *Agrophysical and agrochemical methods of soil research. Educational and methodical manual*. Krasnodar, Kuban State Agrarian University, 65 p. (in Russian)]

Усачева А. А., Семенов И. Н., Мирошников А. Ю., Крупская В. В., Закусин С. В. (2016) Геохимические особенности Арктотундровых ландшафтов восточного побережья Новой Земли. *Вестник Московского университета. Серия 5. География*, 6: 87–95 [Usacheva A. A., Semenov I. N., Miroshnikov A. Yu., Krupskaya V. V., Zakusin S. V. (2016) Geochemical features of arctic tundra landscapes of the Novaya Zemlya eastern coast. *Moscow University Vestnik. Series 5. Geography* [Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 5. Geografiya], 6: 87–95 (in Russian)]

Agarwal S. K. (2009) *Heavy metal pollution*. New Delhi, A.P.H. Publishing Corporation, 259 p.

AMAP (1998) *AMAP Assessment Report: Arctic Pollution Issues*. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo, Norway, 859 p.

AMAP (2005) *AMAP Assessment 2002: Heavy Metals in the Arctic*. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo, Norway, 265 p.

AMAP (2019) *AMAP Climate Change Update 2019: An Update to Key Findings of Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA) 2017*. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo, Norway, 12 p.

Evsseev A. V., Krasovskaya T. M. (2017) Toxic metals in soils of the Russian North. *Journal of Geochemical Exploration*, 174: 128–131

Ferris H., Tuomisto H. (2015) Unearthing the role of biological diversity in soil health. *Soil Biology and Biochemistry*, 85: 101–109

Goryachkin S. V., Karavaeva N. A., Targulian V. O., Glazov M. V. (1999) Arctic soils: spatial distribution, zonality and transformation due to global change. *Permafrost and Periglacial Processes*, 10(3): 235–250

Ji X., Abakumov E., Polyakov V. (2019) Assessments of pollution status and human health risk of heavy metals in permafrost-affected soils and lichens: A case-study in Yamal Peninsula, Russia Arctic. *Human and Ecological Risk Assessment*, 25(8): 2142–2159

Krumpen T., Belter H. J., Boetius A., Damm E., Haas C., Hendricks S., Nicolaus M., Nöthig E. M., Paul S., Peeken I., Ricker R., Stein R. (2019) Arctic warming interrupts the Transpolar Drift and affects long-range transport of sea ice and ice-rafted matter. *Scientific Reports*, 9: 5459

Kabata-Pendias A., Pendias H. (2001) *Trace Elements in Soils and Plants*. 3rd ed. Boca Raton-London-New York- Washington D.C, CRC Press, 331 p.

Kriauciunas V. V., Iglovsky S. A., Kuznetsova I. A. (2018) Trace metals in soil catenas of the Arctic islands (the Svalbard and Novaya Zemlya Archipelagos). *Biogeochemistry of trace elements*. Pokrovsky O. S. and Viers J. (eds.) New York, Nova Science Publishers, p. 309–359

Kłos A., Ziembik Z., Rajfur M., Dołhańczuk-Śródka A., Bochenek Z., Bjerke J. W., Tømmervik H., Zagajewski B., Ziółkowski D., Jerz D., Zielińska M., Krems P., Godyń P. (2017) The origin of heavy metals and radionuclides accumulated in the soil and biota samples collected in Svalbard, near Longyearbyen. *Ecological Chemistry and Engineering S*, 24(2): 223–238

Lupachev A. V., Gubin S. V., Gerasimova M. I. (2019) Problems of the cryogenic soils' diagnostics in the recent Russian soil classification system. *Eurasian Soil Science*, 52(10): 1170–1174

Miroshnikov A. Y., Laverov N. P., Chernov R. A., Kudikov A. V., Ysacheva A. A., Semenov I. N., Aliev R. A., Asadulin E. E., Gavrilov M. V. (2017) Radioecological investigations on the Northern Novaya Zemlya Archipelago. *Oceanology*, 57(1): 204–214

Nikitina M., Popova L., Korobitsina J., Efremova O., Trofimova A., Nakvasina E., Volkov A. (2015) Environmental status of the arctic soils. *Journal of Elementology*, 20(3): 643–651

Nikitin D. A., Lysak L. V., Badmadashiev D. V., Kholod S. S., Mergelov N. S., Dolgikh A. V., Goryachkin S. V. (2021) Biological activity of soils in the north of the Novaya Zemlya Archipelago: effect of the largest glacial sheet in Russia. *Eurasian Soil Science*, 54(10): 1496–1516

Post E., Alley R. B., Christensen T. R., Macias-Fauria M., Forbes B. C., Gooseff M. N., Iler A., Kerby J. T., Laidre K. L., Mann M. E., Olofsson J., Stroeve J. C., Ulmer F., Virginia R. A., Wang M. (2019) The polar regions in a 2 °C warmer world. *Science Advances*, 5(12): eaaw9883

Schmidt N. M., Hardwick B., Gilg O., Høye T. T., Krogh P. H., Meltofte H., Michelsen A., Mosbacher J. B., Raundrup K., Reneerkens J., Stewart L., Wirta H., Roslin T. (2017) Interaction webs in arctic ecosystems: Determinants of arctic change? *Ambio*, 46: 12–25

Serebryanny L., Malyasova E. (1998) The quaternary vegetation and landscape evolution of Novaya Zemlya in the light of palynological records. *Quaternary International*, 45–46: 59–70

Soil Survey Laboratory Methods Manual (2004) *Soil Survey Investigations Report No. 42. Version 4.0.* Rebecca Burt (Ed.) Natural Resources Conservation Service, U.S. Department of Agriculture, 700 p.

USS Working Group WRB (2015) *World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports, 106.* Rome, FAO, 192 p.

Vinogradova A. A. (2000) Anthropogenic pollutants in the Russian Arctic atmosphere: sources and sinks in spring and summer. *Atmospheric Environment*, 34(29–30): 5151–5160

Vodyanitskii Yu.N., Plekhanova I. O., Prokopovich E. V., Savichev A. T. (2011) Soil contamination with emissions of non-ferrous metallurgical plants. *Eurasian Soil Science*, 44(2): 217–226

Vodyanitskii Yu.N. (2016) Standards for the contents of heavy metals in soils of some states. *Annals of Agrarian Science*, 14(3): 257–263