

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 4 (28)

2019

СОДЕРЖАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Соболева О. М., Кондратенко Е. П., Сухих А. С.* Профиль высших жирных кислот проростков ячменя после обработки электромагнитными волнами сверхвысокочастотного диапазона 5
- Карпова Г. А., Теплицкая Д. Г.* Влияние регуляторов роста на формообразовательные, ростовые и физиологические процессы в онтогенезе растений пшеницы и ячменя 16

БОТАНИКА

- Афонин А. А.* Сезонная динамика нарастания побегов ивы корзиночной (*Salix viminalis*)..... 26
- Дубровная С. А., Мавлюдова Л. У.* Онтогенетическая структура и анализ состояния ценопопуляций *Pyrola rotundifolia* и *Orthilia secunda* в отдельных частях ареала 35

ЗООЛОГИЯ

- Кидов А. А., Шиманская Е. А., Аскендеров А. Д., Немыко Е. А.* Применение гормональной стимуляции для размножения тритона Карелина, *Triturus karelinii* в лабораторных условиях 50
- Степанкова И. В., Кидов А. А.* Результаты инвентаризации фауны земноводных Лесной опытной дачи Тимирязевской академии (Москва)..... 61
- Рабаданова А. И., Салатгереева Э. Г.* Гематологические показатели некоторых видов рептилий Дагестана 71

ЭКОЛОГИЯ

- Кожневникова М. В., Прохоров В. Е., Лукьянова Ю. А.* Конспект высших синтаксонов растительных сообществ национального парка «Нижняя Кама»..... 85

<i>Малыгина Н. В., Сурков П. Г.</i> Характерные признаки движения диких северных оленей (<i>Rangifer tarandus</i> L.) при преодолении водных преград: натурные наблюдения и модельный подход	102
<i>Назаренко Н. Н., Пасечнюк Е. Ю.</i> Растительность окрестностей озера Ай-Сортынглор (Белоярский район, ХМАО – Югра)	112
<i>Леонова Н. А.</i> Бореальные сосняки эрозионно-денудационных равнин в границах Пензенской области	126

UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION

NATURAL SCIENCES

№ 4 (28)

2019

CONTENTS

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

- Soboleva O. M., Kondratenko E. P., Sukhikh A. S.* Profile of higher fatty acids of barley seeds after processing by electromagnetic waves of the microwave range 5
- Karpova G. A., Teplitskaya D. G.* The influence of pre-seeding growth-regulating chemical treatment on physiological and growth processes of soft spring wheat and barley plants ontogenesis 16

BOTANY

- Afonin A. A.* Seasonal dynamics of basket willow shoots growth (*Salix viminalis*) 26
- Dubrovnaya S. A., Mavlyudova L. U.* The ontogenetic structure and analysis of the state of coenopopulation of *Pyrola rotundifolia* and *Orthilia secunda* in certain parts of the range 35

ZOOLOGY

- Kidov A. A., Shimanskaya E. A., Askenderov A. D., Nemyko E. A.* The use of hormonal stimulation for reproduction of the Karelin's newt, *Triturus karelinii* in laboratory conditions 50
- Stepankova I. V., Kidov A. A.* Results of the amphibians fauna inventory in the Forest Experimental Station of Timiryazev Academy (Moscow) 61
- Rabadanova A. I., Salatgereeva E. G.* Hematological indicators of some types of Dagestan reptiles 71

ECOLOGY

- Kozhevnikova M. V., Prokhorov V. E., Luk'yanova Yu. A.* Synopsis of high-rank syntaxes of plant communities of the Nizhnyaya Kama National Park..... 85

Malygina N. V., Surkov P. G. Characteristic movements of wild northern deer (<i>Rangifer tarandus</i> L.) when fording water obstacles: natural observations and model approach	102
Nazarenko N. N., Pasechnyuk E. Yu. The vegetation of the lake Ay-Sortynglor environs (Beloyarskiy district Khanty-Mansi Autonomous Area – Yugra)	112
Leonova N. A. Boreal pine forests of erosion-denudation plain within the Penza region.....	126

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 633.16: 537.87

DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-1

О. М. Соболева, Е. П. Кондратенко, А. С. Сухих

ПРОФИЛЬ ВЫСШИХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ ПРОРОСТКОВ ЯЧМЕНЯ ПОСЛЕ ОБРАБОТКИ ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫМИ ВОЛНАМИ СВЕРХВЫСОКОЧАСТОТНОГО ДИАПАЗОНА

Аннотация.

Актуальность и цели. Механизм действия электрофизических факторов стимулирования семян растений до сих пор не изучен. Исследовали характер влияния электромагнитного поля сверхвысокой частоты на профиль высших жирных кислот в хлороформном экстракте проростков ярового ячменя.

Материалы и методы. Объектом исследований являлись проростки ярового ячменя сорта Никита. Варианты эксперимента: контроль, нативные семена без электромагнитной обработки; электромагнитное облучение сухих семян мощностью 0,42 кВт, частотой 2,45 ГГц, с экспозицией 11 с. После проращивания навески из всех анатомических частей проростков экстрагировали смесью хлороформа и *n*-гексана, в которой методом газовой хроматографии определяли содержание жирных кислот.

Результаты. Зарегистрирована органная специфичность: в листьях и корнях преобладающими среди предельных жирных кислот являются пальмитиновая, стеариновая, бегеновая и лигноцериновая кислоты, в эндосперме и оболочках зерновки – пальмитиновая и стеариновая кислоты. Олеиновая и линолевая кислоты преобладают среди непредельных жирных кислот во всех органах проростка. Жирнокислотный профиль липидов листьев и корней носит насыщенный характер, а эндосперма и оболочки – ненасыщенный. После воздействия ЭМП СВЧ усиливается образование длинноцепочечных жирных кислот; происходит синтез *de novo* трикозановой, эйкозеновой, изомера линолевой кислоты (в листьях), миристолеиновой, ацетэруковой и изомера линолевой кислоты (в корнях), миристолеиновой, эйкозодиеновой (в эндосперме), маргариновой, генэйкозановой, ацетэруковой, эйкозодиеновой кислот (в оболочках).

Выводы. Получены новые данные о механизме действия электромагнитного поля сверхвысокой частоты на семена и проростки злаков. Предполагается важная роль высших жирных кислот в реализации защитных механизмов растительной клетки в ответ на электромагнитное воздействие.

Ключевые слова: ячмень, проростки, электромагнитное поле СВЧ, жирные кислоты, ГХ-МС.

© Соболева О. М., Кондратенко Е. П., Сухих А. С., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

PROFILE OF HIGHER FATTY ACIDS OF BARLEY SEEDS AFTER PROCESSING BY ELECTROMAGNETIC WAVES OF THE MICROWAVE RANGE

Abstract.

Background. The mechanism of action of electrophysical factors stimulating plant seeds has not yet been studied. The nature of the influence of the electromagnetic field of ultrahigh frequency on the profile of higher fatty acids in chloroform extract of spring barley seedlings was investigated.

Materials and methods. The object of research was sprouts of spring barley varieties Nikita. Variants of the experiment: control, without treatment; electromagnetic irradiation of dry seeds with a power of 0,42 kW, a frequency of 2,45 GHz, with an exposure of 11 seconds. After germination, the sample was extracted from all anatomical parts of the seedlings with a mixture of chloroform and *n*-hexane, in which the fatty acid content was determined by gas chromatography.

Results. Was organ specificity: in the leaves and roots prevalent among limiting fatty acids are palmitic, stearic, behenic and lignocerine acid in the endosperm, in the shell of the grain – palmitic and stearic acids. Oleic and linoleic acids predominate among unsaturated fatty acids in all organs of the seedling. The fatty acids profile of leaf and root lipids is saturated, and the endosperm and bran are unsaturated. After exposure to EMF microwave amplifies the formation of long-chain fatty acids; there is a synthesis *de novo* tricosanoic, eicosenoic acids, isomer of linoleic acid (in the leaves), myristoleic, nervonic acids and isomer of linoleic acid (in roots), myristoleic, eicosadienoic acids (in the endosperm), margarine, heneicosanoic, nervonic, eicosadienoic acids (in the shells of the grain).

Conclusions. New data on the mechanism of action of the electromagnetic field of ultrahigh frequency on seeds and seedlings of cereals obtained. The important role of higher fatty acids in the protective mechanisms of plant cells in response to electromagnetic action is assumed.

Keywords: barley, seedlings, electromagnetic microwave field, fatty acids, gas chromatography with mass spectrometric detection.

Введение

Изменения в семенах, сопровождающие процессы прорастания и индуцируемые физическими факторами различного генеза, вызывают интерес исследователей [1–2]. Однако понимание механизмов появления всходов ограничено сложностью архитектуры семян и различных пространственно-временных отношений между происходящими в семени процессами [3]. Клетки зародыша, выходящего из покоя, обеспечиваются энергией и пластическими веществами, получаемыми в ходе митохондриальных окислительно-восстановительных реакций [4], в которые вовлечена группа первичных метаболитов – белков, жиров, углеводов. Запасные липиды имеют преимущества перед углеводами и белками: они не растворяются в воде и клеточном соке, в реакции в водной среде не вступают, поэтому существенно не изменяют физико-химические свойства цитоплазмы. Следовательно, при прорастании семян липиды являются более стабильным источником питания по сравнению с другими первичными метаболитами. Этот вывод косвенно подтверждается и тем фактом, что зародыш семени злаков, по сравнению с другими частями зерновки, содержит относительно большое количество липидов.

В растительной клетке содержатся жирные кислоты (ЖК), входящие в состав мембранных липидов, а также комплекс ферментов для их биосинтеза. По данным ряда авторов, основными жирными кислотами в зерновых являются пальмитиновая, олеиновая и линолевая кислоты [5–6]. Установлено, что в семенах данной группы растений доминирующими жирными кислотами являются непредельные – их суммарное содержание в 3,5 раза превышает сумму предельных кислот.

Электромагнитные поля сверхвысокой частоты (ЭМП СВЧ) находят широкое применение в растениеводстве: данный электрофизический фактор прерывает покой семян, повышает их всхожесть, обеззараживает их поверхность [7]. В то же время известно, что ЭМП СВЧ может быть индуктором окислительных процессов, таких как перекисное окисление липидов. Количество публикаций, отражающих особенности жирового обмена при прорастании семени, недостаточно [8], как и тех, в которых отражены особенности и механизмы изменения жирнокислотного состава в семенах после воздействия на них микроволнового излучения [9]. Остается открытым вопрос об изменении состава и количественного содержания жирных кислот при прорастании семян и развитии проростков под влиянием ЭМП СВЧ.

Целью исследований явилось изучение влияния ЭМП СВЧ на профиль высших жирных кислот в проростках ячменя.

Материалы и методы

Объектом исследований являлись проростки ярового ячменя сорта Никита. Схема эксперимента включала в себя два варианта: контроль, без обработки; электромагнитное облучение сверхвысокими частотами мощностью 0,42 кВт, частотой 2,45 ГГц, с экспозицией 11 с.

После обработки сухих семян и проращивания в водной культуре до семидневного возраста навески из всех анатомических частей проростков (листья с колеоптилем (в дальнейшем по тексту – листья), корни, эндосперм, оболочки) экстрагировали смесью хлороформ:н-гексан по методике [10]. Затем аликвоту образца отдували аргоном почти досуха. К остатку добавляли 500 мкл 3 %-го раствора H_2SO_4 в метаноле и 100 мкл толуола. К полученному раствору добавляли внутренний стандарт (5 мкг метилундеканоата). Затем образец нагревали при 90 °С в течение часа. Далее проводили экстракцию 700 мкл гексана (тремя порциями). Объем отобранной гексановой фракции концентрировали отдувкой растворителя до объема около 50 мкл. Полученную пробу, содержащую жирные кислоты в виде метиловых эфиров, использовали для анализа. Анализ проводили на хроматомасс-спектрометре Agilent 7000В (США). Объем пробы 2 мкл, ввод без деления потока. Колонка: ZB-WAX, 30 м × 0,25 мм × 0,25 мкм. Условия хроматографирования: Oven Program при 100 °С от 0 мин, затем нагрев со скоростью 7 °С/мин до 260 °С – 10 мин, скорость потока – 1,2 мл/мин. Идентификацию осуществляли по масс-спектрам (библиотека масс-спектров NIST 02.L) и индексам удерживания. Расчет массового содержания метиловых эфиров кислот производили относительно известного количества метилундеканоата (внутренний стандарт). Калибровка выполнена с использованием стандартных образцов (Sigma-Aldrich), состоящих из цепей различной длины и насыщенности (8:0, 16:0, 8:1, 20:4, 22:6). Все измерения проведены в трехкратной биологической и

трехкратной аналитической повторностях; в таблицах приведены средние. Полученные результаты обработаны статистически – достоверность отличий по сравнению с контролем находили по *F*-критерию при уровне значимости 0,05 (в таблицах достоверные различия обозначены знаком *).

Результаты и обсуждение

Исследование биохимических изменений, происходящих при действии ЭМП СВЧ на растение, позволяет понять механизмы электрофизического воздействия на живые организмы. В недавних исследованиях показано влияние электромагнитного поля в микроволновом диапазоне на кластеры воды и полимеров, с последующей возможной деструкцией полимерной цепи [11] – подобные процессы могут протекать и в живых системах. С другой стороны, накопление длинноцепочечных ЖК имеет решающее значение для многих биологических процессов в растениях и формирует их адаптационные возможности [12]. Жирные кислоты в составе липидов являются основными структурными компонентами клеточных мембран клетки, при этом они не только выполняют структурную функцию, но и активно регулируют различные биологические процессы, в частности, за счет координирующей роли в ориентации и взаимодействии белков [13].

В нашей работе обработка семян ячменя в течение 11 с при выбранном режиме стимулирует рост и развитие растений. Известно, что вода является средой, с помощью которой микроволновая энергия переходит в тепловую, а полисахариды обладают диэлектрической дисперсией, следовательно, именно вода является посредником передачи тепловой энергии биологической системе [11].

Результаты исследований жирнокислотного состава надземной и подземной частей проростков ячменя, а также эндосперма и оболочек зерновки после обработки семян ЭМП СВЧ представлены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Профиль высших жирных кислот в листьях и корнях проростков ячменя после обработки ЭМП СВЧ, %

Жирная кислота	Листья		Корни	
	контроль	ЭМП СВЧ	контроль	ЭМП СВЧ
1	2	3	4	5
Насыщенные				
Миристиновая C14:0	1,675	1,518	2,076	1,039
Пентадекановая C15:0	0,824	1,113*	1,242	1,055*
Пальмитиновая C16:0	45,127	21,252*	40,280	52,652*
Маргариновая C17:0	0,374	0,477*	0,432	0,271*
Стеариновая C18:0	5,216	5,568	13,627	4,845
Арахидиновая C20:0	3,190	3,935*	1,972	2,093
Бегеновая C22:0	5,314	7,181	4,474	5,311
Трикозановая C23:0	–	0,893*	0,923	0,964
Лигноцерининовая C24:0	4,924	6,551	8,475	12,232

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
Гексакозановая C26:0	7,348	20,357	3,384	2,859
9-метил тетрадекановая Me 9-C14:0	0,174	0,328	0,224	0,211
Сумма насыщенных ЖК	74,166	69,173	77,109	83,532
Мононенасыщенные				
Миристолеиновая C14:1	0,254	0,586	–	0,225
Пальмитолеиновая C16:1	2,824	3,112	3,052	0,754
Гептадекамоноеновая C17:1	0,205	0,312*	0,209	0,423*
Олеиновая 18:1	6,394	6,982	5,298	7,101
Эйкозеновая C20:1	–	0,655*	0,361	0,543
Ацетэруковая C24:1	0,528	0,774	–	0,724
Полиненасыщенные				
Линолевая C18:2	7,756	8,532	10,935	5,191
Изомер линолевой кислоты C18:2	–	0,454	–	0,438
Линоленовая C18:3	7,873	9,420	3,036	1,069
Сумма ненасыщенных ЖК	25,834	30,827	22,891	16,468

Примечание. * Различия достоверны при $p \leq 0,05$.

Таблица 2

Профиль высших жирных кислот в эндосперме и оболочке зерновки проростков ячменя после обработки ЭМП СВЧ, %

Жирная кислота	Эндосперм		Оболочка	
	контроль	ЭМП СВЧ	контроль	ЭМП СВЧ
1	2	3	4	5
Насыщенные				
Миристиновая (C14:0)	0,341	0,268	0,590	0,478
Пентадекановая (C15:0)	0,093	0,126*	0,213	0,151*
Пальмитиновая (C16:0)	42,079	0,410*	35,126	30,644
Маргариновая (C17:0)	0,098	–	–	0,098
Стеариновая (C18:0)	5,253	5,679	1,887	1,754
Арахидиновая (C20:0)	0,197	0,347	0,343	0,468*
Генэйкозановая (C21:0)	0,021	–	–	0,051
Бегеновая (C22:0)	0,438	0,347	0,390	0,843*
Трикозановая (C23:0)	0,066	1,149*	0,118	0,162*
Лигноцериновая (C24:0)	0,574	0,126*	0,390	0,668
Гексакозановая (C26:0)	0,215	0,535	0,189	0,304
9-метил тетрадекановая (Me 9-C14:0)	0,015	0,048	0,024	0,025
Сумма насыщенных ЖК	49,390	9,035	39,270	35,646

1	2	3	4	5
Мононенасыщенные				
Миристолеиновая С14:1	–	0,032	0,036	0,035
Пальмитолеиновая С16:1	0,453	4,373*	0,272	0,320
Олеиновая 18:1	4,031	83,271	9,295	11,414*
Эйкозеновая С20:1	0,162	0,048	0,284	0,360
Ацетэруковая С24:1	0,106	1,258	–	0,209
Полиненасыщенные				
Линолевая С18:2	44,936	1,479	49,651	50,184
Эйкозодиеновая С20:2	–	0,079	–	0,110
Линоленовая С18:3	0,922	0,425	1,192	1,722
Сумма ненасыщенных ЖК	50,610	90,965	60,730	64,354

Примечание. * Различия достоверны при $p \leq 0,05$.

Несмотря на большое разнообразие идентифицируемых ЖК, лишь немногие из них играют ключевую роль в обмене веществ, что выражается в их процентном содержании. В растущих органах проростка (листья и корни) наибольшее содержание (более 5 %) отмечается для таких насыщенных жирных кислот, как пальмитиновая, стеариновая, бегеновая и лигноцериновая, однако в эндосперме и оболочках зерновки число значимых ЖК существенно снижается – к ним можно отнести лишь пальмитиновую и стеариновую кислоты. Из ненасыщенных ЖК преобладают олеиновая и линолевая кислоты – эта тенденция характерна для всех изучаемых органов проростка.

Жирнокислотный профиль липидов листьев и корней имеет насыщенный характер, а эндосперма и оболочки – ненасыщенный, причем в опытном варианте степень ненасыщенности растет. Прибавка к контролю непредельных ЖК в эндосперме составила 79,7 и 6,0 % в оболочке. Среди ненасыщенных жирных кислот максимального содержания достигает линолевая кислота (С18:2), играющая существенную роль в обменных процессах.

Электромагнитное поле оказывает существенное влияние на концентрацию отдельных жирных кислот в анатомических частях проростков ячменя. В листьях содержание пальмитиновой кислоты снижалось на 52,9 % относительно контроля. В то же время в этом органе происходит увеличение концентрации таких насыщенных жирных кислот, как бегеновой (С22:0) на 35,1 %, лигноцериновой (С24:0) – на 33,0 %, стеариновой (С18:0) – на 6,7 %, по сравнению с контрольными значениями. Помимо этих жирных кислот обнаружено существенное увеличение концентрации гексакозановой (С26:0) – в 2,8 раза.

Под влиянием ЭМП СВЧ в разных органах проростков ячменя отмечен биосинтез *de novo* целого ряда жирных кислот, как предельных, так и непредельных: трикозановой, эйкозеновой, изомера линолевой кислоты (в листьях), миристолеиновой, ацетэруковой и изомера линолевой кислоты (в корнях), миристолеиновой, эйкозодиеновой (в эндосперме), маргариновой, генэйкозановой, ацетэруковой, эйкозодиеновой кислот (в оболочках).

После воздействия ЭМП СВЧ усиливается образование длинноцепочечных ЖК. Известно, что удлинение углеводородной цепи происходит при участии ферментов элонгаз [14]. Можно предположить, что ЭМП СВЧ стимулирует активность этого фермента, что приводит к повышению содержания длинноцепочечных насыщенных жирных кислот.

Под влиянием электромагнитных полей выявлено накопление в значимых концентрациях ненасыщенных жирных кислот в листьях на 19,3 %, в эндосперме – на 79,7 %, в корнях – на 28,1 %, в оболочках – на 6,0 %, по сравнению с необработанными проростками.

Значительные биохимические изменения происходят в эндосперме. Из мононенасыщенных увеличивается содержание олеиновой кислоты в 20,7 раза, пальмитолеиновой – в 9,7 раза, ацетэруковой – в 11,9 раза, из полиненасыщенных значительно изменяется линолевая: ее содержание снизилось в 30,4 раза по сравнению с контрольным вариантом.

Физические свойства мембран определяются соотношением между насыщенными и ненасыщенными жирными кислотами в составе липидов, составляющих мембраны. Например, степень ненасыщенности меняется в процессе закаливания озимых культур к морозу [15]. Между увеличением длины цепи ЖК, ростом ненасыщенности и увеличением температуры точки плавления липидов зафиксирована прямая взаимосвязь. Анализ полученных результатов позволяет сделать заключение о влиянии ЭМП СВЧ на повышение активности ферментов десатураз. Видимо, изменение концентрации высших ЖК под влиянием электромагнитных полей сверхвысокой частоты является следствием метаболической саморегуляции, в результате которой при уменьшении суммы насыщенных высших жирных кислот увеличивается сумма ненасыщенных жирных кислот, и наоборот. Так, сумма предельных ЖК уменьшается у опытных растений, по сравнению с контрольными, в следующих органах: в листьях – на 6,7 %, в эндосперме – в 5,5 раза, в оболочках – на 9,2 %; в корнях, напротив, увеличивается на 8,3 %.

Если до обработки электромагнитным полем сумма насыщенных высших жирных карбоновых кислот в листьях составляла 74,166 %, а ненасыщенных – 25,834 %, то после воздействия микроволнами доля насыщенных ЖК уменьшилась на 6,7 % и увеличилась сумма ненасыщенных на 19,3 %. Обратная ситуация наблюдалась в корнях проростков ячменя. В контроле суммы насыщенных и ненасыщенных ЖК находились примерно на том же уровне, что и в листьях (77,109 и 22,891 % соответственно), однако после облучения микроволнами содержание насыщенных ЖК увеличилось на 8,3 %, а ненасыщенных уменьшилось на 28,1 %.

В работе зарегистрировано резкое повышение содержания в листьях гексаказановой жирной кислоты (в 2,8 раза), миристолеиновой (в 2,3 раза) и снижение пальмитиновой кислоты (в 2,1 раза) после обработки ЭМП СВЧ. В корнях в отличие от надземной части проростков наблюдается уменьшение количества миристиновой (в 2,0 раза), стеариновой (в 2,8 раза), пальмитолеиновой (в 4,0 раза), линолевой (в 2,1 раза) и линоленовой (в 2,9 раза) кислот и увеличение гептадекамоноеновой кислоты (в 2,0 раза). Этот факт, а также снижение суммы ненасыщенных ЖК подчеркивают разную роль ассимилирующей и всасывающей систем проростка ячменя в реализации адаптивных процессов в ответ на воздействие ЭМП СВЧ на семя. Изменение пропорции

между содержанием предельных и непредельных жирных кислот в корнях проростка при действии ЭМП СВЧ на семя может являться результатом деградации полиненасыщенных ЖК. В свою очередь, данный факт можно объяснить развитием окислительного стресса в результате перекисного окисления липидов и низкой эффективностью антиоксидантной системы. Можно предположить, что изменение в содержании длинноцепочечных жирных кислот формирует ответную реакцию на микроволновое воздействие.

Считается, что ЖК с нечетным числом атомов редко встречаются в мире эукариот и являются в основном принадлежностью бактерий [16]. Однако многочисленные работы свидетельствуют об обратном [17]. Так, например, в муке, полученной из семян гнетума, обнаружены такие жирные кислоты, как тридекановая (C13:0), пентадекановая (C15:0), гептадекановая (C17:0), генейкозановая кислота (C21:0) и трикозановая (C23:0). В нашей работе также идентифицированы почти все эти жирные кислоты, за исключением тридекановой. Также необходимо отметить наличие ненасыщенной кислоты с одной двойной связью – гептадекамоноеновой (C17:1), присутствующей только в развивающихся частях проростка – его надземной и подземной части. Однако в эндосперме и оболочках присутствует такой представитель ЖК с нечетным числом углеродных атомов, как генэйкозановая кислота, отсутствующая в листьях и корнях.

Количественный и качественный состав ЖК с нечетным числом атомов углерода зависит как от органа проростков, так и влияния ЭМП СВЧ. Так, максимальное содержание среди ЖК с нечетным числом атомов отмечено для пентадекановой кислоты (C15:0), детектированной в экстракте корней проростка ячменя, ее количество составляет 1,242 %. Минимальное содержание среди ЖК этой группы зафиксировано для генэйкозановой кислоты, значения которой колеблются в пределах 0,021–0,051 %. Разница между контрольными и опытными вариантами по количеству ЖК с нечетным числом атомов составляет для разных ЖК от 4,4 % (трикозановая кислота в корнях) до двукратного увеличения (гептадекамоноеновая кислота в корнях); другие варианты колеблются от 15,1 % (пентадекановая кислота в корнях) до 52,2 % (гептадекамоноеновая кислота в листьях). Обработка семян ячменя электромагнитным полем СВЧ приводит к преимущественному увеличению ЖК с нечетным числом атомов (в листьях и оболочках проростка) либо к разнонаправленным процессам распада-накопления (в корнях и эндосперме).

Заключение

Электромагнитное поле оказывает существенное влияние на качественный и количественный состав высших жирных кислот в анатомических частях проростков ячменя. После СВЧ-обработки отмечен биосинтез *de novo* целого ряда жирных кислот, как предельных, так и непредельных: в листьях – трикозановой (C23:0), эйкозеновой кислот (C20:1), изомера линолевой кислоты (C18:2); в корнях – миристолеиновой (C14:1), ацетэруковой кислот (C24:1) и изомера линолевой кислоты (C18:2); в эндосперме – миристолеиновой (C14:1) и эйкозодиеновой (C20:2) кислот; в оболочках – маргариновой (C17:0), генэйкозановой (C21:0), ацетэруковой (C24:1), эйкозодиеновой (C20:2) кислот. Отмечается резкое повышение содержания в листьях гексакозановой жирной кислоты (в 2,8 раза), миристолеиновой (в 2,3 раза) и снижение пальмитино-

вой кислоты (в 2,1 раза) после обработки ЭМП СВЧ. В корнях наблюдается уменьшение количества миристиновой (в 2,0 раза), стеариновой (в 2,8 раза), пальмитолеиновой (в 4,0 раза), линолевой (в 2,1 раза) и линоленовой (в 2,9 раза) кислот и увеличение гептадекамоноеновой кислоты (в 2,0 раза).

ЭМП СВЧ приводит к увеличению концентраций ненасыщенных жирных кислот в листьях на 19,3 %, в эндосперме – на 79,7 %, в корнях – на 28,1 %, в оболочках – на 6,0 %, по сравнению с контрольным вариантом.

В проростках ячменя обнаружены такие насыщенные жирные кислоты, как пентадекановая (C15:0), маргариновая (C17:0), генэйкозановая (C21:0), трикозановая (C23:0) кислоты; зарегистрирован представитель непредельных жирных кислот с нечетным числом атомов – гептадекамоноеновая (C17:1) кислота.

Таким образом, исследование влияния ЭМП СВЧ на профиль жирных кислот позволило получить новые сведения об эффектах влияния данного электрофизического фактора на семена злаков и изменения, сопровождающие их прорастание. Определение общего количества насыщенных и ненасыщенных жирных кислот, а также изменение концентрации индивидуальных кислот позволяет предположить важную роль этих высокомолекулярных соединений в защитных механизмах растительной клетки в ответ на электромагнитное воздействие. Определение жирных кислот может быть полезным при контроле воздействия микроволн на живые организмы.

Библиографический список

1. **Рогожин, В. В.** Физиолого-биохимические механизмы прорастания зерновок пшеницы / В. В. Рогожин, Т. В. Рогожина // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2011. – № 8 (82). – С. 17–21.
2. **Исаев, А. В.** Исследование влияния степени неравномерности нагрева семян рапса в электромагнитном поле сверхвысокой частоты на их энергию прорастания и всхожесть / А. В. Исаев, А. В. Бастрон, В. С. Яхонтова // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 4 (115). – С. 131–137.
3. **Bove, J.** Functional genomics in the study of seed germination / J. Bove, M. Jullien, P. Grappin // Genome Biol. – 2011. – Vol. 3. – P. 1002–1005. – DOI 10.1186/gb-2001-3-1-reviews1002.
4. **Обручева, Н. В.** Переход от гормональной к негормональной регуляции на примере выхода семян из покоя и запуска прорастания / Н. В. Обручева // Физиология растений. – 2012. – № 4. – С. 591–600.
5. **Kan, A.** Characterization of the Fatty Acid and Mineral Compositions of Selected Cereal Cultivars from Turkey / A. Kan // Rec. Nat. Prod. – 2015. – Vol. 9. – P. 124–134.
6. **Ostermann, A. I.** Determining the fatty acid composition in plasma and tissues as fatty acid methyl esters by gas chromatography – A comparison of different derivatization and extraction procedures / A. I. Ostermann, M. Müller, I. Willenberg, N. H. Schebb // Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids. – 2014. – Vol. 91. – P. 235–241. – DOI 10.1016/j.plefa.2014.10.002.
7. **Соболева, О. М.** Динамика численности микроорганизмов на поверхности зерновок ржи и ячменя после электромагнитной обработки / О. М. Соболева // Достижения науки и техники АПК. – 2018. – Т. 32, № 9. – С. 21–23. – DOI 10.24411/0235-2451-2018-10905.
8. Electrolyte leakage and fatty acid changing associated with seed germination in accelerated aging sweet pepper seeds / P. Kaewnareea, S. Vichitphan, P. Klanrit, B. Siri, K. Vichitphan // Journal of Biotechnology. – 2008. – Vol. 136. – P. 147–169.

9. **Nosenko, T.** Effect of rape seeds microwave pretreatment on the composition and antioxidative properties of press rape oil / T. Nosenko, I. Levchuk, V. Nosenko, T. Koroluk // *Ukrainian Food Journal*. – 2016. – Vol. 5. – P. 7–15.
10. **Захарова, Ю. В.** Хроматографический анализ жирных кислот клеточных стенок бифидобактерий с различной гидрофобностью / Ю. В. Захарова, А. С. Сухих // Сорбционные и хроматографические процессы. – 2015. – Т. 15, № 6. – С. 776–783.
11. О возможном механизме воздействия микроволнового излучения на биологические макромолекулы / В. Н. Никифоров, А. В. Иванов, Е. К. Иванова, К. П. Тамапов, Б. Л. Оксенгендлер // *Биофизика*. – 2016. – Т. 61, № 2. – С. 255–258.
12. **Raffaele, S.** Very long chain fatty acid and lipid signaling in the response of plants to pathogens / S. Raffaele, A. Leger, D. Roby // *Plant Signal Behav.* – 2009. – Vol. 4. – P. 94–99. – DOI 10.4161/psb.4.2.7580.
13. **Owen, D. M.** Sub-resolution lipid domains exist in the plasma membrane and regulate protein diffusion and distribution / D. M. Owen, D. J. Williamson, A. Magenau, K. Gaus // *Nature communications*. – 2012. – Т. 3. – P. 1256. – DOI 10.1038/ncomms2273.
14. **Гладышев, М. И.** Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека / М. И. Гладышев // *Journal of Siberian Federal University. Biology*. – 2012. – Т. 5, № 4. – С. 352–386.
15. **Новиков, Н. Н.** Формирование качества зерна хлебопекарной пшеницы при выращивании на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве / Н. Н. Новиков // *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. – 2010. – № 1. – С. 59–72.
16. **Řezanka, T.** Odd-numbered very-long-chain fatty acids from the microbial, animal and plant kingdoms / T. Řezanka, K. Sigler // *Progress in lipid research*. – 2009. – Т. 48, № 3–4. – P. 206–238. – DOI 10.1016/j.plipres.2009.03.003.
17. **Bhat, R.** Evaluating belinjau (*Gnetum gnemon* L.) seed flour quality as a base for development of novel food products and food formulations / R. Bhat, N. B. Yahya // *Food chemistry*. – 2014. – Т. 156. – P. 42–49. – DOI 10.1016/j.foodchem.2014.01.063.

References

1. Rogozhin V. V., Rogozhina T. V. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of Altai State Agrarian University]. 2011, no. 8 (82), pp. 17–21. [In Russian]
2. Isaev A. V., Bastron A. V., Yakhontova V. S. *Vestnik KrasGAU* [Bulletin of Krasnoyarsk State Agrarian University]. 2016, no. 4 (115), pp. 131–137. [In Russian]
3. Bove J., Jullien M., Grappin P. *Genome Biol.* 2011, vol. 3, p. 1002–1005. DOI 10.1186/gb-2001-3-1-reviews1002.
4. Obrucheva N. V. *Fiziologiya rasteniy* [Physiology of plants]. 2012, no. 4, pp. 591–600. [In Russian]
5. Kan A. *Rec. Nat. Prod.* 2015, vol. 9, pp. 124–134.
6. Ostermann A. I., Müller M., Willenberg I., Schebb N. H. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*. 2014, vol. 91, pp. 235–241. DOI 10.1016/j.plefa.2014.10.002.
7. Soboleva O. M. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* [Achievements of science and agribusiness technology]. 2018, vol. 32, no. 9, pp. 21–23. DOI 10.24411/0235-2451-2018-10905. [In Russian]
8. Kaewnareea P., Vichitphan S., Klanrit P., Siri B., Vichitphan K. *Journal of Biotechnology*. 2008, vol. 136, pp. 147–169.
9. Nosenko T., Levchuk I., Nosenko V., Koroluk T. *Ukrainian Food Journal*. 2016, vol. 5, pp. 7–15.
10. Zakharova Yu. V., Sukhikh A. S. *Sorbtsionnye i khromatograficheskie protsessy* [Sorption and chromatographic processes]. 2015, vol. 15, no. 6, pp. 776–783. [In Russian]

11. Nikiforov V. N., Ivanov A. V., Ivanova E. K., Tamarov K. P., Oksengendler B. L. *Biofizika* [Biophysics]. 2016, vol. 61, no. 2, pp. 255–258. [In Russian]
12. Raffaele S., Leger A., Roby D. *Plant Signal Behav.* 2009, vol. 4, pp. 94–99. DOI 10.4161/psb.4.2.7580.
13. Owen D. M., Williamson D. J., Magenau A., Gaus K. *Nature communications.* 2012, vol. 3, p. 1256. DOI 10.1038/ncomms2273.
14. Gladyshev M. I. *Journal of Siberian Federal University. Biology.* 2012, vol. 5, no. 4, pp. 352–386.
15. Novikov N. N. *Izvestiya Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* [Proceedings of Moscow Timiryazev Agrarian Academy]. 2010, no. 1, pp. 59–72. [In Russian]
16. Řezanka T., Sigler K. *Progress in lipid research.* 2009, vol. 48, no. 3–4, pp. 206–238. DOI 10.1016/j.plipres.2009.03.003.
17. Bhat R., Yahya N. B. *Food chemistry.* 2014, vol. 156, pp. 42–49. DOI 10.1016/j.foodchem.2014.01.063.

Соболева Ольга Михайловна

кандидат биологических наук, доцент, кафедра микробиологии, иммунологии и вирусологии, Кемеровский государственный медицинский университет (Россия, г. Кемерово, ул. Ворошилова, 22А)

E-mail: meer@yandex.ru

Soboleva Ol'ga Mikhailovna

Candidate of biological sciences, associate professor, sub-department of microbiology, immunology and virology, Kemerovo State Medical University (22A, Voroshilova street, Kemerovo, Russia)

Кондратенко Екатерина Петровна

доктор сельскохозяйственных наук, профессор, кафедра агрономии, селекции и семеноводства, Кузбасская государственная сельскохозяйственная академия (Россия, г. Кемерово, ул. Марковцева, 5)

E-mail: meer@yandex.ru

Kondratenko Ekaterina Petrovna

Doctor of agricultural sciences, professor, sub-department of agronomy, breeding and seed production, Kuzbass State Agricultural Academy (5, Markovtseva street, Kemerovo, Russia)

Сухих Андрей Сергеевич

кандидат фармацевтических наук, доцент, старший научный сотрудник, Центральная научно-исследовательская лаборатория, Кемеровский государственный медицинский университет (Россия, г. Кемерово, ул. Ворошилова, 22А)

E-mail: Suhih_as@list.ru

Sukhikh Andrey Sergeevich

Candidate of pharmaceutical sciences, associate professor, senior researcher, Central research laboratory, Kemerovo State Medical University (22A, Voroshilova street, Kemerovo, Russia)

Образец цитирования:

Соболева, О. М. Профиль высших жирных кислот проростков ячменя после обработки электромагнитными волнами сверхвысокочастотного диапазона / О. М. Соболева, Е. П. Кондратенко, А. С. Сухих // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 5–15. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-1.

ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ, РОСТОВЫЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ И ЯЧМЕНЯ

Аннотация.

Актуальность и цели. Реализация генетической программы развития в растительном организме осуществляется через множественные коррелятивные связи между физиолого-биохимическими процессами и органами, которые обеспечивают экологическую адаптацию и реализацию эпигенетических функций организма. Активизация морфофизиологических функций посредством внешнего воздействия на растительные организмы может оказать существенное влияние на показатели их конечной продуктивности. Цель исследований состояла в изучении влияния синтетических регуляторов роста при предпосевной обработке семян на активизацию физиолого-биохимических, ростовых и формообразовательных процессов в онтогенезе растений яровой мягкой пшеницы и ячменя в почвенно-климатических условиях Пензенской области.

Материалы и методы. Объекты исследований – яровая мягкая пшеница, сорт Экада 113, яровой ячмень, сорт Сурский фаворит. В качестве регуляторов роста использованы препараты в концентрациях: рибав-Экстра – 0,3 мл/л, эпин-Экстра – 0,5 мл/л, мивал-Агро – 0,5 г/л, крезацин – 1,0 мл/л. В лабораторных исследованиях изучены активность гидролитических ферментов в семенах при прорастании, энергия прорастания и лабораторная всхожесть семян. В полевых опытах проведен анализ динамики формирования листовой поверхности, сырой массы и воздушно-сухого вещества одного растения, а также чистой продуктивности фотосинтеза, фотосинтетического потенциала в агроценозе.

Результаты. Обработка семян пшеницы и ячменя регуляторами роста вызывает активацию метаболических процессов при прорастании семян, которая регистрируется данными суммарной активности α - и β -амилаз, что соответствует повышению энергии прорастания и лабораторной всхожести. В среднем за два года исследований ассимиляционная поверхность листьев одного растения пшеницы была сформирована в пределах от 61,40 до 94,67 см², ячменя – от 52,23 до 81,27 см². При использовании регуляторов роста она возрастала на 41,7–54,2 и 52,8–55,6 % соответственно (фаза колошения). Максимальные значения сырой массы на обеих культурах отмечены в фазу колошения, воздушно-сухого вещества – в фазу молочной спелости. Фотосинтетический потенциал растений пшеницы составлял от 1221,15 тыс. до 2073,67 тыс. м²/га, ячменя – от 1058,71 тыс. до 1808,31 тыс. м²/га. Под действием регуляторов роста он увеличивался на 50,6–69,8 % (пшеница) и на 65,6–70,8 % (ячмень). Чистая продуктивность фотосинтеза составляла по вариантам опыта 4,91–7,80 г/м² · сутки.

Выводы. Экспериментально подтверждено изменение ростовых и фотосинтетических функций в онтогенезе растений яровой мягкой пшеницы Экада 113

и ячменя Сурский фаворит при предпосевной обработке семян регуляторами роста рибав-Экстра, мивал-Агро и крезацин.

Ключевые слова: регуляторы роста, суммарная активность α - и β -амилаз, энергия прорастания, лабораторная всхожесть, площадь листовой поверхности, сырая масса, фотосинтетический потенциал, чистая продуктивность фотосинтеза.

G. A. Karpova, D. G. Teplitskaya

THE INFLUENCE OF PRE-SEEDING GROWTH-REGULATING CHEMICAL TREATMENT ON PHYSIOLOGICAL AND GROWTH PROCESSES OF SOFT SPRING WHEAT AND BARLEY PLANTS ONTOGENESIS

Abstract.

Background. The implementation of the program of genetic development of any plant is performed through multiple ties between physiological and biochemical processes and different organs that ensure their interaction, ecological adaptation as well as the implementation of epigenetic functions. The activation of morpho-physiological functions of a plant applying external stimulation may have a significant impact on their productivity. The aim of the research is to study the impact of synthetic growth regulators on soft spring wheat and barley plants growth and biochemical processes under pre-seeding growth-regulating chemical treatment in Penza region.

Materials and methods. The objects of the research are the plants of soft spring wheat Ekada 113 and spring barley Surskiy favorit. The following growth regulators were used (the concentration is also stated): ribav-Extra – 0,3 ml/l, epin-Extra – 0,5 ml/l, mival-Agro – 0,5 g/l, Crezacin – 1,0 ml/l. The strength of the hydrolytic enzymes in the seed during the process of germination, the process itself and seed germination capacity were studied under laboratory conditions. As for field experiments, here the research dealt with the analysis of the process of the formation of the leaf surface, wet weight and air-dry item of a single plant as well as pure photosynthetic potential in agrocenosis.

Results. The treatment of wheat and barley seeds with growth regulators causes the activation of metabolic processes during seed germination, which is marked by the data on total activity of α - and β -amylases, which corresponds to an increase in germination energy (by 6,90–8,34 and 6,50–8,85 % respectively) and laboratory germination (6,95–10,45 and 10,60–13,40 % respectively). On average, during a two-year research the assimilation surface of leaves of wheat plant was formed in the range from 61,40 to 94,67 cm², barley plant – from 52,23 to 81,27 cm². When using growth regulators in a panicle stage, it increased by 41,7–54,2 and 52,8–55,6 % respectively. Maximum values of wet weight of both plants were noted during the panicle stage and of dry-air item during the milky stage. In the experimental variants, the indicators increased by 6,3–53,2 and 14,9–44,6 %. Photosynthetic potential of wheat plants ranged from 1221,15 thousand to 2073,67 thousand m²/ha and from 1058,71 thousand to 1808,31 thousand m²/ha for barley plants. Under the influence of growth regulators, it increased by 50,6–69,8 % (wheat) and by 65,6–70,8 % (barley). According to the experiment the net productive capacity of photosynthesis was 4,91–7,80 g/m² per day.

Conclusions. The experiment proved the presence of changes in growth and photosynthetic functions of soft spring wheat Ekada 113 plants and barley Surskiy favo-

rit plants under pre-seeding growth-regulating chemical treatment using ribav-Extra, mival-Agro and Crezacin during ontogenesis.

Keywords: growth regulators, total activity of α - and β -amylases, germination energy, laboratory germination, leaf surface area, wet weight, photosynthetic potential, net photosynthesis productivity.

Введение

Потенциальная продуктивность современных сортов зерновых культур в значительной степени детерминирована геномом.

В современной физиологии проблема роста растений является одной из центральных, так как рост представляется ведущим процессом в реализации наследственной программы организма, обеспечивая его морфо- и онтогенез [1].

Изучение физиологических основ формирования продуктивности зерновых культур в условиях почвенно-климатической зоны конкретного региона при использовании регуляторов роста может послужить теоретической основой интенсификации сельскохозяйственного производства данного региона. Сведения о положительном влиянии регуляторов роста на биологическую и хозяйственную продуктивность зерновых культур в литературе имеются. Однако полученные результаты, как правило, специфичны, т.е. имеют различную степень проявления в разных климатических условиях и на различных культурах.

Детальное изучение процессов роста и развития растений при использовании природных и синтетических регуляторов роста позволит целенаправленно и эффективно применять данные препараты для управления онтогенезом растений.

Материалы и методы

Для решения поставленных задач проводили лабораторные опыты на базе кафедры «Общая биология и биохимия» ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» и закладка полевых опытов на коллекционном участке ФГБОУ ВО «Пензенский ГАУ» в 2017–2018 гг.

Объекты исследований:

– яровая мягкая пшеница, сорт Экада 113. Сорт среднепоздний, районирован в Пензенской области. Vegetационный период – 75–89 дней. Средняя урожайность в Средневолжском регионе составляет 22,8 ц/га;

– яровой ячмень, сорт Сурский фаворит. Сорт среднеспелый, районирован в Пензенской области. Vegetационный период – 67–84 дня. Средняя урожайность в регионе – 25,9 ц/га.

В качестве регуляторов роста использовали препараты в соответствующих концентрациях: рибав-Экстра – 0,3 мл/л, эпин-Экстра – 0,5 мл/л, мивал-Агро – 0,5 г/л, крезацин – 1,0 мл/л.

Лабораторный эксперимент включал в себя проведение и анализ всех изучаемых параметров в 3-кратной повторности. Выборочная повторность в опытах составляла от 10 до 100 единиц изучаемых растений. В полевых условиях наблюдения, учет и анализ проводили по основным фазам развития растений в течение вегетационного периода [2].

Закладка полевых мелкоделяночных опытов проводилась методом рендомизации, при учетной площади делянки 1 м^2 , посевной площади – $1,5 \text{ м}^2$. В опыте соблюдалась четырехкратная повторность.

Лабораторные исследования включали в себя изучение и анализ следующих показателей: активность гидролитических ферментов в семенах при прорастании, энергия прорастания, лабораторная всхожесть. Полевые исследования были направлены на изучение и анализ площади листовой поверхности одного растения, сырой массы и воздушно-сухого вещества одного растения, чистой продуктивности фотосинтеза, фотосинтетического потенциала в агроценозе. Все учеты и анализы проведены согласно общепринятым методикам [3]. Достоверность полученных данных подтверждена результатами статистической обработки [2].

Результаты и обсуждения

Прорастание семян пшеницы и ячменя осуществляется в результате гипогейального прорастания путем растяжения клеток зародышевого корня. Физиологические процессы, определяющие инициацию прорастания, начинаются в самих осевых органах зародыша [4]. В первую очередь происходит активация дыхания на фоне повышающейся активации митохондриальных ферментов. Структурные изменения митохондрий обеспечивают высокую интенсивность работы дыхательной цепи, способную удовлетворить потребности активно растущих клеток зародыша. Однако для осуществления дыхания необходим материальный субстрат, которым являются запасные питательные вещества семени. Быстрая мобилизация питательных веществ семени может оказать непосредственное влияние на активацию прорастания.

В результате проведенных исследований на семенах пшеницы и ячменя при использовании регуляторов роста было установлено изменение активности гидролитических ферментов (суммарная активность α - и β -амилаз).

Измерения, проводимые в течение 72 ч, показали, что суммарная активность гидролитических ферментов возрастает во временном интервале от 24 к 72 ч по всем вариантам опыта, включая контроль. Максимальные значения зафиксированы через 72 ч от начала эксперимента. Под действием регуляторов роста происходит увеличение изучаемого показателя на 16,4–42,4 % в семенах пшеницы и на 21,7–47,5 % в семенах ячменя. На обеих культурах максимальные значения суммарной активности α - и β -амилаз отмечены в вариантах с рибавом-Экстра и крезацином.

Через 72 ч от момента прорастания у злаковых культур отмечается такой важный показатель, как энергия прорастания, которая наряду с лабораторной всхожестью относится к показателям посевных качеств семян.

В результате проведенных исследований установлено повышение энергии прорастания и лабораторной всхожести семян, обработанных регуляторами роста (табл. 1).

Обработка семян эпином-Экстра и мивалом-Агро не оказала влияния на посевные качества семян изучаемых культур. Регистрируемые значения в данных вариантах незначительно повышали изучаемые показатели, однако результаты статистически не были достоверны ($P > 0,05$). В вариантах с рибавом-Экстра энергия прорастания и лабораторная всхожесть увеличивались на пшенице и ячмене на 10,30–10,45 и 8,85–13,40 % соответственно ($P < 0,05$).

Крезацин способствовал увеличению данных значений на 6,90–6,95 и 6,50–10,60 % соответственно ($P < 0,05$).

Таблица 1

Энергия прорастания и лабораторная всхожесть семян пшеницы Экада 113, ячменя Сурский фаворит (2017–2018 гг.)

Вариант	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
яровая мягкая пшеница Экада 113		
Контроль (обработка семян водой)	81,00	86,25
Рибав-Экстра	89,34	96,70
Эпин-Экстра	80,75	86,75
Мивал-Агро	81,12	87,66
Крезацин	87,90	93,20
яровой ячмень Сурский фаворит		
Контроль (обработка семян водой)	82,50	83,75
Рибав-Экстра	91,35	97,15
Эпин-Экстра	80,50	84,00
Мивал-Агро	83,14	85,45
Крезацин	89,00	94,35

Регистрация линейных, объемных и весовых показателей роста в течение вегетации дает возможность оценить степень воздействия внешних факторов на организм в целом и спрогнозировать возможный урожай в конкретных агроклиматических условиях. Наиболее значимыми с этой точки зрения являются показатели листовой поверхности, сырой массы и накопления воздушно-сухого вещества одного растения.

Формирование ассимиляционного аппарата растений пшеницы и ячменя в течение вегетационного периода идет поступательно до фазы колошения или цветения. Динамика нарастания листовой поверхности в значительной степени определяется температурным фактором и влагообеспеченностью. Поэтому даже на одной культуре одного сорта она колеблется достаточно в широких пределах в зависимости от гидротермических условий года.

Так, в условиях 2017 г. листовая поверхность одного растения пшеницы в фазу колошения составила 72,40–110,02 см², ячменя – 77,26–118,39 см² по вариантам опыта. В условиях 2018 г. – 50,40–91,26 и 27,20–44,97 см² соответственно. В среднем за два года ассимиляционная поверхность листьев одного растения пшеницы была сформирована в пределах от 61,40 до 94,67 см², ячменя – от 52,23 до 81,27 см² (табл. 2).

Предпосевная обработка семян регуляторами роста в значительной степени изменяла показатели листовой поверхности. При использовании мивла-Агро площадь листьев одного растения пшеницы возрастала на 41,7 %, рибав-Экстра – на 52,2 %, крезацина – на 54,2 % (фаза колошения) ($P < 0,05$).

Листовая поверхность одного растения ячменя увеличивалась под действием рибав-Экстра на 52,8 %, крезацина – на 55,6 % ($P < 0,05$). Результаты

в других вариантах были менее значительны или находились в пределах ошибки опыта ($P > 0,05$).

Таблица 2

Площадь ассимиляционной поверхности растений
пшеницы Экада 113 и ячменя Сурский фаворит
по фазам вегетации (одно растение, см²) (2017–2018 гг.)

Вариант	Фаза кущения	Фаза выхода в трубку	Фаза колошения	Фаза молочной спелости
яровая мягкая пшеница Экада 113				
Контроль (обработка семян водой)	19,51 ± 5,28	44,22 ± 7,21	61,40 ± 6,88	37,61 ± 1,23
Рибав-Экстра	27,56 ± 7,75	71,90 ± 13,34	93,44 ± 11,96	48,37 ± 1,20
Эпин-Экстра	23,12 ± 12,80	49,67 ± 12,41	66,54 ± 11,18	39,34 ± 1,59
Мивал-Агро	32,07 ± 9,71	67,06 ± 12,01	87,01 ± 11,11	49,03 ± 1,21
Крезацин	33,32 ± 7,52	81,45 ± 13,51	94,67 ± 15,57	52,59 ± 1,24
яровой ячмень Сурский фаворит				
Контроль (обработка семян водой)	17,03 ± 1,50	37,50 ± 3,12	52,23 ± 2,50	30,59 ± 0,93
Рибав-Экстра	24,43 ± 1,14	59,27 ± 3,11	79,83 ± 4,42	35,55 ± 1,11
Эпин-Экстра	17,35 ± 1,00	43,69 ± 2,69	56,79 ± 2,58	32,96 ± 0,88
Мивал-Агро	14,12 ± 0,53	43,13 ± 1,38	56,63 ± 1,58	28,67 ± 0,71
Крезацин	28,33 ± 3,30	64,17 ± 7,39	81,27 ± 6,15	41,31 ± 0,98

Динамика накопления сырой массы одного растения пшеницы и ячменя связана с показателями формирования ассимиляционного аппарата (табл. 3). Максимальные значения по всем вариантам опыта были отмечены в фазу колошения на обеих культурах. Снижение биомассы в фазу молочной спелости закономерно в силу потери растением части листьев при переходе к формированию колоса и наливу зерна.

В среднем за два года исследований сырая масса одного растения пшеницы на контроле составила 4,53 г, ячменя – 4,55 г. Во всех опытных вариантах на ячмене изучаемый показатель достоверно увеличивался на 6,3–43,1 % ($P < 0,05$). На пшенице сырая масса одного растения в опытных вариантах возрастала на 13,5–53,2 %. По всем вариантам опыта полученные результаты были статистически достоверны ($P < 0,05$).

Накопление воздушно-сухого вещества растениями пшеницы и ячменя шло в течение всего вегетационного периода, и максимальные значения отмечались в фазу молочной спелости (табл. 4).

Прирост сухого вещества до фазы молочной спелости возможен как за счет текущего фотосинтеза в период после колошения, так и за счет реутилизации ассимилятов, накопленных растениями в биомассе до фазы колошения. С этой точки зрения активный рост листовой поверхности в первую половину вегетации может явиться предпосылкой для накопления воздушно-сухого вещества, часть из которого обязательно составит будущий урожай.

Таблица 3

Сырая масса растений пшеницы Экада 113 и ячменя Сурский фаворит по фазам вегетации (одно растение, г) (2017–2018 гг.)

Вариант	Фаза кущения	Фаза выхода в трубку	Фаза колошения	Фаза молочной спелости
яровая мягкая пшеница Экада 113				
Контроль (обработка семян водой)	1,62 ± 0,19	3,66 ± 0,05	4,53 ± 0,15	3,84 ± 0,19
Рибав-Экстра	2,32 ± 0,40	5,07 ± 0,14	6,66 ± 0,09	5,14 ± 0,22
Эпин-Экстра	2,18 ± 0,55	4,11 ± 0,11	5,14 ± 0,21	4,41 ± 0,10
Мивал-Агро	2,62 ± 0,39	5,15 ± 0,24	6,82 ± 0,24	5,42 ± 0,35
Крезацин	2,70 ± 0,33	5,56 ± 0,22	6,94 ± 0,17	5,79 ± 0,33
яровой ячмень Сурский фаворит				
Контроль (обработка семян водой)	1,41 ± 0,04	3,15 ± 0,12	4,55 ± 0,09	3,40 ± 0,21
Рибав-Экстра	1,95 ± 0,19	4,54 ± 0,10	6,47 ± 0,09	4,47 ± 0,28
Эпин-Экстра	1,55 ± 0,10	3,49 ± 0,09	4,84 ± 0,08	3,97 ± 0,12
Мивал-Агро	1,39 ± 0,15	3,55 ± 0,15	4,83 ± 0,03	3,97 ± 0,21
Крезацин	2,2 ± 0,25	4,89 ± 0,07	6,51 ± 0,13	4,76 ± 0,21

Таблица 4

Сухая масса растений пшеницы Экада 113 и ячменя Сурский фаворит по фазам вегетации (одно растение, г) (2017–2018 гг.)

Вариант	Фаза кущения	Фаза выхода в трубку	Фаза колошения	Фаза молочной спелости
яровая мягкая пшеница Экада 113				
Контроль (обработка семян водой)	0,51 ± 0,18	1,14 ± 0,11	1,33 ± 0,13	2,49 ± 0,13
Рибав-Экстра	0,81 ± 0,43	1,59 ± 0,23	1,93 ± 0,25	3,06 ± 0,09
Эпин-Экстра	0,63 ± 0,47	1,29 ± 0,21	1,52 ± 0,10	2,86 ± 0,16
Мивал-Агро	0,73 ± 0,30	1,65 ± 0,37	1,96 ± 0,25	3,25 ± 0,27
Крезацин	0,78 ± 0,30	1,97 ± 0,34	2,11 ± 0,21	3,60 ± 0,33
яровой ячмень Сурский фаворит				
Контроль (обработка семян водой)	0,43 ± 0,08	1,00 ± 0,11	1,35 ± 0,08	2,29 ± 0,27
Рибав-Экстра	0,58 ± 0,16	1,40 ± 0,18	1,84 ± 0,20	2,97 ± 0,29
Эпин-Экстра	0,46 ± 0,07	1,02 ± 0,12	1,44 ± 0,08	2,65 ± 0,12
Мивал-Агро	0,41 ± 0,11	1,05 ± 0,11	1,44 ± 0,14	2,74 ± 0,21
Крезацин	0,64 ± 0,25	1,45 ± 0,07	1,88 ± 0,16	3,10 ± 0,18

В вариантах с использованием регуляторов роста рибав-Экстра и крезацин на пшенице отмечено превышение контрольных значений на 21,7 и 44,6 % соответственно ($P < 0,05$). В вариантах с использованием эпина-Экстра и мивала-Агро изучаемый показатель увеличивался на 14,9 и 30,5 % ($P < 0,05$).

При предпосевной обработке семян ячменя регуляторами роста показатели накопления воздушно-сухого вещества во всех опытных вариантах достоверно превышали контрольные данные на 15,4–35,0 % ($P < 0,05$). Максимальные результаты фиксировались в вариантах рибав-Экстра и крезацин.

На конечный урожай любой культуры влияют три основных фактора фотосинтетической продуктивности: продолжительность работы листьев, продуктивность работы каждой единицы листовой поверхности и характер распределения ассимилятов [5].

Величина фотосинтетического потенциала (ФП) наиболее точно отражает продолжительность работы листовой поверхности в агроценозе как основного источника фотосинтеза в растениях.

В среднем за вегетацию за два года исследований величина фотосинтетического потенциала растений пшеницы составляла от 1221,15 тыс. до 2073,67 тыс. м²/га, растений ячменя – от 1058,71 тыс. до 1808,31 тыс. м²/га. Под действием регуляторов роста фотосинтетический потенциал растений пшеницы в посевах увеличивался на 50,6–69,8 %, в посевах ячменя – на 65,6–70,8 %.

Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) растений пшеницы в среднем за вегетационный период составляла 4,91–7,80 г/м²·сутки, растений ячменя – 6,72–7,80 г/м²·сутки. При этом важно отметить, что в вариантах с максимальными значениями ФП отмечались меньшие значения чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ). Полученные данные по ЧПФ в целом сочетаются с литературными данными о снижении данного показателя при мощном развитии листовой поверхности растений в силу эффекта «затенения» и отсутствия запроса на ассимиляты, который покрывается не интенсивностью процессов фотосинтеза, а формированием добавочной листовой поверхности в период вегетации под действием внешних факторов [5–7].

Таким образом, в результате лабораторных исследований было установлено, что обработка семян пшеницы и ячменя регуляторами роста вызывает активацию метаболических процессов при прорастании, которая подтверждается данными суммарной активности α - и β -амилаз, стимулирует ростовые функции проростков, что соответствует повышению энергии прорастания и лабораторной всхожести.

Эксперимент, проведенный в полевых условиях, показал, что регуляторы роста рибав-Экстра, мивал-Агро и крезацин при предпосевной обработке семян пшеницы Экада 113 и ячменя Сурский фаворит в агроклиматических условиях Пензенской области оказывают положительное влияние на ростовые и физиологические процессы в онтогенезе растений, которые регистрируются изменениями площади листовой поверхности, сырой массы, накопления воздушно-сухого вещества одного растения и показателями фотосинтетического потенциала.

Библиографический список

1. **Шевелуха, В. С.** Рост растений и его регуляция в онтогенезе / В. С. Шевелуха. – Москва : Колос, 1992. – 598 с.
2. **Доспехов, Б. А.** Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – Москва : Агропромиздат, 1985. – 351 с.
3. Практикум по физиологии растений / Н. Н. Третьяков, Л. А. Паничкин, М. Н. Кондратьев, Е. И. Кошкин, Т. В. Карнаухова, Е. Е. Крастина, Н. В. Пильщикова, Л. В. Можаяева, И. Г. Тараканов, Л. А. Гриценко, О. С. Жадова, Н. К. Фаттахова, В. Г. Земский, А. Е. Петров-Спиридонов, Я. М. Геллерман, М. И. Калинин, К. И. Каменская. – 4-е изд., перераб. и доп. – Москва : КолосС, 2003. – 288 с.
4. **Обручева, Н. В.** Физиология инициации прорастания семян / Н. В. Обручева, О. В. Антипова // Физиология растений. – 1997. – Т. 44, № 3. – С. 287–302.
5. **Кумаков, В. А.** Биологические основы возделывания яровой пшеницы по интенсивной технологии / В. А. Кумаков. – Москва : Росагропромиздат, 1988.
6. **Образцов, А. С.** Потенциальная продуктивность культурных растений / А. С. Образцов ; Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. – Москва : ФГНУ «Росинформагротех», 2001. – 502 с.
7. **Кошкин, Е. И.** Патопфизиология сельскохозяйственных культур / Е. И. Кошкин. – Москва : РГ-Пресс, 2016. – 360 с.

References

1. Shevelukha V. S. *Rost rasteniy i ego regulyatsiya v ontogeneze* [Plant growth and its regulation in ontogenesis]. Moscow: Kolos, 1992, 598 p. [In Russian]
2. Dospekhov B. A. *Metodika polevogo opyta* [The field experience technique]. Moscow: Agropromizdat, 1985, 351 p. [In Russian]
3. Tret'yakov N. N., Panichkin L. A., Kondrat'ev M. N., Koshkin E. I., Karnaukhova T. V., Krastina E. E., Pil'shchikova N. V., Mozhaeva L. V., Tarakanov I. G., Gritsenko L. A., Zhadova O. S., Fattakhova N. K., Zemskiy V. G., Petrov-Spiridonov A. E., Gellerman Ya. M., Kalinkevich M. I., Kamenskaya K. I. *Praktikum po fiziologii rasteniy* [Plant physiology tutorial]. 4th ed., rev. and suppl. Moscow: KolosS, 2003, 288 p. [In Russian]
4. Obrucheva N. V., Antipova O. V. *Fiziologiya rasteniy* [Plant physiology]. 1997, vol. 44, no. 3, pp. 287–302. [In Russian]
5. Kumakov V. A. *Biologicheskie osnovy vozdelevaniya yarovoy pshenitsy po intensivnoy tekhnologii* [Biological foundations of spring wheat cultivation using an intensive technology]. Moscow: Rosagropromizdat, 1988. [In Russian]
6. Obratsov A. S. *Potentsial'naya produktivnost' kul'turnykh rasteniy* [Potential productivity of cultivated plants]. Moscow: FGNU «Rosinformagrotekh», 2001, 502 p. [In Russian]
7. Koshkin E. I. *Patofiziologiya sel'skokhozyaystvennykh kul'tur* [Pathophysiology of agricultural plants]. Moscow: RG-Press, 2016, 360 p. [In Russian]

Карпова Галина Алексеевна

доктор сельскохозяйственных наук,
доцент, заведующий кафедрой общей
биологии и биохимии, Пензенский
государственный университет (Россия,
г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: pollylina@mail.ru

Karpova Galina Alekseevna

Doctor of agricultural sciences, associate
professor, head of sub-department
of general biology and biochemistry,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

Теплицкая Дарья Геннадьевна

ассистент, кафедра общей биологии
и биохимии, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: egf-kaf-bot@yandex.ru

Teplitskaya Dar'ya Gennad'evna

Assistant, sub-department of general
biology and biochemistry, Penza State
University (40 Krasnaya street, Penza,
Russia)

Образец цитирования:

Карпова, Г. А. Влияние регуляторов роста на формообразовательные, ростовые и физиологические процессы в онтогенезе растений пшеницы и ячменя / Г. А. Карпова, Д. Г. Теплицкая // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 16–25. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-2.

УДК 582.623.2 + 57.034

DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-3

А. А. Афонин

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА НАРАСТАНИЯ ПОБЕГОВ ИВЫ КОРЗИНОЧНОЙ (*SALIX VIMINALIS*)

Аннотация.

Актуальность и цели. *Salix viminalis* (ива корзиночная) – высокопродуктивный вид ив, который широко используется для выращивания на различного рода плантациях. Повышение эффективности энергетических плантаций требует интенсификации производства биомассы. Обоснована необходимость выявления хронобиологических закономерностей нарастания побегов ивы корзиночной для разработки мероприятий, направленных на повышение продуктивности. Цель – выявить закономерности сезонной динамики суточного прироста побегов ивы корзиночной. Объект – модельная популяция ивы корзиночной, созданная путем регулярного инбридинга в культуре.

Материалы и методы. Материал – растущие однолетние побеги. Методы: селекционный, сравнительно-морфологический, компьютерные технологии анализа.

Результаты. Проанализирована сезонная динамика суточного прироста побегов ΔL . Сезонные тренды хронологической изменчивости суточного прироста побегов аппроксимируются уравнениями линейной регрессии. Отклонения фактических значений суточного прироста от линейной регрессии dL носят циклический характер. Ряды сезонной динамики представляют собой квазигармонические колебания с переменным периодом 15...21 сут. Эмпирические ряды динамики dL с высокой надежностью аппроксимируются суммами гармоник. Вклад элементарных гармоник в общую сезонную динамику отклонений суточного прироста от линейной регрессии определяется их амплитудой.

Выводы. Основной вклад в структуру сезонной динамики суточного прироста побегов вносят высокоамплитудные низшие гармоники с периодом колебания 36 и 54 сут. При их суммировании образуется квазипериодическая последовательность с переменным периодом колебаний 30...40 сут. Сумма гармоник с периодом колебания 15...22 сут оказывает существенное модулирующее влияние на сезонную динамику суточного прироста побегов, образуя квазипериодическую последовательность с переменным инфраничным периодом колебаний 18...20 сут. Динамика нарастания побегов не связана с индивидуальными особенностями растений. Выявленные закономерности рекомендуются использовать как теоретическую базу для интенсификации производства биомассы ивы корзиночной.

© Афонин А. А., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Ключевые слова: ива корзиночная, *Salix viminalis*, энергетические плантации, однолетние побеги, суточный прирост, цикличность сезонной динамики, эндогенные ритмы.

A. A. Afonin

SEASONAL DYNAMICS OF BASKET WILLOW SHOOTS GROWTH (*SALIX VIMINALIS*)

Abstract.

Background. *Salix viminalis* (basket willow) is a highly productive species of willow, which is widely used for cultivation on various plantations. Increasing the efficiency of energy plantations requires intensification of biomass production. Substantiated the need to identify chronobiological patterns of shoots growth of basket willow for the development of measures aimed at improving productivity. **Objective:** to identify patterns of seasonal dynamics of daily shoots growth of basket willow. **Object** – a model population of basket willow, created by regular inbreeding in culture.

Materials and methods. Material – growing annual shoots. Methods: breeding, comparative morphological, computer technology analysis.

Results. Analyzed the seasonal dynamics of the daily shoot growth ΔL . Seasonal trends of chronological variability of daily shoots growth are approximated by linear regression equations. Deviations of the actual values of the daily increase from the linear regression dL are cyclical. The series of seasonal dynamics are quasi-harmonic oscillations with a variable period of 15–21 days. Empirical time series dL with high reliability are approximated by sums of harmonics. The contribution of elementary harmonics to the overall seasonal dynamics of deviations of daily growth from linear regression is determined by their amplitude.

Conclusions. The main contribution to the structure of seasonal dynamics of daily growth of shoots is made by high-amplitude lower harmonics with a period of oscillation of 36 and 54 days. Their summation forms a quasi-periodic sequence with a variable oscillation period of 30–40 days. The sum of harmonics with the period of oscillation of 15–22 days has a significant modulating influence on the seasonal dynamics of the daily growth of shoots, forming a quasi-periodic sequence with a variable infradian the period of oscillation 18–20 days. The dynamics of growth of shoots is not related to the individual characteristics of plants. It is recommended to use the revealed regularities as a theoretical basis for intensification of basket willow biomass production.

Keywords: basket willow, *Salix viminalis*, energy plantations, annual shoots, daily growth, cyclicity of seasonal dynamics, endogenous rhythms.

Ива корзиночная, *Salix viminalis* L. 1753, общеизвестный представитель кустарниковых ив средней полосы России [1, p. 204–206]. Характеризуется высоким уровнем географической и внутривидовой изменчивости [2, p. 969]. Высокий уровень внутри- и межвидовой изменчивости [3, p. 1595], а также способность к образованию межвидовых гибридов способствуют успешной селекции рассматриваемого вида [4, с. 351–360]. Традиционно считается лучшим источником прута для различных видов плетения [5, с. 7, 8]. Вследствие высокой продуктивности [6, p. 461] широко используется на энергетических плантациях [7, p. 151]. При выращивании деревьев и

кустарников для производства биомассы весьма желательным признаком является быстрый и стабильный рост [8, р. 670]. Однако многолетний опыт эксплуатации ивовых плантаций за рубежом [6, р. 461] показывает, что высокие урожаи биомассы возможны лишь при выращивании высокопродуктивных клонов в определенных эдафогидрологических условиях при наличии надлежащего ухода. Таким образом, повышение эффективности энергетических плантаций требует интенсификации производства биомассы [9, р. 686] с учетом взаимодействий «генотип–среда» [10, с. 323; 11, р. 87]. Для разработки календарных планов агролесотехнических мероприятий (рыхление, прополка, полив, внесение удобрений), направленных на повышение продуктивности ивовых плантаций, необходимо выявить хронобиологические закономерности нарастания побегов [12, с. 42]. Известно, что цикличность нарастания побегов ивы корзиночной связана с сезонной изменчивостью баланса фитогормонов-антагонистов: ингибиторов (абсцизовая кислота) и стимуляторов (цитокинины) [13, р. 474]. Однако хронобиологические аспекты интенсификации производства биомассы на энергетических плантациях ивы корзиночной изучены недостаточно. Сезонной изменчивости морфофизиологических признаков этого вида посвящены лишь единичные современные исследования [14, с. 40; 15, с. 610]. Эндогенные ритмы нарастания побегов ивы корзиночной практически не изучены.

Материалы и методы

Объект исследования – модельная популяция ивы корзиночной, созданная методом регулярного инбридинга в салицетуме Брянского государственного университета. Тип лесорастительных условий – D3 (серые лесные почвы на лёссовидном суглинке с меловыми подстилающими породами). Таким образом, для выявления закономерностей сезонной динамики нарастания побегов использован генетически выровненный материал, культивируемый в однородных условиях, что позволило минимизировать влияние флуктуирующих факторов [16, с. 16]. Подробная история создания модельной популяции описана нами ранее [17, с. 44]. В данном исследовании использованы пять наиболее сильных сеянцев – *vi* 21, *vi* 22, *vi* 43, *vi* 46, *vi* 47 – с годичным приростом побегов 150...225 см.

Материал для исследования – растущие однолетние побеги – был получен в течение вегетационного периода 2014 г. В середине апреля штамбы были обрезаны на высоте 1 м. Уход за сеянцами заключался в трехкратной прополке и рыхлении приствольных кругов. Для защиты точек роста от насекомых-вредителей производилась трехкратная профилактическая обработка путем погружения верхушек побегов в рабочие растворы имидаклоприд-содержащих инсектицидов: такой режим позволил минимизировать эколого-генетические риски для окружающей среды [18, с. 3].

В период с 11.05.2014 (начало активного роста) по 22.08.2014 (завершение роста) каждые 5...6 сут на каждом сеянце производили замеры длины L наиболее сильных побегов с точностью ± 1 см. Каждому очередному наблюдению был присвоен порядковый номер k (1, 2, 3... k_i). Все даты, в которые проводились наблюдения (t), были пронумерованы по порядку (0, 4,

8... t_i). В данном исследовании были использованы наиболее сильные побеги, по одному от каждого сеянца.

Для выявления закономерностей динамики суточного прироста побегов использовался оригинальный алгоритм, описанный в наших предыдущих публикациях [17, с. 44–45; 19, с. 67–69]. На основании фактических данных по длине побегов L для каждой пронумерованной даты t_k были рассчитаны значения текущего суточного прироста побегов $\Delta L(t)_{\text{act}}$ с использованием принципа «скользящего окна». Для всех побегов был рассчитан среднесуточный прирост побегов на протяжении всего сезона наблюдений ΔL_{AM} . Сезонные тренды хронологической изменчивости суточного прироста побегов $\Delta L(t)$ аппроксимировались уравнениями линейной регрессии. Для каждого побега были вычислены эмпирические ряды динамики отклонений фактических значений суточного прироста побегов от расчетных значений сезонного тренда $dL(t)_{\text{act}}$. На основании эмпирических рядов $dL(t)_{\text{act}}$ был вычислен средний ряд $dL(t)_{\text{AM}}$. Эмпирические ряды $dL(t)_{\text{act}}$ каждого побега были аппроксимированы суммами гармоник h с порядковым номером n и параметрами: τ (период колебаний), A (амплитуда) и $\sin \varphi$ (синус начальной фазы). Достоверность аппроксимации определяли с помощью F -критерия Фишера. Для оценки размаха колебаний dL использовались показатели dL_{max} и dL_{min} . Для оценки вклада элементарных гармоник в фактическую сезонную динамику dL использовали суммы квадратов отклонений $dL(t)$ от нуля SS . Вклад каждой элементарной гармоники в фактическую сезонную динамику dL вычислялся как отношение суммы квадратов отклонений в элементарных гармониках к сумме квадратов отклонений в эмпирических рядах.

Результаты

Сезонные тренды хронологической изменчивости суточного прироста побегов аппроксимируются уравнениями линейной регрессии. Выявлена тенденция к снижению суточного прироста побегов на протяжении сезона наблюдений: от $\Delta L_{\text{in}} = 1,8...3,5$ см/сут в середине мая до $\Delta L_{\text{in}} = 0,3...1,6$ см/сут в середине августа. Сравнительный анализ эмпирических рядов $dL(t)_{\text{act}}$ показал, что сезонная динамика суточного прироста побегов определяется взаимодействием линейных и циклических компонент. Все ряды $dL(t)_{\text{act}}$ можно представить как квазигармонические колебания. Выявлено три максимума dL , разделенные временными интервалами продолжительностью 15...20 сут, и три минимума, разделенные временными интервалами продолжительностью 20...21 сут. Для выявления эндогенных ритмов, определяющих цикличность сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от линейных трендов, каждый эмпирический ряд $dL(t)_{\text{act}}$ был разложен на элементарные гармоники $h_1...h_7$. Путем сложения гармоник были получены расчетные ряды динамики $dL(t)_{\text{calc}}$. Достоверность такой аппроксимации оказалась исключительно высокой: $F_{\text{calc}} = 15,56...36,59$ ($F_{\text{crit}} = 3,92$ при $P < 0,001$).

Основные параметры гармонических колебаний для побегов каждого сеянца (vi 21, vi 22, vi 43, vi 46, vi 47) и количественная оценка вклада элементарных гармоник $h_1...h_7$ в сезонную динамику отклонений суточного прироста побегов от расчетных значений линейного тренда приведена в табл. 1.

Дифференцированный вклад гармоник в сезонную динамику отклонений суточного прироста побегов от линейного тренда

Показатели	Номера гармоник							Эмпир. ряды
	1	2	3	4	5	6	7	
	Период гармонических колебаний							
	108	54	36	27	21,6	18	15,4	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>vi 21</i>								
<i>A</i>	0,35	0,40	0,45	0,20	0,15	0,15	–	–
$\sin \varphi$	–0,93	0,87	0,77	–0,81	–0,93	–0,14	–	–
dL_{\max}	0,31	0,42	0,42	0,21	0,16	0,14	–	1,03
dL_{\min}	–0,37	–0,37	–0,46	–0,19	–0,14	–0,14	–	–1,06
<i>SS</i>	1,02	1,42	1,90	0,37	0,22	0,23	–	5,63
H^2	0,18	0,25	0,34	0,07	0,04	0,04	–	–
<i>vi 22</i>								
<i>A</i>	0,10	0,25	0,20	0,10	0,20	0,05	0,10	–
$\sin \varphi$	–0,14	0,99	0,46	0,06	–0,84	0,88	0,99	–
dL_{\max}	0,11	0,26	0,17	0,10	0,20	0,05	0,10	0,54
dL_{\min}	–0,09	–0,24	–0,22	–0,10	–0,19	–0,05	–0,07	–0,49
<i>SS</i>	0,09	0,56	0,33	0,08	0,33	0,02	0,08	1,54
H^2	0,06	0,36	0,21	0,05	0,22	0,01	0,05	–
<i>vi 43</i>								
<i>A</i>	0,15	0,30	0,30	0,25	0,10	0,20	0,20	–
$\sin \varphi$	–0,81	0,87	0,96	0,96	–1,00	–0,52	0,46	–
dL_{\max}	0,14	0,33	0,29	0,24	0,10	0,20	0,13	0,59
dL_{\min}	–0,16	–0,27	–0,30	–0,26	–0,10	–0,20	–0,23	–0,93
<i>SS</i>	0,22	0,80	0,88	0,61	0,10	0,40	0,40	3,64
H^2	0,06	0,22	0,24	0,17	0,03	0,11	0,11	–
<i>vi 46</i>								
<i>A</i>	0,20	0,15	0,20	0,10	0,05	0,25	0,15	–
$\sin \varphi$	0,26	0,77	0,88	–0,14	–0,72	0,76	–0,20	–
dL_{\max}	0,21	0,15	0,19	0,11	0,06	0,24	0,13	0,56
dL_{\min}	–0,19	–0,15	–0,20	–0,09	–0,04	–0,24	–0,16	–0,60
<i>SS</i>	0,38	0,23	0,39	0,09	0,03	0,56	0,18	1,99
H^2	0,19	0,12	0,19	0,04	0,01	0,28	0,09	–
<i>vi 47</i>								
<i>A</i>	0,20	0,30	0,50	0,15	0,30	0,30	0,30	–
$\sin \varphi$	0,44	0,96	0,46	–0,20	–0,99	0,06	0,76	–
dL_{\max}	0,22	0,31	0,46	0,14	0,31	0,29	0,26	1,02
dL_{\min}	–0,18	–0,29	–0,51	–0,16	–0,29	–0,31	–0,28	–1,83

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
SS	0,36	0,91	2,25	0,20	0,87	0,89	0,74	6,44
H^2	0,06	0,14	0,35	0,03	0,14	0,14	0,11	–
среднее по сеянцам								
H^2	0,11	0,22	0,27	0,07	0,09	0,12	0,09	–
общий ряд								
dL_{\max}	0,11	0,27	0,30	0,02	0,16	0,19	0,09	0,56
dL_{\min}	–0,11	–0,24	–0,35	–0,02	–0,15	–0,16	–0,12	–0,91
SS	0,12	0,61	0,94	0,00	0,23	0,26	0,11	2,38
H^2	0,05	0,26	0,40	0,00	0,10	0,11	0,05	–

Примечание. A – амплитуда колебаний; $\sin \varphi$ – синус начальной фазы; dL_{\max} и dL_{\min} – максимальное и минимальное расчетное значение dL в гармоническом ряду; SS – сумма квадратов фактических отклонений $dL(t)$ от расчетных; H^2 – вклад гармоник в сезонную динамику суточного прироста побегов.

Обсуждение

Низшие гармоники ($h_1...h_3$) выделяются высокими значениями амплитуд. Вторая и третья гармоники определяют сезонную цикличность dL в модельной популяции: наличие максимумов определяется влиянием третьей гармоники ($\tau = 36$ сут), а вторая гармоника ($\tau = 54$ сут) оказывает заметное модулирующее влияние на размах колебаний. При суммировании второй и третьей гармоник образуются квазипериодические последовательности с переменным периодом колебаний 30...40 сут. Вклад первой гармоники ($\tau = 108$ сут) в сезонную динамику dL оказывается незначительным.

Инфраниантные гармоники $h_4...h_7$ с периодом колебаний $\tau < 30$ сут характеризуются близкими по значению умеренными амплитудами. Пятая гармоника ($\tau \approx 22$ сут) характеризует видовую популяцию в целом, оказывая заметное модулирующее влияние на сезонную динамику dL . При сложении пятой, шестой и седьмой гармоник образуются квазипериодические последовательности с переменным периодом колебаний 18...20 сут. Вклад четвертой гармоники ($\tau = 27$ сут) в сезонную динамику dL оказывается незначительным.

Заключение

1. Сезонная динамика суточного прироста побегов изученных сеянцев в модельной популяции ивы корзиночной определяется взаимодействием линейных и циклических компонент. Средний ряд сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от линейного тренда представляет собой квазигармоническую последовательность, в которой выделяются экстремумы, разделенные неравными временными интервалами: от 15 до 21 сут.

2. Эмпирические ряды динамики отклонений суточного прироста побегов от линейных трендов с высокой надежностью аппроксимируются суммами гармоник с периодами колебаний, равными 15, 18, 22, 27, 36 и 54 сут при основном периоде колебаний 108 сут. Выявленные гармоники различаются по значениям амплитуд и начальных фаз колебаний.

3. Сезонная динамика отклонений суточного прироста побегов от линейных трендов определяется взаимодействием высокоамплитудных гармоник с периодом колебания 36 и 54 сут, при суммировании которых образуются квазипериодические последовательности с переменным периодом колебаний 30...40 сут. Сумма гармоник с периодом колебания 15...22 сут оказывает заметное модулирующее влияние на сезонную динамику отклонений суточного прироста побегов от линейных трендов, образуя квазипериодические последовательности с переменным инфраничным периодом колебаний 18...20 сут.

4. Элементарные гармоники с периодом колебания 54, 36 и 22 сут характеризуют видовую популяцию в целом. Влияние остальных гармоник на сезонную динамику суточного прироста побегов в значительной мере связано с индивидуальными особенностями растений.

5. Выявленные закономерности сезонной динамики суточного прироста побегов ивы корзиночной рекомендуется использовать при разработке интенсивных технологий эксплуатации энергетических плантаций. Календарные планы проведения агролесотехнических мероприятий должны разрабатываться с учетом эндогенных ритмов развития побегов с периодами колебаний 30...40 и 18...20 сут.

Библиографический список

1. **Skvortsov, A. K.** Willows of Russia and adjacent countries: Taxonomical and geographical revision / A. K. Skvortsov. – Joensuu : University of Joensuu, 1999. – 307 p.
2. High Levels of genetic diversity in *Salix viminalis* of the Czech Republic as revealed by microsatellite markers / S. Trybush, Š. Jahodová, L. Čížková, A. Karp, S. J. Hanley // Bioenergy Research. – 2012. – Vol. 5 (4). – P. 969–977.
3. Genetic diversity, population structure and phenotypic variation in European *Salix viminalis* L. (Salicaceae) / S. Berlin, S. O. Trybush, J. Fogelqvist, N. Gyllenstrand, H. R. Hallingbäck, I. Åhman, N.-E. Nordh, I. Shield, S. J. Powers, M. Weih, U. Lagercrantz, A.-C. Rönnberg-Wästljung, A. Karp, S. J. Hanley // Tree Genetics & Genomes. – 2014. – Vol. 10 (6). – P. 1595–1610. – DOI 10.1007/s11295-014-0782-5.
4. **Царев, А. П.** Селекция и репродукция лесных древесных пород / А. П. Царев, С. П. Погиба, В. В. Тренин. – Москва : Логос, 2003. – 503 с.
5. **Керн, Э. Э.** Ива, ее значение, разведение и употребление / Э. Э. Керн. – Петроград : Типография Министерства путей сообщения (Товарищества И. Н. Кушнерев и К^о), 1915. – 132 с.
6. Willow productivity from small- and large-scale experimental plantations in Poland from 2000 to 2017 / M. J. Stolarski, D. Niksa, M. Krzyżaniak, J. Tworkowski, S. Szczukowski // Renewable and Sustainable Energy Reviews. – 2019. – Vol. 101. – P. 461–475.
7. Genetic improvement of willow for bioenergy and biofuels / A. Karp, S. J. Hanley, S. Trybush, W. Macalpine, M. Pei, I. Shield // Journal of integrative plant biology. – 2011. – Vol. 53 (2). – P. 151–165.
8. Association mapping in *Salix viminalis* L. (Salicaceae) – identification of candidate genes associated with growth and phenology / H. R. Hallingbäck, J. Fogelqvist, S. J. Powers, J. Turrion-Gomez, R. Rossiter, J. Amey, T. Martin, M. Weih, N. Gyllenstrand, A. Karp, U. Lagercrantz, S. J. Hanley, S. Berlin, A.-C. Rönnberg-Wästljung // Global Change Biology Bioenergy. – 2015. – Vol. 8 (3). – P. 670–685. – DOI 10.1111/gcbb.12280.
9. Sustainable intensification of high-diversity biomass production for optimal biofuel benefits / Y. Yang, D. Tilman, C. Lehman, J. J. Trost // Nature Sustainability. – 2018. – Vol. 1 (11). – P. 686. – DOI 10.1038/s41893-018-0166-1.

10. Фучило, Я. Д. Рост и продуктивность некоторых сортов энергетической ивы в зависимости от степени увлажненности почвы / Я. Д. Фучило, М. В. Сбытна, Б. В. Зелинский // *Plant Varieties Studying and Protection*. – 2018. – Т. 14, № 3. – С. 323–327.
11. Genetics of phenotypic plasticity and biomass traits in hybrid willows across contrasting environments and years / S. Berlin, H. R. Hallingbäck, F. Beyer, N.-E. Nordh, M. Weih, A.-C. Rönnberg-Wästljung // *Annals of Botany*. – 2017. – Vol. 120 (1). – P. 87–100.
12. Кренке, Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение / Н. П. Кренке. – Москва : Сельхозгиз, 1940. – 135 с.
13. Alvim, R. Seasonal Variation in the Hormone Content of Willow. I. Changes in the abscisic acid content and cytokinin activity in the xylem sap / R. Alvim, E. W. Hewett, P. F. Saunders // *Plant Physiol*. – 1976. – Vol. 57. – P. 474–476.
14. Кузьмичева, Н. А. Взаимосвязь морфолого-химических параметров листьев ивы прутовидной с их положением на побеге / Н. А. Кузьмичева // *Вестник фармации*. – 2015. – № 3. – С. 40–46.
15. Созинов, О. В. Сезонная и многогодичная изменчивость содержания биологически активных веществ в коре *Salix viminalis* (Salicaceae) в Беларуси / О. В. Созинов, Н. Л. Кузьмичева // *Растительные ресурсы*. – 2016. – Т. 52, № 4. – С. 610–619.
16. Романовский, М. Г. Система вида у древесных растений / М. Г. Романовский, Р. В. Щекалев. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 211 с.
17. Афонин, А. А. Хронобиологические аспекты оптимизации пестицидной нагрузки в насаждениях ивы корзиночной (*Salix viminalis* L.) интенсивного типа / А. А. Афонин // *Вестник Нижневартковского государственного университета*. – 2019. – № 2. – С. 43–50.
18. Афонин, А. А. Генетическая безопасность агробиоценозов / А. А. Афонин, Л. И. Булавинцева // *Биология в школе*. – 2011. – № 5. – С. 3–10.
19. Афонин, А. А. Цикличность среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях Брянского лесного массива / А. А. Афонин, С. А. Зайцев // *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал*. – 2016. – № 3. – С. 66–76.

References

1. Skvortsov A. K. *Willows of Russia and adjacent countries: Taxonomical and geographical revision*. Joensuu: University of Joensuu, 1999, 307 p.
2. Trybush S., Jahodová Š., Čížková L., Karp A., Hanley S. J. *Bioenergy Research*. 2012, vol. 5 (4), pp. 969–977.
3. Berlin S., Trybush S. O., Fogelqvist J., Gyllenstrand N., Hallingbäck H. R., Åhman I., Nordh N.-E., Shield I., Powers S. J., Weih M., Lagercrantz U., Rönnberg-Wästljung A.-C., Karp A., Hanley S. J. *Tree Genetics & Genomes*. 2014, vol. 10 (6), pp. 1595–1610. DOI 10.1007/s11295-014-0782-5.
4. Tsarev A. P., Pogiba S. P., Trenin V. V. *Selektsiya i reproduktsiya lesnykh drevesnykh porod* [Forest tree breeding and reproduction]. Moscow: Logos, 2003, 503 p. [In Russian]
5. Kern E. E. *Iva, ee znachenie, razvedenie i upotreblenie* [Willow, its meaning, breeding and consumption]. Petrograd: Tipografiya Ministerstva putey soobshcheniya (Tovari-shchestva I. N. Kushnerev i Ko), 1915, 132 p. [In Russian]
6. Stolarski M. J., Niksa D., Krzyżaniak M., Tworkowski J., Szczukowski S. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 2019, vol. 101, pp. 461–475.
7. Karp A., Hanley S. J., Trybush S., Macalpine W., Pei M., Shield I. *Journal of integrative plant biology*. 2011, vol. 53 (2), pp. 151–165.
8. Hallingbäck H. R., Fogelqvist J., Powers S. J., Turrion-Gomez J., Rossiter R., Amey J., Martin T., Weih M., Gyllenstrand N., Karp A., Lagercrantz U., Hanley S. J., Berlin S.,

- Rönnerberg-Wästljung A.-C. *Global Change Biology Bioenergy*. 2015, vol. 8 (3), pp. 670–685. DOI 10.1111/gcbb.12280.
9. Yang Y., Tilman D., Lehman C., Trost J. J. *Nature Sustainability*. 2018, vol. 1 (11), pp. 686. DOI 10.1038/s41893-018-0166-1.
10. Fuchilo Ya. D., Sbytna M. V., Zelinskiy B. V. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018, vol. 14, no. 3, pp. 323–327.
11. Berlin S., Hallingbäck H. R., Beyer F., Nordh N.-E., Weih M., Rönnerberg-Wästljung A.-C. *Annals of Botany*. 2017, vol. 120 (1), pp. 87–100.
12. Krenke N. P. *Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy i prakticheskoe ee primenenie* [The theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and its practical application]. Moscow: Sel'khozgiz, 1940, 135 p. [In Russian]
13. Alvim R., Hewett E. W., Saunders P. F. *Plant Physiol*. 1976, vol. 57, pp. 474–476.
14. Kuz'micheva N. A. *Vestnik farmatsii* [Bulletin of Pharmacy]. 2015, no. 3, pp. 40–46. [In Russian]
15. Sozinov O. V., Kuz'micheva N. L. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2016, vol. 52, no. 4, pp. 610–619. [In Russian]
16. Romanovskiy M. G., Shchekalev R. V. *Sistema vida u drevesnykh rasteniy* [Species system in woody plants]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 211 p. [In Russian]
17. Afonin A. A. *Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Nizhnevartovsk State University]. 2019, no. 2, pp. 43–50. [In Russian]
18. Afonin A. A., Bulavintseva L. I. *Biologiya v shkole* [Biology at school]. 2011, no. 5, pp. 3–10. [In Russian]
19. Afonin A. A., Zaytsev S. A. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Lesnoy zhurnal* [University proceedings. Forest journal]. 2016, no. 3, pp. 66–76. [In Russian]

Афонин Алексей Алексеевич

доктор сельскохозяйственных наук,
профессор, кафедра биологии, Брянский
государственный университет
имени академика И. Г. Петровского
(Россия, г. Брянск, ул. Бежицкая, 14)

E-mail: afonin.salix@gmail.com

Afonin Aleksey Alekseevich

Doctor of agricultural sciences, professor,
sub-department of biology, Ivan Petrovsky
Bryansk State University (14, Bezhitskaya
street, Bryansk, Russia)

Образец цитирования:

Афонин, А. А. Сезонная динамика нарастания побегов ивы корзиночной (*Salix viminalis*) / А. А. Афонин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 26–34. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-3.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PYROLA ROTUNDIFOLIA* И *ORTHILIA SECUNDA* В ОТДЕЛЬНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА

Аннотация.

Актуальность и цели. Анализ онтогенетической структуры является необходимым этапом при определении состояния вида в сообществе. Целью работы было изучение влияния эколого-ценотических условий на формирование онтогенетической структуры *Pyrola rotundifolia* и *Orthilia secunda* и состояние вида в различных частях ареала.

Материалы и методы. Исследования проводили в 2016 и 2017 гг. в Республике Марий Эл и Республике Татарстан. Относительную рождаемость оценивали при непосредственных наблюдениях в ценопопуляциях. Интенсивность развития растений различных возрастных состояний определяли как частоту перехода в более взрослое онтогенетическое состояние, анализировали календарный возраст виргинильных растений.

Результаты. Было выявлено, что для всех ценопопуляций изучаемых видов в онтогенетическом спектре характерен абсолютный максимум на растениях виргинильного возрастного состояния. Подобный онтогенетический спектр мог формироваться как в результате интенсивного вегетативного размножения, так и при затруднении перехода парциальных побегов в более взрослое онтогенетическое состояние.

Выводы. В условиях южной тайги в ходе интенсивного вегетативного размножения ценопопуляции *Pyrola rotundifolia* характеризовались стабильным состоянием. В сообществе сосняка костяничного подзоны хвойно-широколиственных лесов из-за антропогенного воздействия, засушливых периодов последних лет отмечалось критическое состояние ценопопуляции грушанки круглолистной, о чем свидетельствовал низкий показатель удельной рождаемости, затруднение перехода парциальных побегов вегетативного онтогенетического состояния в генеративный период. У *Orthilia secunda* все ценопопуляции характеризовались интенсивным вегетативным размножением, парциальные побеги не испытывали затруднения перехода в более взрослое онтогенетическое состояние, что свидетельствовало о стабильном состоянии ценопопуляций в различных частях ареала.

Ключевые слова: *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, регенерационная ниша, состояние ценопопуляции.

S. A. Dubrovnaya, L. U. Mavlyudova

THE ONTOGENETIC STRUCTURE AND ANALYSIS OF THE STATE OF COENOPULATION OF *PYROLA ROTUNDIFOLIA* AND *ORTHILIA SECUNDA* IN CERTAIN PARTS OF THE RANGE

Abstract.

Background. An analysis of the ontogenetic structure is a necessary step in determining the state of species in a community. During the research, the influence of

ecological-cenotic conditions on the formation of the ontogenetic structure of *Pyrola rotundifolia* and *Orthilia secunda* and the state of the species in different parts of the range were studied.

Materials and methods. The research was carried out in 2016 and 2017 in the Republic of Mari El and the Republic of Tatarstan. Relative fertility was evaluated by observations in the cenopopulations. The intensity of development of plants of different age states was determined as the frequency of transition to a more adult ontogenetic state, and the calendar age of virginal plants was analyzed.

Results. It was found that all coenopopulations of the studied species in the ontogenetic spectrum are characterized by an absolute maximum on plants of the virginal age state. Such an ontogenetic spectrum could be formed as a result of intensive vegetative reproduction, also with the difficulty of transition of partial shoots to a more adult ontogenetic state.

Conclusions. Under the conditions of the southern taiga, during intensive vegetative reproduction, the coenopopulations of *Pyrola rotundifolia* were characterized by a stable condition. In the pine community of the subzone of coniferous-deciduous forests due to anthropogenic impacts, and dry conditions in recent years was noted the critical state of the cenopopulations of *Pyrola rotundifolia*, as evidenced by the low rate of specific birth rates, the difficulty of the transition of the partial shoots vegetative ontogenetic condition in the generative period. All cenopopulations of *Orthilia secunda* were characterized by intensive vegetative reproduction, partial shoots did not experience difficulty in transition to a more adult ontogenetic state, which indicated a stable state of coenopopulations in various parts of the range.

Keywords: *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, regeneration niche, critical state of coenopopulation.

Введение

Состояние вида в сообществе является важным показателем при планировании природоохранных мероприятий или разработке научно-обоснованных рекомендаций в сфере рационального природопользования. Анализ онтогенетической структуры является необходимым этапом при определении состояния вида в сообществе. Т. А. Работновым [1] отмечалось, что чем условия ценоза ближе к экологическому оптимуму вида, тем больше в составе популяций плодоносящих и хорошо развитых растений. В экстремальных условиях наблюдается замедление развития растений, уменьшение доли цветущих экземпляров, переход растений в квазисенильное состояние или выпадение отдельных онтогенетических групп. При этом информативным показателем является учет не только соотношения онтогенетических групп в спектре, но и изучение демографических процессов в ценопопуляции, что позволяет выявить механизм устойчивого состояния вида в сообществе [2, 3]. А. А. Клименко, Ю. А. Злобин отмечали [4], что важной характеристикой состояния популяций травянистых растений является динамика численности, способность к сохранению растений на освоенном пространстве или освоение новой территории, жизнеспособность особей. Авторами отмечалось, что популяции редких видов (вероятно, как и популяции любых видов) могут существовать в одном из трех состояний: а) стабильном; б) прогрессивного развития; в) деградации.

Цель – выявить влияние эколого-ценотических условий на формирование онтогенетической структуры *Pyrola rotundifolia* и *Orthilia secunda*.

Материалы и методика

Объектом исследования были виды бореальной флоры – грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia* L.) и рамишия однобокая (*Orthilia secunda* (L.) House). Ареал видов – циркумполярный. Распространение грушанки в южных районах европейской части ограничивается Заволжским флористическим районом. Рамишия встречается значительно южнее, вплоть до Причерноморского флористического района [5]. По данным Ю. А. Боброва [6], *O. secunda* имеет длиннокорневищную кустарничковую жизненную форму, *P. rotundifolia* – длиннокорневищную травянистую. Грушанка круглолистная характеризуется большей требовательностью к богатству и влажности почвы. Рамишия не предъявляет особых требований к освещенности и почве [7].

Исследования проводили в 2016 и 2017 гг. в Республике Марий Эл и Республике Татарстан (РТ). Республика Марий Эл находится в пределах бореальной лесной зоны Русской равнины в подзоне южной тайги. Пробные площади были заложены на правом берегу реки Большая Кокшага, в пойме и притеррасной части поймы. Ландшафт представляет собой дюнно-бугристые и пологоволнистые зандровые равнины.

На территории РТ исследованная территория находится в неморальной зоне, подзоне хвойно-широколиственных лесов, на левом склоне в долине реки Волги, на вторичных надпойменных террасах. Рельеф представлен сглаженными склонами, сложенными в основном четвертичными отложениями.

Для характеристики растительного сообщества закладывали пробные площади (ПП) размером 800 м². Выделение ярусов и подъярусов древостоя проводили по высоте деревьев. Формулы состава древостоев рассчитывали по доле участия каждого вида в древесном ярусе или подъярусе. Для характеристики травяно-кустарничкового яруса в пределах каждой пробной площади закладывали 20 временных учетных площадок размером 1 м². Определяли видовое разнообразие, проективное покрытие видов, встречаемость изучаемых видов в сообществе (%). Эколого-ценотические группы (ЭЦГ) видов покрытосеменных растений определены согласно классификации О. В. Смирновой [8]. Характер освещенности в лесу оценивали по сомкнутости полога древостоя.

Критическое существование видов бореальной флоры в зоне южной тайги и хвойно-широколиственных лесов связано с выраженной тенденцией повышения на территории Приволжского федерального округа среднегодовой температуры воздуха, роста засушливого и пожароопасного периода, увеличения континентальности климата [9]. Характеристика погодных условий изучаемых сезонов представлена в табл. 1.

В работе были использованы основные популяционно-онтогенетические подходы [10; 11]. Исследования проводили дважды в сезоне – в июне и сентябре. Для анализа структуры ценопопуляции закладывали временные трансекты 20 × 0,5 м, которые представляли собой 40 последовательно расположенных площадок размером 0,5 × 0,5 м. В сосняке костяничном длина трансекты составила 15 м. Счетной единицей исследований был парциальный побег. Онтогенетические состояния парциальных побегов определяли по раз-

работанным критериям [12]. Характеристику возрастного спектра проводили на основе соотношения парциальных побегов различных онтогенетических групп. Поскольку самоподдержание ценопопуляции осуществлялось за счет вегетативного размножения, используемый показатель удельной рождаемости [13] позволял оценить интенсивность вегетативного размножения. Для оценки экологической плотности во всех изучаемых ценопопуляциях общее число парциальных побегов на трансекте делили на площадь трансекты. Для оценки развития растений во всех местообитаниях были замаркированы виргинильные растения и вновь появившиеся ювенильные парциальные побеги. Интенсивность развития виргинильных растений определяли по частоте перехода в генеративный период весной следующего сезона. Развитие ювенильных растений, появившихся в течение сезона, осуществляли осенью. Учитывали частоту их перехода в более взрослое состояние (im, v). Определение календарного возраста проводили на основе анатомических срезов растений виргинильного онтогенетического состояния. Срезы изготавливали в основании почвенно-воздушных побегов [14]. Статистическую обработку данных проводили путем использования программы Statistica 5.1. При отсутствии нормального распределения выборки оценивали медиану (Me), для проверки гипотезы о равенстве генеральных средних двух независимых выборок был использован непараметрический критерий Уилконсона – Манна – Уитни. Используются стандартные обозначения уровня значимости: $*P < 0,05$; $**P < 0,01$; $***P < 0,001$.

Таблица 1

Метеорологические показатели климата г. Казани

Период наблюдения	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Температура							
<i>Средне-многолетняя</i>	5,5	11,5	18,1	20,2	17,6	11,7	4,6
2016 г.	8	15,6	18,5	22,5	23,9	11,6	4
2017 г.	4,7	11	15,6	19,7	19,6	12,3	4,7
Осадки							
<i>Средне-многолетняя</i>	30	41	63	67,0	60	52	64,0
2016 г.	47	17	39	20	5	110	26,9
2017 г.	52	32	65	95	47,9	58	47,0

Примечание. Жирным шрифтом обозначены средние показатели температуры и количества осадков, существенно отличающиеся от среднемноголетних.

Характеристика местообитания. В Республике Марий Эл были выбраны следующие местообитания:

1. Березняк грушанковый (1-е местообитание). Участок расположен в пойме реки. Микрорельеф участка неровный, формируются кочки. Отмечается застой воды между кочками. Почвы дерново-подзолисто-глеевые. Сомкнутость полога древостоя – 0,6.

Древесный ярус представлен березой повислой (*Betula pendula* Roth), осиной дрожащей (*Populus tremula* L.). Состав древостоя – 6Б4О. Видовое разнообразие подлеска более разнообразно: липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.), ель финская (*Picea × fennica* (Regel) Kom.). Отмечается возобновление *Picea × fennica*, *T. cordata*. Проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса на учетных площадках варьировало от 10 до 100 %, при среднем показателе 30 %. В травяно-кустарничковом ярусе из 38 выявленных видов доля гигрофитов составила более 20 %, около 30 % составляли растения бореальной эколого-ценотической группы. Также были представлены растения неморальной, нитрофильной эколого-ценотических групп, группа растений влажных лугов. Проективное покрытие грушанки и рамишии достигало 50 %. Парциальные побеги изучаемых видов встречались на одних и тех же учетных площадках.

2. Ельник дубовый ландышево-костяничный (2-е местообитание). Пробная площадь расположена на правом берегу р. Большая Кокшага, в высокой пойме, благодаря чему подтопление отмечается один раз в несколько лет или в несколько десятков лет. Рельеф участка ровный. Почвы – дерново-подзолисто-глеевые. Сомкнутость полога древостоя – 0,8.

Древесный ярус дифференцировался на подъярусы. Полог древостоя подъяруса А₁ представлен елью финской, дубом черешчатым (*Quercus robur* L.). Состав древостоя подъяруса А₁ – 6Е4Д. Полог А₂ представлен елью финской, вязом гладким (*Ulmus laevis* Pall.), пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Состав древостоя подъяруса – 6Е2В2П. Подлесок представлен *T. cordata*, *A. sibirica*, *P. × fennica*, черемухой обыкновенной (*Prunus padus* L.), *S. aucuparia*, *P. tremula*, *T. cordata*. Травянистый ярус с проективным покрытием 35 %. Видовое разнообразие составило 26 видов. Абсолютное доминирование приходится на костянику (*Rubus saxatilis* L.) и ландыш майский (*Convallaria majalis* L.). В эколого-ценотическом спектре преобладали растения бореальной (30 %) и неморальной (20 %) эколого-ценотических групп. С одной стороны к лесу примыкает пойменный луг, что повлияло на высокое участие в составе травянистого яруса группы растений влажных лугов, доля которых в эколого-ценотическом спектре составила 15 %. Однако проективное покрытие видов данной эколого-ценотических группы было незначительное. Встречались растения нитрофильной, боровой эколого-ценотических групп. В пределах пробной площади грушанка и рамишия произрастали на одних и тех же площадках.

3. Сосняк березовый с елью разнотравный (вейниково-ландышевый) (3-е местообитание). Пробная площадь расположена в основании первой террасы реки Б. Кошкага на правом берегу. Рельеф участка слабо бугристый. Почвы дерново-подзолисто-глеевые. Освещенность в пределах пробной площади существенно варьировала из-за вывала деревьев. Сомкнутость полога древостоя – 0,4.

Полог древостоя подъяруса А₁ представлен сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), *B. pendula*, *P. × fennica*. Состав древостоя подъяруса А₁ – 6СЗБЕ. Полог подъяруса А₂ представлен *B. pendula*, *P. × fennica*, *Q. robur*. Состав древостоя подъяруса – 6БЗЕД. Травяно-кустарничковый ярус с проективным покрытием 40 %. В пределах пробной площади было выявлено трид-

цать один вид покрытосеменных растений. Высокое участие отмечается для группы лесных видов растений: бореальной (21,4 %), неморальной (19 %), боровой (19 %) эколого-ценотических групп. На отдельных участках высокое проективное участие отмечалось для группы растений опушенных сообществ, доля их участия в общем списке видов составила немногим более 7 %.

Изучаемые виды образовывали хорошо выраженные скопления, на отдельных участках их проективное покрытие достигало 60 %. В пределах пробной площади скопления грушанка и рамишия не пересекались.

4. Сосняк-брусничный (4-е местообитание). Расположен на первой надпойменной террасе на пологом склоне дюнного всхолмления. Рельеф характеризуется слабым уклоном на юг. Почвы дерново-подзолистые. Сомкнутость полога древостоя – 0,5.

Древесный ярус не дифференцирован на подъярусы. Представлен сосной обыкновенной, березой повислой. Подлесок образован рябиной обыкновенной, можжевельником обыкновенным (*Juniperus communis* L.), елью финской, крушиной ломкой.

Видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса составило пятнадцать видов. Проективное покрытие надпочвенного покрова – 80 %. Абсолютным доминантом травяно-кустарничкового яруса является брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.) с проективным покрытием 40 %. Также высокое проективное покрытие отмечалось для зеленых мхов. В эколого-ценотическом спектре высокая доля участия отмечалась для растений боровой лесной группы, боровой опушечной группы.

В данных местообитаниях ценопопуляционные локусы рамишии формируют хорошо выраженные скоплениями, все парциальные побеги вегетативного происхождения, сохранялись коммуникационные участки корневища.

В Республике Татарстан исследовались сообщества, указанные ниже:

5. Сосняк костяничный (5-е местообитание). Пробная площадь была заложена в междюнных понижениях рельефа. Почвы дерново-подзолистые, хорошо дренированные. Сомкнутость полога древостоя – 0,5.

Древостой не дифференцирован на подъярусы. Образован сосной обыкновенной, березой повислой, осиной дрожащей. Состав древостоя – 6СЗБОс. Подлесок образован можжевельником обыкновенным, рябиной, отмечается возобновление *P. × fennica*. Травяно-кустарничковый ярус разнообразен, общее число выявленных видов на площадке составило 23, проективное покрытие напочвенного покрова – 80–100 %. Встречались растения неморальной, бореальной и боровой эколого-ценотической групп. Высокое проективное покрытие отмечалось для *Rubus saxatillis* – до 50 %. Доля участия (%) обобщенной группы видов растений разных лугов и степей в структуре травяно-кустарничкового яруса была более 30 %. Грушанка и рамишия образовывали ярко выраженные скопления, которые в пределах пробной площади не пересекались. Лесной массив является местом прогулок горожан, что ведет к вытаптыванию травяно-кустарничкового яруса, сбору цветущих растений.

6. Сосняк вейниково-ландышевый на вершине сглаженной песчаной дюны (6-е местообитание). Сомкнутость полога древостоя – 0,5. Почвы дерново-подзолистые, хорошо дренированные. Древесный ярус не дифференци-

рован на подъярусы, образован сосной обыкновенной. В подлеске береза повислая, можжевельник обыкновенный. Видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса составило 12 видов с проективным покрытием 80 %. Абсолютным доминантом является ландыш майский, проективное покрытие которого варьировало от 20 до 100 %. Встречались растения суходольных лугов. В данном местообитании формировались хорошо выраженные скопления рамишии, целостность корневищ, на которых формировались парциальные побеги, отражает их вегетативное происхождение.

Результаты и обсуждение

В березняке грушанковом (1-е местообитание) и сосняке березовом с елью разнотравном (3-е местообитание) ценопопуляции грушанки характеризовались как молодые нормальные неполночленные (табл. 2, рис. 1). Формирование бимодального левостороннего онтогенетического спектра с абсолютным максимумом на виргинильных растениях и дополнительным локальным максимумом на растениях средневозрастного онтогенетического состояния (доля которых более 25 %) связано с интенсивным вегетативным размножением и особенностью развития парциальных побегов. Удельная рождаемость составила 0,6 и 0,5 соответственно. Доля парциальных побегов виргинильного онтогенетического состояния, перешедших к цветению на следующий сезон, составила 23 и 18 % соответственно.

Таблица 2

Некоторые демографические показатели
ценопопуляции *P. rotundifolia* в 2017 г.

Местообитания	Показатели				
	Наличие проростков	Тип ЦП Дельта- Омега	Плотность (шт/м ²)	Встреча- емость (%)	Удельная рождаемость
Березняк грушанковый (1-е)	Есть	0,20–0,40 молодая	31,7	50	0,6
Ельник дубовый ландышево- костяничный (2-е)	Есть	0,14–0,28 молодая	17,5	20	0,25
Сосняк березовый с елью разнотравный (3-е)	Отсутствуют	0,22–0,37 молодая	23,7	50	0,5
Сосняк костяничный (5-е)	Отсутствуют	0,28–0,41 молодая	8,6	10	0,0

В условиях ельника дубового ландышево-костяничного (2-е местообитание) формируется инвазионная ценопопуляция (рис. 1) с абсолютным максимумом на растениях прегенеративного периода. Формирование левостороннего онтогенетического спектра связано с процессами вегетативного размножения (удельная рождаемость 0,25) и низкой частотой перехода парциальных побегов виргинильного онтогенетического состояния в генеративный период. Доля цветущих растений составила около 3 %. В сосняке костянич-

ном формируется инвазионно-регрессивная ценопопуляция. В условиях разреженного древостоя доля растений генеративного периода в онтогенетическом спектре была незначительная, что могло быть связано с антропогенным прессингом: вытаптыванием, сбором растений на букет, когда изымались не только цветоносные побеги, но и парциальные побеги целиком, нарушалась целостность подземных корневищ. Процесс вегетативного разрастания был крайне затруднен. Новые парциальные побеги в 2016 и 2017 гг. практически не образовывались. Показатель удельной рождаемости в 2016 г. составил 0,03, в 2017 г. – 0. Низкий показатель величины удельной рождаемости, отражающий интенсивность вегетативного размножения, мог быть связан с засушливыми периодами последних лет (см. табл. 1) и антропогенным прессингом.

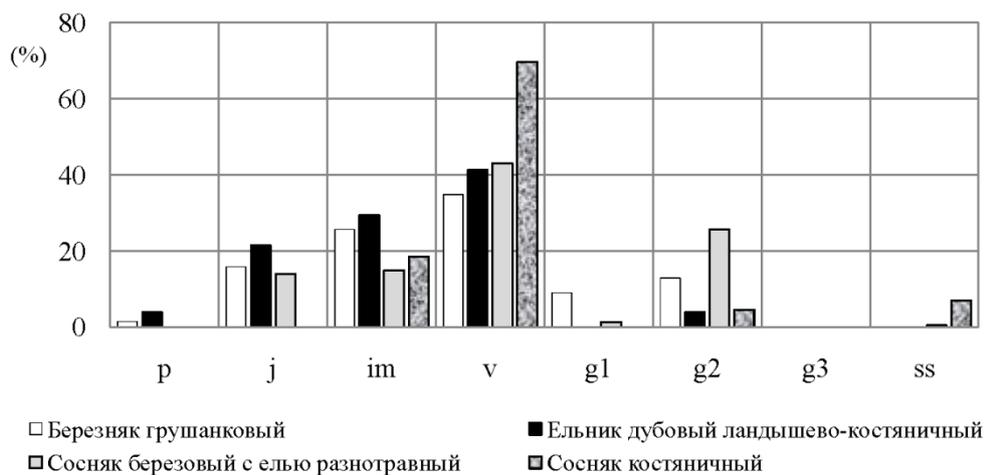


Рис. 1. Спектр онтогенетических состояний *P. rotundifolia*: по оси абсцисс – онтогенетические состояния; по оси ординат – доля парциальных побегов онтогенетических групп (%)

Грушанка круглолистная относится к группе растений, у которых в почках возобновления к концу лета побег будущего года формируется полностью. Высокая температура воздуха на фоне низкого количества выпавших осадков в сезоне 2016 г., вероятно, не способствовала закладке генеративных и вегетативных почек, что могло быть причиной отсутствия рамет вегетативного происхождения в сезоне 2017 г., низкого показателя удельной рождаемости в 2016 г., а также затруднения онтогенетического развития растений. Менее 10 % замаркированных парциальных побегов виргинильного онтогенетического состояния перешли в генеративный период на следующий сезон.

Поддержание численности во всех ценопопуляциях осуществлялось в основном за счет вегетативного разрастания и размножения, в ходе которого формировались парциальные побеги, по морфологическим признакам идентичные особям ювенильного состояния семенного происхождения [12], которые к окончанию вегетационного сезона либо оставались в исходном онтогенетическом состоянии, либо могли перейти в имматурное или виргинильное состояние (рис. 2). Частота перехода побегов ювенильного онтогенетического состояния когорты 2016 г. в следующее состояние в условиях ель-

ника дубового ландышево-костяничного составила немногим более 20 %, сосняке березовом с елью разнотравном – 27 %. Несколько выше (около 40 %) была частота перехода молодых парциальных побегов в более взрослое онтогенетическое состояние в условиях березняка грушанкового, т.е. отмечается последовательное развитие молодых растений. В то же время при отсутствии соответствующих условий растения могут длительное время существовать в одном и том же онтогенетическом состоянии. Вероятно, одним из показателей, который можно использовать при оценке влияния эколого-ценологических условий на развитие парциальных побегов определенного онтогенетического состояния, является их календарный возраст [15] (табл. 3).

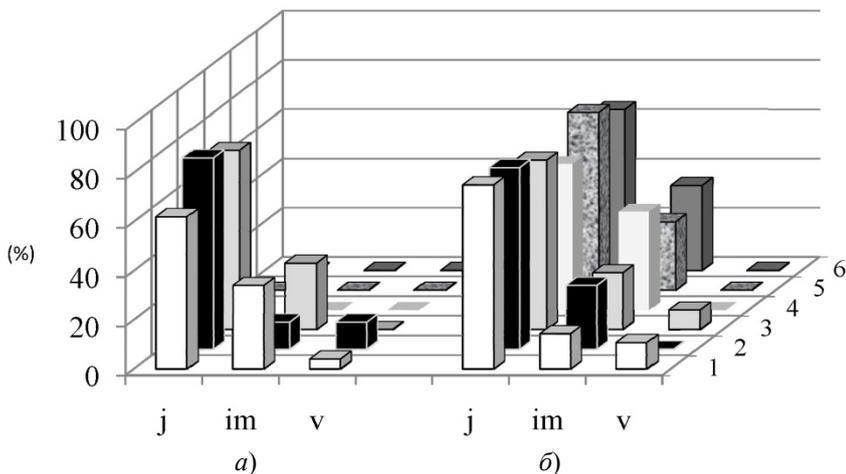


Рис. 2. Развитие парциальных ювенильных побегов вегетативного происхождения когорты 2016 г. в различных местообитаниях. Частота перехода ювенильных парциальных побегов в более взрослую онтогенетическую группу (а – *P. rotundifolia*; б – *O. secunda*).

По оси абсцисс – онтогенетические состояния;
 по оси ординат – доля растений онтогенетических групп (%);
 по оси аппликат – местообитания: 1 – березняк грушанковый; 2 – ельник дубовый ландышево-костяничный; 3 – сосняк березовый с елью разнотравный; 4 – сосняк брусничный; 5 – сосняк костяничный; 6 – сосняк вейниково-ландышевый

Таблица 3

Показатели календарного возраста парциальных побегов *P. rotundifolia* и *O. secunda* виргинильного онтогенетического состояния

Местообитания	<i>P. rotundifolia</i>		<i>O. secunda</i>	
	Me	min–max	Me	min–max
1. Березняк грушанковый	3	2–5	2	1–3
2. Ельник дубовый ландышево-костяничный	3	1–6	3	2–4
3. Сосняк березовый с елью разнотравный	3	2–5	3	1–4
4. Сосняк брусничный	–	–	3	2–4
5. Сосняк костяничный	4	2–7	3	2–4
6. Сосняк вейниково-ландышевый	–	–	3	2–4

Можно отметить, что в ельнике дубовом ландышево-костяничном эколого-ценотические условия препятствовали нормальному развитию растений и переходу их в генеративный период, что способствовало накоплению в ценопопуляции виргинильных растений, возраст которых достигал шести лет. В условиях сосняка костяничного отмечался высокий показатель медианы по признаку «Календарный возраст парциальных побегов», который составил 4 года, абсолютный возраст отдельных парциальных побегов достигал 7 лет (см. табл. 3). Возможно, ухудшение гидрологического режима является одной из причин, препятствующей закладке генеративных почек.

Наличие проростков грушанки в ценопопуляции березняка грушанкового и ельника дубового ландышево-костяничного показывает, что данные условия способствуют реализации полного онтогенеза в жизненном цикле. Нами не были обнаружены проростки грушанки в сосняке березовом с елью разнотравном. Однако о достаточно устойчивом состоянии ценопопуляции может говорить высокий показатель удельной рождаемости – 0,5, нормальные процессы развития растений (27 % парциальных побегов, появившихся в сезоне, перешли в следующее онтогенетическое состояние, диапазон календарного возраста виргинильных парциальных побегов – 2–5), высокая доля растений генеративного периода (см. рис. 1).

В условиях сосняка костяничного подзоны хвойно-широколиственных лесов грушанка встречается фрагментарно, ценопопуляционные локусы приурочены к понижениям в рельефе. Формирующиеся в данных участках рельефа микрогруппировки характеризовались наличием растений бореальной эколого-ценотической группы. Всего было изучено девять микрогруппировок, расположенных в понижениях рельефа, где были представлены растения бореальной ЭЦГ. Только в двух из них были обнаружены скопления грушанки. Экологическая плотность на трансекте размером $15 \times 0,5$ м составила 8,6 шт/м², отмечалась низкая доля цветущих растений (до 5 %). На основе проведенных исследований можно предположить, что ценопопуляция находится в состоянии деградации. Диагностическими критериями являются низкая удельная рождаемость, низкая доля растений генеративного периода, низкая встречаемость растений в сообществе (см. табл. 2). Проростки выявлены не были. Существенное ухудшение состояния ценопопуляции грушанки, как и других растений бореальной эколого-ценотической группы [16], в условиях Республики Татарстан может быть связано с засушливыми периодами последних лет.

Все изученные ценопопуляции рамишии однобокой были нормальные неполноценные, по классификации онтогенетических спектров «Дельта-Омега» [11] – молодые (рис. 3, табл. 4). Формируется бимодальный левосторонний онтогенетический спектр с локальным максимумом на растениях средневозрастного онтогенетического состояния, доля которых варьировала от 16 до 27 %. Абсолютный максимум в онтогенетическом спектре приходился на растения виргинильного состояния, что связано с интенсивными процессами образования парциальных побегов из почек возобновления на корневищах. Проростки были обнаружены в тех же местообитаниях, что и проростки грушанки (в березняке грушанковом, ельнике дубовом ландышево-костяничном), что свидетельствует о том, что регенерационные ниши этих видов сходны. В то же время в сосновых лесах и подзоны южной тайги, и подзоны хвойно-широколиственных лесов отсутствие проростков не отража-

ло уязвимость ценопопуляции. Поддержание численности ценопопуляции осуществляется за счет интенсивного процесса вегетативного размножения, о чем свидетельствует высокий показатель удельной рождаемости, который варьировал от 0,1 до 0,9, не отмечалось затруднений в переходе молодых парциальных побегов в более взрослые онтогенетические состояния. От 30 до 40 % вновь образованных парциальных побегов в течение сезона переходят в более взрослое онтогенетическое состояние (см. рис. 2, табл. 3).

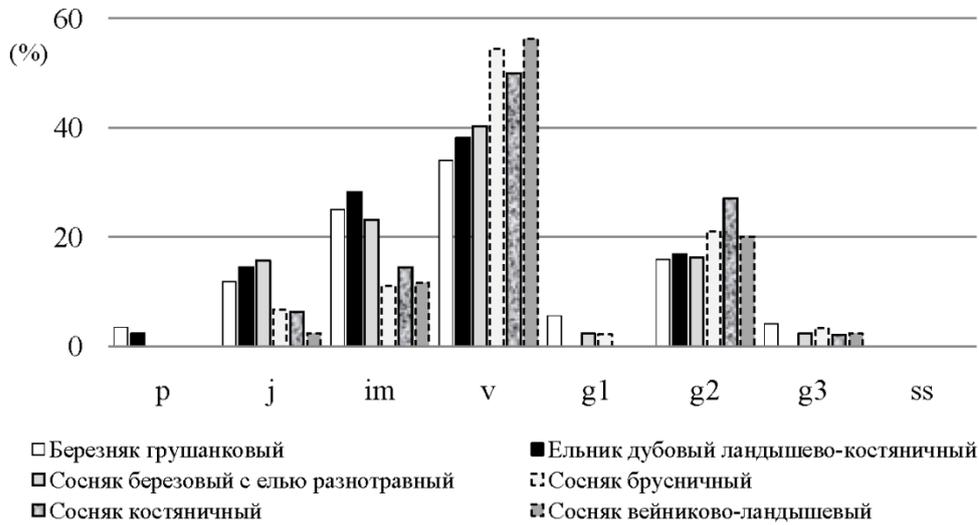


Рис. 3. Спектр онтогенетических состояний *O. secunda*.
По оси абсцисс – онтогенетические состояния;
по оси ординат – доля рамет онтогенетических групп (%)

Таблица 4

Некоторые демографические показатели
ценопопуляций *O. secunda* в 2017 г.

Местообитания	Показатели				
	Наличие проростков	Тип ЦП дельта-омега	Плотность	Встречаемость (%)	Удельная рождаемость
1. Березняк грушанковый	Есть	0,24–0,41 Молодая	41,9	80	0,7
2. Ельник дубовый с пихтой	Есть	0,19–0,38 Молодая	16,3	30	0,2
3. Сосняк березово-еловый	Отсутствуют	0,25–0,41 Молодая	48,4	60	0,9
4. Сосняк брусничный	Отсутствуют	0,22–0,49 Молодая	21,5	20	0,2
5. Сосняк сложный	Отсутствуют	0,28–0,52 Молодая	11,9	30	0,1
6. Сосняк вейниково-ландышевый	Отсутствуют	0,27–0,47 Молодая	17,1	10	0,2

Анализ календарного возраста парциальных побегов виргинильного онтогенетического состояния также не выявил разницу между ценопопуляциями. Можно отметить более быстрое развитие растений виргинильного онтогенетического состояния в березняке грушанковом по сравнению с растениями из других ценопопуляций, в то же время статистически достоверных различий выявлено не было ($P > 0,05$).

Благодаря более широкому пределу выносливости рамишии [7] ее ценопопуляции могут успешно существовать как в фитоценозах, где условия способствуют выживанию проростков и осуществляется полный жизненный цикл, так и в фитоценозах, где укоренение проростков не происходит, при этом имеет место сокращенный онтогенез, а поддержание численности происходит за счет вегетативного размножения. Так, условия сосновых лесов не способствовали прорастанию семян и выживанию проростков, их наличие отмечалось в ценопопуляциях, существующих в условиях достаточного увлажнения, однако ценопопуляции характеризовались стабильностью.

В зоне хвойно-широколиственных лесов не были обнаружены проростки рамишии. Однако способность поддерживать численность ценопопуляции на освоенной ранее территории за счет вегетативного разрастания (удельная рождаемость составила 0,1–0,2), высокая доля генеративных растений отражают устойчивое состояние ценопопуляции.

Заключение

Сходные типы возрастных спектров ценопопуляций *P. rotundifolia* формировались на основе различных динамических процессов. В березняке грушанковом, сосняке березовом с елью разнотравном формирование бимодального спектра связано с интенсивным процессом вегетативного размножения, в ельнике дубовом ландышево-костяничном, в сосняке костяничном – с затруднением перехода парциальных побегов виргинильного онтогенетического состояния в генеративный период.

В зоне южной тайги изученные ценопопуляции *P. rotundifolia* и *O. secunda* характеризовались стабильным состоянием, о чем свидетельствует интенсивный процесс вегетативного размножения, наличие проростков. Исследованная ценопопуляция *P. rotundifolia* в сосняке костяничном подзоны хвойно-широколиственных лесов находилась в состоянии деградации, что связано с наблюдаемой тенденцией снижения интенсивности вегетативного размножения, замедленным развитием растений прегенеративного состояния. Для *O. secunda* проростки и особи семенного происхождения в сосновых лесах подзоны хвойно-широколиственных лесов нами обнаружены не были. Однако о стабильном состоянии ценопопуляции свидетельствуют и интенсивные процессы вегетативного размножения, и последовательные процессы перехода парциальных побегов в более взрослое онтогенетическое состояние к окончанию вегетационного сезона, и высокая доля растений генеративного периода в онтогенетическом спектре.

Библиографический список

1. Работнов, Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т. А. Работнов // Проблемы ботаники. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 1. – С. 465–483.
2. Динамика ценопопуляций растений / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, Л. Е. Гатцук [и др.] ; отв. ред. Т. И. Серебрякова. – Москва : Наука, 1985. – 206 с.

3. **Заугольнова, Л. Б.** Критическое состояние ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, Р. В. Попадюк // Проблемы устойчивости биологических систем. – Москва : Наука, 1992. – С. 51–59.
4. **Клименко, А. А.** Устойчивость и динамика популяций редких видов растений на охраняемых природных территориях / А. А. Клименко, Ю. А. Злобин // Успехи современной биологии. – 2014. – № 2. – С. 181–191.
5. **Буш, А. Е.** Семейство *PYROLACEAE* / А. Е. Буш // Флора СССР : в 30 т. – Москва ; Ленинград, 1952. – Т. 18. – С. 2–19.
6. **Бобров, Ю. А.** Грушанковые России / Ю. А. Бобров. – Киров : ВятГГУ, 2009. – 137 с.
7. **Губанов, И. А.** *Pyrola rotundifolia* L. / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров // Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 520 с.
8. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О. В. Смирновой. – Москва, 2004. – Кн. 1. – 479 с. ; кн. 2. – 575 с.
9. Изменения климата на территории Приволжского федерального округа в последние десятилетия и их взаимосвязь с геофизическими факторами / Ю. П. Переведенцев, К. М. Шангалинский, Н. А. Важнова, Э. П. Наумов, А. В. Шумихина // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. – 2012. – № 4. – С. 122–135.
10. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура) / отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. – Москва : Наука, 1976. – 217 с.
11. **Животовский, Л. А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
12. **Ведерникова, О. П.** Онтогенез грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) / О. П. Ведерникова, Т. А. Полянская, О. Ю. Романова // Онтогенетический атлас лекарственных растений : учеб. пособие / ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : Стринг, 2004. – Т. IV. – С. 161–168.
13. **Гиляров, А. М.** Популяционная экология / А. М. Гиляров. – Москва : Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.
14. Современные подходы к описанию структуры растения / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. – Киров, 2008. – 355 с.
15. **Прокопьева, Л. В.** Календарный и биологический возраст парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. / Л. В. Прокопьева, Н. В. Глотов // Методы популяционной биологии : сб. материалов докл. VII Всерос. популяционного семинара / отв. ред. Н. В. Глотов. – Сыктывкар, 2004. – Ч. 2. – С. 166, 167.
16. **Ибрагимова, А. Ф.** Особенности популяционной динамики *Picea fennica* (Regel.) Kom. в хвойно-широколиственных лесах на южной границе ареала / А. Ф. Ибрагимова, М. Б. Фардеева // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. – 2017. – Т. 27, вып. 1. – С. 22–32.

References

1. Rabotnov T. A. *Problemy botaniki* [Botanical problems]. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1950, iss. 1, pp. 465–483. [In Russian]
2. Zhukova L. A., Zaugol'nova L. B., Gattsuk L. E. et al. *Dinamika tsenopopulyatsiy rasteniy* [Plant cenopopulation dynamics]. Moscow: Nauka, 1985, 206 p. [In Russian]
3. Zaugol'nova L. B., Zhukova L. A., Popadyuk R. V. *Problemy ustoychivosti biologicheskikh system* [Problems of stable biological systems]. Moscow: Nauka, 1992, pp. 51–59. [In Russian]
4. Klimentko A. A., Zlobin Yu. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Progress of modern biology]. 2014, no. 2, pp. 181–191. [In Russian]

5. Bush A. E. *Flora SSSR: v 30 t.* [The flora of the USSR: in 30 volumes]. Moscow; Leningrad, 1952, vol. 18, pp. 2–19. [In Russian]
6. Bobrov Yu. A. *Grushankovye Rossii* [Pyrolaceae of Russia]. Kirov: VyatGGU, 2009, 137 p. [In Russian]
7. Gubanov I. A., Kiseleva K. V., Novikov V. S., Tikhomirov V. N. *Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii. T. 3. Pokrytosemennye (dvudol'nye: razdel'nolepnyye)* [Illustrated identifier of plants of Middle Russia. Vol. 3. Angiosperms (dicotyledonous: choripetalous)]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004, 520 p. [In Russian]
8. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East European forests: the Holocene history and modern times]. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow, 2004, bk. 1, 479 p.; bk. 2, 575 p. [In Russian]
9. Perevedentsev Yu. P., Shantalinskiy K. M., Vazhnova N. A., Naumov E. P., Shumikhina A. V. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle* [Bulletin of Udmurt University. Biology. Geosciences]. 2012, no. 4, pp. 122–135. [In Russian]
10. *Tsenopopulyatsii rasteniy (Osnovnye ponyatiya i struktura)* [Cenopopulations of plants (Basic notions and structure)]. Execut. eds. A. A. Uranov, T. I. Serebryakova. Moscow: Nauka, 1976, 217 p. [In Russian]
11. Zhivotovskiy L. A. *Ekologiya* [Ecology]. 2001, no. 1, pp. 3–7. [In Russian]
12. Vedernikova O. P., Polyanskaya T. A., Romanova O. Yu. *Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rasteniy: ucheb. posobie* [Ontogenetic atlas of medicinal plants: teaching aid]. Yoshkar-Ola: String, 2004, vol. IV, pp. 161–168. [In Russian]
13. Gilyarov A. M. *Populyatsionnaya ekologiya* [Population ecology]. Moscow: Izd-vo MGU, 1990, 191 p. [In Russian]
14. *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya* [Modern approaches to describing plant structure]. Eds. N. P. Savinykh, Yu. A. Bobrov. Kirov, 2008, 355 p. [In Russian]
15. Prokop'eva L. V., Glotov N. V. *Metody populyatsionnoy biologii: sb. materialov dokl. VII Vseros. populyatsionnogo seminara* [Methods of population biology: proceedings of VII All-Russian population seminar]. Syktyvkar, 2004, part 2, pp. 166, 167. [In Russian]
16. Ibragimova A. F., Fardeeva M. B. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle* [Bulletin of Udmurt University. Biology. Geosciences]. 2017, vol. 27, iss. 1, pp. 22–32. [In Russian]

Дубровная Светлана Алексеевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра фармации, Институт
фундаментальной медицины и биологии,
Казанский (Приволжский) федеральный
университет (Россия, г. Казань,
ул. Кремлевская, 18)

E-mail: sdubrovnaya@inbox.ru

Dubrovная Svetlana Alekseevna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of pharmacy,
Institute of Fundamental Medicine
and Biology, Kazan (Volga region) Federal
University (18 Kremlyovskaya street,
Kazan, Russia)

Мавлюдова Ляйля Усмановна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра фармации, Институт
фундаментальной медицины и биологии,
Казанский (Приволжский) федеральный
университет (Россия, г. Казань,
ул. Кремлевская, 18)

E-mail: laila.ma@mail.ru

Mavlyudova Lyaylya Usmanovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of pharmacy,
Institute of Fundamental Medicine
and Biology, Kazan (Volga region) Federal
University (18 Kremlyovskaya street,
Kazan, Russia)

Образец цитирования:

Дубровная, С. А. Онтогенетическая структура и анализ состояния ценопопуляций *Pyrola rotundifolia* и *Orthilia secunda* в отдельных частях ареала / С. А. Дубровная, Л. У. Мавлюдова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 35–49. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-4.

УДК 591.16:597.8

DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-5

А. А. Кидов, Е. А. Шиманская, А. Д. Аскендеров, Е. А. Немыко

ПРИМЕНЕНИЕ ГОРМОНАЛЬНОЙ СТИМУЛЯЦИИ ДЛЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ТРИТОНА КАРЕЛИНА, *TRITURUS KARELINII* В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Аннотация.

Актуальность и цели. Тритон Карелина, *Triturus karelinii* – крымско-кавказский вид, населяющий предгорные и горные леса. Внесен в Красные книги Российской Федерации и ряда северокавказских регионов. В Дагестане расположена северо-восточная периферия ареала. В этой республике вид не отмечен на особо охраняемых природных территориях и является наиболее уязвимым. Перспективным методом сохранения тритона Карелина в Дагестане является искусственное разведение и вселение в новые водоемы в пределах ареала. Цель данной работы: характеристика репродуктивных показателей тритона Карелина дагестанской популяции в лабораторных условиях при использовании гормональной стимуляции размножения.

Материалы и методы. В работе были использованы 10 пар тритонов из Табасаранского района Дагестана. Животных содержали парами в пластиковых контейнерах, наполненных 3 л воды. Кормили тритонов через день личинками хирономид (мотыль). Размножение стимулировали инъекцией сурфагона. Самкам трижды вводили в брюхо по 12,5 мкг гормона на особь с интервалом в сутки. Самцов стимулировали той же дозой гормона, но только один раз. Отмечали брачное поведение самцов и случаи откладки яиц. Яйца из контейнера изымали ежедневно. Яйца, предличинок и личинок измеряли по стандартным методикам.

Результаты. Из десяти самок размножались только восемь. Первые яйца у разных самок были отмечены в период с 19 по 29 января через 2–12 сут после последней гормональной инъекции. Откладка яиц самками тритона Карелина продолжалась 81–133 сут. Общее число отложенных одной самкой яиц составляло 59–170 штук. Рассчитанная среднесуточная плодовитость равнялась 0,6–1,3 яиц. Наибольшая плодовитость у самок наблюдалась в первый месяц размножения (январь), а затем резко снижалась к маю. Наибольший диаметр отложенных яиц варьировал в пределах от 3,6 до 5,5 мм, а наименьший диаметр – от 2,4 до 3,8 мм. Инкубация яиц при температуре воды 16–19 °С длилась 15 сут. Общая длина тела с хвостом у выходящих из яиц предличинок составила 9,0–9,8 мм. Длительность периода от выхода из яйца до начала экзогенного питания при температуре воды 17–20,5 °С равнялась 4–7 сут. Общая длина личинки при начале питания составляла 9,7–10,2 мм. Последние случаи откладки яиц у разных самок отмечались в период с 9 апреля по 1 июня.

© Кидов А. А., Шиманская Е. А., Аскендеров А. Д., Немыко Е. А., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Выводы. Авторы отмечают, что применение гормональных инъекций оправдано для стимуляции размножения у тритона Карелина. Это позволяет форсировать сроки начала икрометания.

Ключевые слова: тритон Карелина, *Triturus karelinii*, репродуктивная биология, Дагестан, гормональная стимуляция, зоокультура.

A. A. Kidov, E. A. Shimanskaya, A. D. Askenderov, E. A. Nemyko

THE USE OF HORMONAL STIMULATION FOR REPRODUCTION OF THE KARELIN'S NEWT, *TRITURUS KARELINII* IN LABORATORY CONDITIONS

Abstract.

Background. The Karelin's newt, *Triturus karelinii* – Crimean and Caucasian species, inhabiting mountain and foothill forests. This newt included in the Red Data Books of the Russian Federation and a number of North Caucasus regions. The North-Eastern periphery of the species distribution is located in Dagestan. In this Republic, the species is not recorded in specially protected natural territories and is the most vulnerable. A current conservation method of the Karelin's newt in Dagestan is captive breeding and introduction into new ponds within the native areal. Purpose of this work: research of reproductive characteristics in the Karelin's newt in captivity with use of hormonal stimulation of breeding.

Materials and methods. 10 pairs of newts from Tabasaran administrative district of Dagestan were used in the work. Per pair of animals was kept in plastic containers filled with 3 liters of water. Newts were fed through the day, larvae of chironomids (bloodworms). Reproduction was stimulated by injection of surfagon. To females three times were injected into the belly through the day with 12,5 mg of hormone on per newt. Males were stimulated by the same dose of hormone, but only once. We noted the mating behavior of males and cases of oviposition. Eggs from the containers seized on a daily basis. Eggs, pre-larvae and larvae were measured by standard methods.

Results. Of the ten females, only eight bred. The first eggs from different females were provided in the period from 19 to 29 January 2 to 12 days after the last hormonal injection. Oviposition by females of the Karelin's newt continued 81–133 days. Oviposition by females of the Karelin's newt continued 81–133 days. Calculated mean daily fertility was equal to 0,6–1,3 eggs. The highest fertility in females was observed in the first month of reproduction (January), and then sharply decreased by May. The largest diameter of laid eggs varied from 3,6 to 5,5 mm and the smallest diameter from 2,4 mm to 3,8 mm. Incubation of eggs at water temperature 16–19 °C lasted 15 days. The total length of the body and tail at the pre-larvae was 9,0–9,8 mm. The duration of the period from the exit from the egg to the beginning of exogenous feeding at a water temperature of 17,0–20,5 °C was 4–7 days. The total length of the larvae at the beginning of feeding was 9,7–10,2 mm. The last cases of oviposition in different females were observed in the period from April 9 to June 1.

Conclusions. The authors note that the use of hormonal injections is advisable for reproduction stimulate of the Karelin's newt. This method allows you to force the start of oviposition.

Keywords: the Karelin's newt, *Triturus karelinii*, reproductive biology, Dagestan, hormonal stimulation, zooculture.

Введение

В зоокультуре земноводных все большее распространение получают современные методы получения потомства, в том числе с помощью гормо-

нальной стимуляции полового поведения, формирования зрелых гамет и последующего размножения [1–3]. Применение инъекций синтетического аналога ганадотропного гипоталамического нейрогормона люлеберина (сурфагон) уже позволило получить в искусственных условиях потомство от ряда редких, исчезающих и малоизученных амфибий [4–7]. Несмотря на то, что для многих видов земноводных размножения можно добиться и имитацией естественной сезонности (зимовка, дождевание, изменение температуры содержания) [8–11], использование инвазийных методов гормональной стимуляции способствует форсификации этого процесса [12].

Оправдано применение гормональной инъекции и для индуцирования репродуктивного поведения амфибий, пойманных в природе и впервые размножающихся в неволе. Как правило, в дальнейшем эти животные уже не требуют применения инвазийной стимуляции воспроизводства, и процесс получения потомства нередко запускается лишь искусственным изменением температурного режима и фотопериода [12].

Тритон Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) по современным представлениям – крымско-кавказский вид, распространенный в России, Иране, Азербайджане, Грузии, Южной Осетии, Абхазии и Турции [13–16]. В Дагестане находится крайняя северо-восточная периферия ареала этого вида. Административно все точки находок тритона Карелина в республике расположены в пределах Буйнакского, Сергокалинского, Кайтагского, Табасаранского, Сулейман-Стальского и Курахского районов [17]. Как и в других частях ареала [18], *T. karelinii* в Дагестане приурочен к лесному поясу [17]. Учитывая усиливающуюся аридизацию климата на Кавказе [19], сведение лесов и деградацию нерестовых водоемов [17], вид в республике оказался в числе наиболее уязвимых. Отсутствие тритона Карелина на особо охраняемых территориях федерального значения в Дагестане снижает вероятность его сохранения в регионе. В Красной книге Республики Дагестан отмечается, что «необходимо проведение мониторинга популяций тритона Карелина, придание природоохранного статуса территориям, которые пересекают его ареал, а также создание искусственных водоемов, подходящих для нереста животных» [20].

Также перспективным представляется создание размножающихся групп в лабораторных условиях для последующего выпуска в природу [4, 12]. Это облегчается неприхотливостью тритона Карелина в зоокультуре, ускоренным достижением половой зрелости в лабораторных условиях и высокой плодовитостью [21–23].

В то же время пойманные в природе животные нередко имеют низкую репродуктивную активность в первый сезон размножения и нуждаются в дополнительной стимуляции. В настоящем сообщении мы расскажем о нашем опыте получения потомства от тритонов Карелина дагестанской популяции с помощью гормональной стимуляции.

Материалы и методы

Взрослые тритоны (10 пар) были отловлены в период размножения в мае 2017 г. в эфемерном водоеме на участке послелесного луга на окраине буково-грабового леса в окрестностях села Ерсси (41° 58' с. ш.; 48° 00' в. д.; 650 м над уровнем моря) Табасаранского района Республики Дагестан.

Сразу после поимки животных содержали попарно в расположенных на подоконниках лабораторного кабинета зоокультуры (кафедра зоологии РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева, г. Москва) полипропиленовых контейнерах марки «Самла» (производитель – ИКЕА, Россия) размером $28 \times 19 \times 14$ см и наполненные 5 л воды. Животных содержали при естественном освещении, а температуру регулировали открытием окон. Подмену 1/3 объема воды на отстоянную с теми же характеристиками осуществляли дважды в неделю. Основным кормом для взрослых животных служили размороженные личинки хирономид (мотыль), которых предлагали тритонам трижды в неделю. В качестве субстрата для откладки яиц в контейнерах постоянно находился живой яванский мох, *Vesicularia dubyana* (Müll. Hal.) Broth. (1908).

Для стимуляции полового поведения и икрометания применяли инъекции сурфагона, растворенного в дистиллированной воде в концентрации 100 мкг/мл. Самкам внутривенно вводили по 12,5 мкг гормона на особь с интервалом в сутки 15, 16 и 17 января 2018 г. Самцов инъекцировали той же дозой гормона, но однократно, только 15 января.

Ежедневно аквариумными термометрами марки Barbus (производитель – «Барбус», Россия) фиксировали температуру воды в контейнерах с погрешностью 0,5 °С, а также проявления полового поведения животных (брачные «танцы» самцов, откладка сперматофоров), случаи откладки яиц.

За период икрометания принимали период от первого найденного в контейнере яйца до последнего. Общей плодовитостью считали сумму всех найденных яиц за период икрометания. Среднесуточную плодовитость рассчитывали делением значений общей плодовитости на длительность периода икрометания.

Полученные яйца изымали ежедневно, измеряли их наибольший и наименьший диаметры. Инкубацию яиц проводили отдельными порциями, от каждого дня откладки, в полипропиленовых контейнерах размером $28 \times 19 \times 14$ см и полезным объемом 3 л. Подмену 1/3 объема воды осуществляли через день.

За длительность эмбриогенеза принимали период от откладки яйца до начала личинкой экзогенного питания. В качестве стартового корма личинкам предлагали живых науплиусов артемии, *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), полученных в лабораторных условиях. В последующем, до метаморфоза, молодых тритонов кормили размороженным мотылем.

Все измерения осуществляли с помощью электронного штангенциркуля марки Solar Digital Caliper (производитель – «Xueliee», КНР) с погрешностью 0,1 мм и электронных весов марки Масса-К ВК-300 (производитель – «Масса-К», Россия) с погрешностью 0,005 г.

С помощью программы *Microsoft Excel* рассчитывали среднее арифметическое значение признака (M) и его ошибку (m), а также стандартное отклонение (SD).

Результаты

Самки тритона Карелина ($n = 10$) перед началом исследований осенью 2018 г. имели длину тела (L) 61,7–72,5 мм (в среднем $67,8 \pm 1,22$, $SD = 3,65$), а хвоста (L_{cd}) 62,1–82,2 мм ($72,6 \pm 1,99$, $SD = 5,97$) при массе 11,09–20,67 г ($17,1 \pm 0,97$; $SD = 2,92$). Самцы ($n = 10$) в этот период были с длиной тела (L)

60–68,8 мм (в среднем $63,7 \pm 1,10$, $SD = 3,12$), хвоста (L_{cd}) 42,1–72,5 мм ($60,7 \pm 3,36$, $SD = 9,49$) и массой 11,71–15,96 г ($13,2 \pm 0,45$, $SD = 1,26$).

Самцы тритона Карелина начали проявлять весь арсенал репродуктивного поведения, включая брачные танцы и откладку сперматофоров, уже в первые сутки после инъекции сурфагоном.

Из десяти отловленных самок к икрометанию в 2018 г. приступили только восемь. Длина тела размножающихся самок составила 61,7–72,5 мм (в среднем $67,8 \pm 1,22$; $SD = 3,65$) при массе 11,09–20,67 г ($17,1 \pm 0,97$; $SD = 2,92$).

Первые кладки у разных самок были отмечены в период с 19 по 29 января, т.е. спустя 2–12 сут после последней инъекции, и приходились на установление температуры воды 11,0–17,0 °С, в среднем $14,0 \pm 0,69$, $SD = 1,85$ ($n = 8$).

Откладка яиц самками тритона Карелина продолжалась 2,5–4,5 месяца (81–133 сут), составляя в среднем $100,5 \pm 12,9$ сут ($SD = 38,7$; $n = 8$). Общее число отложенных за сезон размножения яиц у разных самок варьировало довольно сильно: самая фертильная самка в этом сезоне (170 яиц) превосходила показатели наименее плодовой (59 яиц) в 2,83 раза. Средняя общая плодовитость по восьми размножавшимся самкам составила $77,2 \pm 17,8$ штук яиц ($SD = 53,6$). Рассчитанная среднесуточная плодовитость варьировала у разных самок в пределах 0,6–1,3 штук яиц при средних значениях $0,9 \pm 0,1$ ($SD = 0,3$).

В целом самки из дагестанской популяции в лабораторных условиях характеризовались значительно меньшей плодовитостью, чем конспецифики из Азербайджанского Тальша в зоокультуре [12, 21–22], но этот показатель соответствовал данным, приводимым в целом для вида в природе [18].

Всего репродуктивный период у всех самок тритона Карелина дагестанской популяции в лабораторных условиях длился 6 месяцев (рис. 1). С января по апрель все самки откладывали икру, а начиная с мая доля размножающихся самок пошла на убыль. В июле и последующие месяцы случаев икрометания ни у одной из самок отмечено не было.

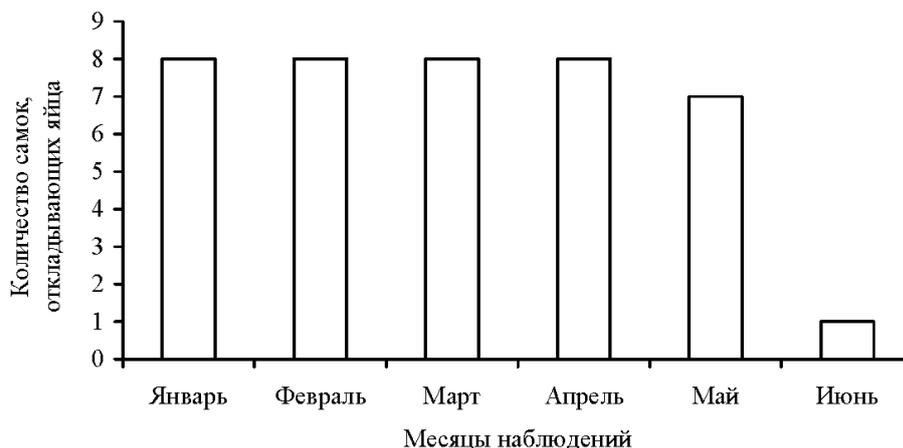


Рис. 1. Период икрометания у самок тритона Карелина в лабораторных условиях

Наибольшая плодовитость у самок наблюдалась в первый месяц размножения (январь), а затем резко снижалась, окончательно затухая к концу весны (май) (рис. 2). Таким образом, максимальное количество яиц было отложено самкой в январе (67 штук), а средние значения колебались от 3 до 8 яиц во все месяцы размножения.

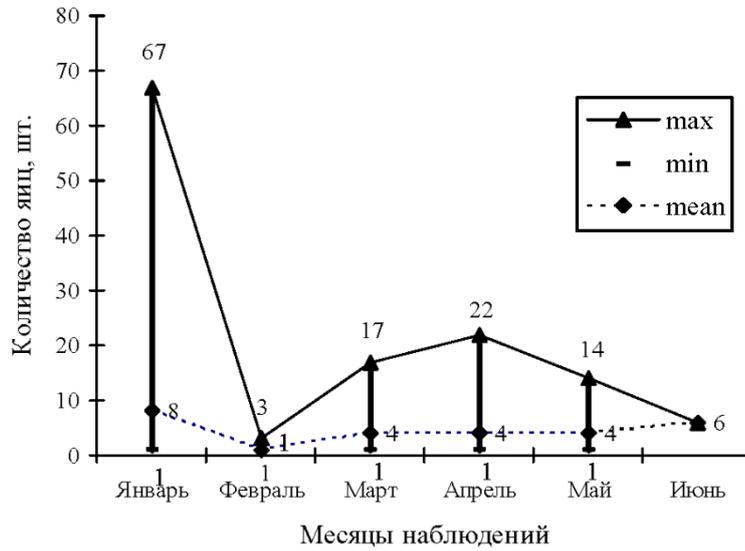


Рис. 2. Динамика плодовитости самок тритона Карелина по месяцам исследования

Среднесуточная плодовитость также была максимальной в начале января и уже после первой недели пошла на спад (рис. 3).

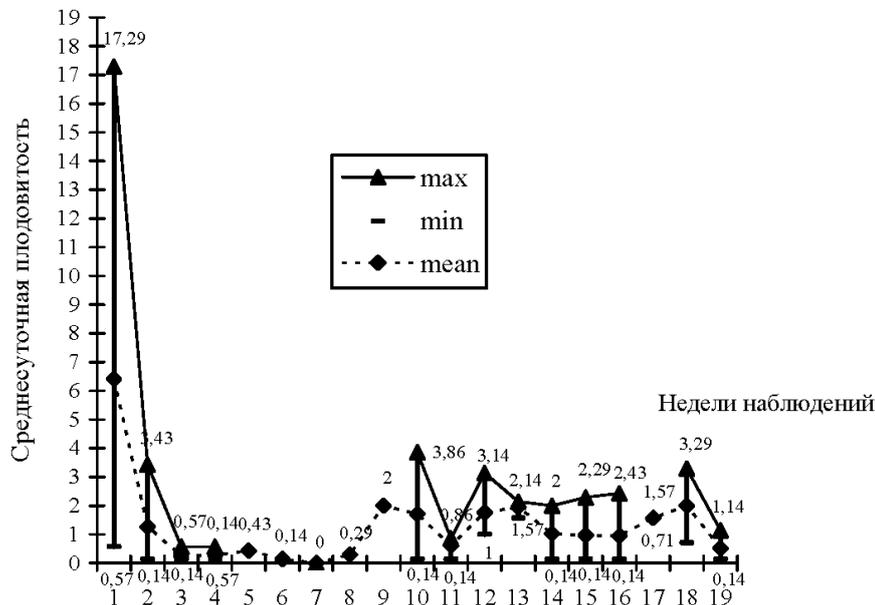


Рис. 3. Динамика рассчитанной среднесуточной плодовитости самок тритона Карелина по неделям исследования

Наибольший диаметр отложенных яиц ($n = 58$) у тритона Карелина в первые сутки после откладки варьировал в пределах от 3,6 до 5,5 мм (в среднем $4,4 \pm 0,11$; $SD = 0,40$), а наименьший – от 2,4 до 3,8 мм ($2,9 \pm 0,13$; $SD = 0,37$).

Инкубация яиц до выхода предличинок из оболочек при температуре воды 16–19 °С длилась 15 сут. Общая длина тела с хвостом у предличинок ($n = 9$) составила от 9,0–9,8 мм (в среднем $9,6 \pm 0,24$; $SD = 0,15$).

Длительность эмбриогенеза от вылупления до перехода на экзогенное питание при температуре воды 17,0–20,5 °С равнялась 4–7 сут. Общая длина личинки при начале внешнего питания ($n = 9$) составляла 9,7–10,2 мм ($9,9 \pm 0,18$; $SD = 0,21$).

Последние случаи откладки яиц у разных самок отмечались в период с 9 апреля по 1 июня при температуре воды в контейнерах 18–21 °С, в среднем $19,9 \pm 0,37$, $SD = 0,99$ ($n = 8$).

Таким образом, применение гормональных инъекций позволило существенно форсировать сроки наступления икрометания у тритонов Карелина. Размерные показатели яиц и полученной молоди лежали в пределах изменчивости для вида. Из-за непродолжительного периода откладки яиц плодовитость самок этого вида из дагестанской популяции была существенно ниже, чем у конспецификов из Азербайджанского Тальша, длительное время содержавшихся в искусственных условиях [12, 21–22]. Вероятно, это обусловлено неполной адаптацией пойманных в природе животных к первому сезону размножения в лаборатории. В то же время стоит ожидать улучшения репродуктивных показателей самок при дальнейшем разведении, так как ранее отмечалось значительное увеличение длительности периода откладки яиц и среднесуточной плодовитости у тритонов Карелина из другой популяции (Тальш) при многолетнем разведении в неволе [12, 21–22].

Библиографический список

1. Современные технологии разведения амфибий / В. К. Утешев, С. А. Каурова, Н. В. Шишова, А. А. Манохин, Е. Г. Мельникова, Э. Н. Гахова // Праці Українського герпетологічного товариства. – 2013. – № 4. – С. 175–183.
2. Ananjeva, N. B. Strategies for conservation of endangered amphibian and reptile species / N. B. Ananjeva, N. L. Orlov, V. K. Uteshev, E. N. Gakhova // Biology Bulletin. – 2015. – Т. 42, № 5. – С. 432–439.
3. Comparison of the modern reproductive technologies for amphibians and reptiles / N. B. Ananjeva, V. K. Uteshev, N. L. Orlov, S. A. Ryabov, E. N. Gakhova, S. A. Kaurova, L. I. Kramarova, N. V. Shishova, R. K. Browne // Russian Journal of Herpetology. – 2017. – Т. 24, № 4. – С. 275–290.
4. Утешев, В. К. Первый опыт размножения тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) с использованием оплодотворения икры уринальной спермой / В. К. Утешев, А. А. Кидов, С. А. Каурова, Н. В. Шишова // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, № 6-1. – С. 3090–3092.
5. The first captive breeding of the Eichwald's toad (*Bufo eichwaldi*) / A. A. Kidov, K. A. Matushkina, V. K. Uteshev, A. L. Timoshina, E. G. Kovrina // Russian Journal of Herpetology. – 2014. – Vol. 21, № 1. – P. 40–46.
6. Размножение гирканской лягушки (*Rana macrocnemis pseudodalmatina* Eiselt et Schmidtler, 1971) в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина,

- С. А. Блинова, К. А. Африн, Э. Г. Коврина, А. А. Бакшеева // Современная герпетология. – 2015. – Т. 15, № 3/4. – С. 109–113.
7. Первый случай размножения жабы Латаста, *Bufores latastii* (Boulenger, 1882) в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, С. Н. Литвинчук, С. А. Блинова, К. А. Африн, Э. Г. Коврина // Современная герпетология. – 2016. – Т. 16, № 1/2. – С. 20–26.
 8. **Кудрявцев, С. В.** Террариум и его обитатели / С. В. Кудрявцев, В. Е. Фролов, А. В. Королев. – Москва : Лесная промышленность, 1991. – 349 с.
 9. **Кидов, А. А.** Заметки к репродуктивной биологии малоазиатского тритона, *Ommatotriton ophryticus* (Berthold, 1846) на северо-восточной периферии ареала / А. А. Кидов, К. А. Матушкина // Вестник Чувашского государственного педагогического университета имени И. Я. Яковлева. – 2017. – № 3 (95). – С. 3–9.
 10. Лабораторное разведение серых жаб Кавказа (*Bufo eichwaldi* и *B. verrucosissimus*) без применения гормональной стимуляции / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, К. А. Африн, С. А. Блинова, А. Л. Тимошина, Э. Г. Коврина // Современная герпетология. – 2014. – Т. 14, № 1/2. – С. 19–26.
 11. **Кидов, А. А.** Размножение тритона Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) в искусственных условиях / А. А. Кидов, Е. А. Немыко // Современная герпетология. – 2018. – Т. 18, № 3/4. – С. 125–134.
 12. **Кидов, А. А.** Первые результаты лабораторного размножения и реинтродукции тритона Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 тальшской популяции / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, К. А. Африн // Вестник Бурятского государственного университета. – 2015. – № 4-1. – С. 81–89.
 13. **Литвинчук, С. Н.** Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран / С. Н. Литвинчук, Л. Я. Боркин. – Санкт-Петербург : Европейский дом, 2009. – 592 с.
 14. **Wielstra, B.** Description of a new species of crested newt, previously subsumed in *Triturus ivanbureschi* (Amphibia: Caudata: Salamandridae) / B. Wielstra, J. W. Arntzen // Zootaxa. – 2016. – Vol. 4109. – P. 73–80.
 15. A revised taxonomy of crested newts in the *Triturus karelinii* group (Amphibia: Caudata: Salamandridae), with the description of a new species / B. Wielstra, S. N. Litvinchuk, B. Naumov, N. Tzankov, J. W. Arntzen // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3682. – P. 441–453.
 16. Амфибии и рептилии Южной Осетии / Б. С. Туниев, К. Ю. Лотиев, С. Б. Туниев, В. Н. Габаев, А. А. Кидов // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2017. – Т. 2, № 2. – С. 1–23.
 17. **Аскендеров, А. Д.** Земноводные Дагестана: распространение, экология, охрана : дис. ... канд. биол. наук / Аскендеров А. Д. – Махачкала, 2017. – 223 с.
 18. **Кузьмин, С. Л.** Земноводные бывшего СССР / С. Л. Кузьмин. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 370 с.
 19. **Литвинчук, С. Н.** Распространение и природоохранный статус малоазиатского тритона, *Ommatotriton ophryticus* (Amphibia: Caudata) / С. Н. Литвинчук // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2017. – Т. 2, № 1. – С. 1–6.
 20. **Мазанаева, Л. Ф.** Тритон Карелина – *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) / Л. Ф. Мазанаева, А. Д. Аскендеров // Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала, 2009. – С. 373–374.
 21. **Кидов, А. А.** Некоторые аспекты размножения тритона Карелина, *Triturus karelinii* Strauch, 1870 тальшской популяции в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина, К. А. Африн // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3, Биология. – 2016. – № 3. – С. 54–57.
 22. Репродуктивная характеристика самок тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) в лабораторных условиях / А. А. Кидов, К. А. Матушкина,

Е. А. Шиманская, Т. Н. Царькова, Е. А. Немыко // Вестник Чувашского государственного педагогического университета имени И. Я. Яковлева. – 2017. – № 3 (95). – С. 10–17.

23. **Кидов, А. А.** Применение различных живых кормов в выращивании тритона Карелина, *Triturus karelinii* (Strauch, 1870) после метаморфоза / А. А. Кидов, Л. С. Дроздова, К. А. Матушкина, М. М. Пашина // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2017. – Т. 22, № 5-1. – С. 911–916.

References

1. Uteshev V. K., Kaurova S. A., Shishova N. V., Manokhin A. A., Mel'nikova E. G., Gakhova E. N. *Pratsi Ukraïns'kogo herpetologichnogo tovaristva* [Proceedings of the Ukrainian Herpetological Society]. 2013, no. 4, pp. 175–183.
2. Ananjeva N. B., Orlov N. L., Uteshev V. K., Gakhova E. N. *Biology Bulletin*. 2015, vol. 42, no. 5, pp. 432–439.
3. Ananjeva N. B., Uteshev V. K., Orlov N. L., Ryabov S. A., Gakhova E. N., Kaurova S. A., Kramarova L. I., Shishova N. V., Browne R. K. *Russian Journal of Herpetology*. 2017, vol. 24, no. 4, pp. 275–290.
4. Uteshev V. K., Kidov A. A., Kaurova S. A., Shishova N. V. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov State university. Series: Natural and technical sciences]. 2013, vol. 18, no. 6-1, pp. 3090–3092. [In Russian]
5. Kidov A. A., Matushkina K. A., Uteshev V. K., Timoshina A. L., Kovrina E. G. *Russian Journal of Herpetology*. 2014, vol. 21, no. 1, pp. 40–46.
6. Kidov A. A., Matushkina K. A., Blinova S. A., Afrin K. A., Kovrina E. G., Baksheeva A. A. *Sovremennaya herpetologiya* [Modern herpetology]. 2015, vol. 15, no. 3/4, pp. 109–113. [In Russian]
7. Kidov A. A., Matushkina K. A., Litvinchuk S. N., Blinova S. A., Afrin K. A., Kovrina E. G. *Sovremennaya herpetologiya* [Modern herpetology]. 2016, vol. 16, no. 1/2, pp. 20–26. [In Russian]
8. Kudryavtsev S. V., Frolov V. E., Korolev A. V. *Terrarium i ego obitateli* [Terrarium and its inhabitants]. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1991, 349 p. [In Russian]
9. Kidov A. A., Matushkina K. A. *Vestnik Chuvashskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni I. Ya. Yakovleva* [Bulletin of I. Ya. Yakovlev Chuvash State Pedagogical University]. 2017, no. 3 (95), pp. 3–9. [In Russian]
10. Kidov A. A., Matushkina K. A., Afrin K. A., Blinova S. A., Timoshina A. L., Kovrina E. G. *Sovremennaya herpetologiya* [Modern herpetology]. 2014, vol. 14, no. 1/2, pp. 19–26. [In Russian]
11. Kidov A. A., Nemyko E. A. *Sovremennaya herpetologiya* [Modern herpetology]. 2018, vol. 18, no. 3/4, pp. 125–134. [In Russian]
12. Kidov A. A., Matushkina K. A., Afrin K. A. *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Banzarov Buryat State University]. 2015, no. 4-1, pp. 81–89. [In Russian]
13. Litvinchuk S. N., Borkin L. Ya. *Evolyutsiya, sistematika i rasprostranenie grebenchatykh tritonov (Triturus cristatus complex) na territorii Rossii i sopredel'nykh stran* [The evolution, systematics, and distribution of comb newts (*Triturus cristatus complex*) in Russia and neighboring countries]. Saint-Petersburg: Evropeyskiy dom, 2009, 592 p. [In Russian]
14. Wielstra B., Arntzen J. W. *Zootaxa*. 2016, vol. 4109, pp. 73–80.
15. Wielstra B., Litvinchuk S. N., Naumov B., Tzankov N., Arntzen J. W. *Zootaxa*. 2013, vol. 3682, pp. 441–453.
16. Tuniev B. S., Lotiev K. Yu., Tuniev S. B., Gabaev V. N., Kidov A. A. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka* [Nature Conservative Resource. Reserve science]. 2017, vol. 2, no. 2, pp. 1–23. [In Russian]

17. Askenderov A. D. *Zemnovodnye Dagestana: rasprostranenie, ekologiya, okhrana: dis. kand. biol. nauk* [Amphibians of Dagestan: distribution, ecology, protection: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Makhachkala, 2017, 223 p. [In Russian]
18. Kuz'min S. L. *Zemnovodnye byvshego SSSR* [Amphibians of the former USSR]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 370 p. [In Russian]
19. Litvinchuk S. N. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka* [Nature Conservative Resource. Reserve science]. 2017, vol. 2, no. 1, pp. 1–6.
20. Mazanaeva L. F., Askenderov A. D. *Krasnaya kniga Respubliki Dagestan* [The Red Book of the Republic of Dagestan]. Makhachkala, 2009, pp. 373–374. [In Russian]
21. Kidov A. A., Matushkina K. A., Afrin K. A. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3, Biologiya* [Bulletin of St. Petersburg University. Series 3, Biology]. 2016, no. 3, pp. 54–57. [In Russian]
22. Kidov A. A., Matushkina K. A., Shimanskaya E. A., Tsar'kova T. N., Nemyko E. A. *Vestnik Chuvashskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni I. Ya. Yakovleva* [Bulletin of I. Ya. Yakovlev Chuvash State Pedagogical University]. 2017, no. 3 (95), pp. 10–17. [In Russian]
23. Kidov A. A., Drozdova L. S., Matushkina K. A., Pashina M. M. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov State University. Series: Natural and technical sciences]. 2017, vol. 22, no. 5-1, pp. 911–916. [In Russian]

Кидов Артем Александрович

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра зоологии, Российский
государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия,
г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kidov_a@mail.ru

Kidov Artem Aleksandrovich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of zoology,
Russian State Agrarian University – Moscow
Timiryazev Agrarian Academy (49,
Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Шиманская Елизавета Александровна

магистрант, Российский
государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия,
г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kara-59@mail.ru

Shimanskaya Elizaveta Aleksandrovna

Master degree student, Russian State
Agrarian University – Moscow Timiryazev
Agrarian Academy (49, Timiryazevskaya
street, Moscow, Russia)

Аскендеров Азим Даниялович

кандидат биологических наук, старший
преподаватель, кафедра зоологии
и физиологии, Дагестанский
государственный университет (Россия,
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43А)

E-mail: askenderov@mail.ru

Askenderov Azim Daniyalovich

Candidate of biological sciences, senior
lecturer, sub-department of zoology and
physiology, Daghestan State University
(43А, M. Gadzhieva street, Makhachkala,
Russia)

Немыко Елена Александровна

инженер, кафедра зоологии, Российский
государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия,
г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: nemyko_e@mail.ru

Nemyko Elena Aleksandrovna

Engineer, sub-department of zoology,
Russian State Agrarian University – Moscow
Timiryazev Agrarian Academy (49,
Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Образец цитирования:

Кидов, А. А. Применение гормональной стимуляции для размножения тритона Карелина, *Triturus karelinii* в лабораторных условиях / А. А. Кидов, Е. А. Шиманская, А. Д. Аскендеров, Е. А. Немыко // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 50–60. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-5.

И. В. Степанкова, А. А. Кидов

РЕЗУЛЬТАТЫ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ФАУНЫ ЗЕМНОВОДНЫХ ЛЕСНОЙ ОПЫТНОЙ ДАЧИ ТИМИРЯЗЕВСКОЙ АКАДЕМИИ (МОСКВА)

Аннотация.

Актуальность и цели. Москва – крупнейший город России, подвергающийся наибольшему воздействию человеческой деятельности. В этой связи земноводные мегаполиса являются крайне уязвимой группой и их популяции нуждаются в мониторинге. Лесная опытная дача Тимирязевской академии расположена в Тимирязевском районе Северного административного округа г. Москва на 232 га огороженного лесного массива. Фауна земноводных этой территории не становилась объектом специальных исследований. Цель данной работы: инвентаризация батрахофауны Лесной опытной дачи Тимирязевской академии.

Материалы и методы. Учеты земноводных на водоемах проводились в период с 15 апреля по 15 мая 2018 г. Учеты в сухопутных биотопах осуществлялись в вечерние часы (с 18:30 по 21:30) с 15 июня по 22 июля. Ширина учетной полосы составляла 4–5 м.

Результаты. На территории Лесной опытной дачи были найдены три вида земноводных: обыкновенный тритон, *Lissotriton vulgaris*; остромордая лягушка, *Rana arvalis*; травяная лягушка, *R. temporaria*. Размножение было отмечено лишь в двух водоемах, характеризовавшихся отсутствием рыбы. По количеству встреченных особей травяная лягушка превосходила остромордую лягушку. В летний период численность *R. temporaria* на разных маршрутах составляла 12,0–30,0 экз./км, а *R. arvalis* – 4,7–17,3 экз./км.

Выводы. Авторы считают, что важнейшими лимитирующими факторами для амфибий Лесной опытной дачи являются загрязнение нерестовых водоемов ливневыми стоками, а также вселение ротана-головешки, *Percottus glenii*.

Ключевые слова: земноводные Москвы, Тимирязевская академия, Лесная опытная дача, обыкновенный тритон, *Lissotriton vulgaris*, остромордая лягушка, *Rana arvalis*, травяная лягушка, *Rana temporaria*.

I. V. Stepankova, A. A. Kidov

RESULTS OF THE AMPHIBIANS FAUNA INVENTORY IN THE FOREST EXPERIMENTAL STATION OF TIMIRYAZEV ACADEMY (MOSCOW)

Abstract.

Background. Moscow is the largest city in Russia and is exposed to the greatest anthropogenic impact. In this regard, amphibians in urban areas are an extremely vulnerable group and their populations need to be monitored. Forest Experimental Station of Timiryazev Academy is located in the Timiryazevsky District of the

Northern Administrative District of Moscow on 232 ha of fenced forest. Amphibians of this territory were not studied before. The purpose of this work: the inventory of Amphibian fauna in the Forest Experimental Station of Timiryazev Academy.

Materials and methods. Records of amphibians on water reservoirs were carried out in the period from April 15 to May 15, 2018. The research in land biotopes were carried out mainly in the evening (from 18:30 to 21:30) from June 15 to July 22, 2018. The width of the itinerary was 4–5 meters.

Results. On territory of the Forest Experimental Station were found three species of Amphibians: the common newt, *Lissotriton vulgaris*; the moor frog, *Rana arvalis*; the common frog, *R. temporaria*. Reproduction was registered only in two fishless ponds. By the number of individuals encountered, the common frog was superior to the moor frog. In the summer, the number of *R. temporaria* on different itineraries was 12,0–30,0 specimens/km, and *R. arvalis* – 4,7–17,3 specimens/km.

Conclusions. The authors believe that the most important limiting factors for amphibians in the Forest Experimental Station of Timiryazev Academy are contamination of spawning ponds and introduction of the rotan, *Perccotus glenii*.

Keywords: Amphibians of Moscow, Timiryazev academy, Forest experimental station, the common smooth newt, *Lissotriton vulgaris*, the moor frog, *Rana arvalis*, the common frog, *Rana temporaria*.

Введение

Несмотря на широкую распространенность и высокую численность, земноводные – одна из наиболее уязвимых групп наземных позвоночных животных, что обусловлено жизненными циклами большинства представителей, особенно тесно связанных с пресными водоемами в период размножения и на ранних стадиях развития [1–3]. Вследствие своей чувствительности к изменениям среды амфибии стали популярными объектами биоиндикации в условиях трансформации местообитаний [4–6]. Очевидно, что к настоящему времени земноводные – одна из наиболее изучаемых групп животных на урбанизированных территориях [7–8].

Активному изучению подвергаются амфибии и на территории Москвы [9–11]. В частности, объектами исследований становились земноводные национального парка «Лосинный остров», природно-исторического парка «Битцевский лес» и других существенных по площади участков древесных насаждений, где сохранились животные этой группы. В целом для территории Москвы отмечено 11 видов земноводных [12–13]: обыкновенный тритон, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758); гребенчатый тритон, *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768); краснобрюхая жерлянка, *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761); обыкновенная чесночница, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768); обыкновенная жаба, *Bufo bufo* Linnaeus, 1758; зеленая жаба, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768); травяная лягушка, *Rana temporaria* Linnaeus, 1758; остромордая лягушка, *R. arvalis* Nilsson, 1842; озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771); прудовая лягушка, *P. lessonae* (Camerano, 1882) и съедобная лягушка, *P. esculentus* (Linnaeus, 1758).

Учебно-научный консультационный центр Лесная опытная дача Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К. А. Тимирязева (ФГБОУ ВО РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева) – это уникальный научный стационар площадью 232 га, который является частью Тимирязевского лесопарка, расположенного в Тимирязевском районе Северного административного округа г. Москва. Данная территория имеет важное исто-

рическое, культурное, а также природоохранное значение, в связи с чем входит в состав комплексного заказника «Петровско-Разумовское» [14]. Большинство лесных массивов «старой» Москвы представлены в основном искусственными насаждениями, однако существенная часть территории Лесной опытной дачи Тимирязевской академии является огороженным участком естественного леса, на котором на протяжении более чем полутора столетий осуществляется непрерывный мониторинг экосистемы под влиянием возрастающей антропогенной нагрузки [15–16].

История формирования современного лесного массива Лесной опытной дачи начинается со смешанного леса близ села Семчинское, впервые упоминаемого в 50-х гг. XIV в., когда князь Иван II («Красный») завещал его своей жене. В духовной грамоте Ивана IV («Грозного») также есть упоминание от 1572 г. об этом селе [16]. В 1703 г., когда имением владел Петр I, он издал ряд указов, направленных на сохранение лесов этой территории. К примеру, за поджог леса и самовольную порубку дуба полагалась смертная казнь [15].

Следующая важная веха в жизни рассматриваемого лесного массива – 1828 г. Владельцем имения Петровско-Разумовское становится известный московский фармацевт, доктор медицины барон Павел Александрович фон Шульц. В имении барона активно строятся дачи, разбивается плантация лекарственных растений. По этим причинам при новом хозяине в течение более 30 лет производилась интенсивная рубка леса (недоброжелатели писали, что при «...немце вырубил лес, и все распродали дачникам, а сам он владел аптекой на Тверской и выиграл имение в карты») [16]. В 1860 г. фон Шульц продал имение Петровско-Разумовское государству для организации на его территории Петровской (лесной и земледельческой) академии. Уже на тот момент в имении имелись теплицы, рыбоводные пруды и фермы, что предполагалось использовать для учебного процесса [15–16].

Целенаправленные работы по восстановлению лесного массива путем посадки и посева ели и сосны проводились лишь с 1862 г., когда устройством лесной опытной дачи занялся русский ученый-лесовод, почетный член Петербургского лесного общества Альфонс Романович Варгас де Бедемар (29 октября 1816 г. – 20 июля 1902 г.). В этот период он состоял на службе ученым лесничим при Департаменте уделов. Рубки на Лесной опытной даче при управлении Варгаса де Бедемара носили плановый характер [16].

Несмотря на то, что первые исследования этого лесного массива проведены уже в 1862 г., было дано лишь лесотехническое описание. Фауна лесного массива длительное время не становилась предметом специальных исследований. Все вышесказанное относится и к фауне земноводных Лесной опытной дачи. В то время как амфибии крупных парков и других зеленых массивов Москвы изучены достаточно полно [17–18], батрахофауна Лесной опытной дачи до настоящего времени не подвергалась специальным исследованиям. Отдельные отрывочные данные можно почерпнуть из Красной книги города Москвы [19]. Так, по данным этого источника, на обсуждаемой территории достоверно был отмечен только обыкновенный тритон. Также авторы считали, что Лесная опытная дача Тимирязевской академии относится к местам с высокой вероятностью нахождения здесь травяной лягушки. В то же время наличие травяной лягушки и озерной лягушки на территории Лесной опытной дачи подтверждает Экологический центр «Общество восстановления и охраны природы г. Москвы» [20].

Таким образом, инвентаризация батрахофауны Лесной опытной дачи представляется актуальной.

Материалы и методы

Для актуализации фаунистического списка земноводных на территории Лесной опытной дачи в период их репродуктивной миграции и икрометания в течение месяца (с 15 апреля по 15 мая 2018 г.) авторами проводились учеты на водоемах. Несмотря на обилие временных и постоянных луж и канав, а также прудов (например, прилегающий к изучаемой территории Большой Академический пруд) и реки Жабенки, размножающиеся земноводные были нами отмечены лишь в двух водоемах.

Первый исследованный водоем (Оленьё озеро) имеет грунтово-родниковое происхождение. Длина береговой линии составляет 65 м. Дно илистое с большим слоем листового опада. Наибольшая глубина водоема в весенний период – 90 см. Исследование гидрохимических характеристик с помощью колориметрических тестов для морской и пресной воды показало, что вода в Оленьем озере слабокислая ($pH = 5,0$) с очень низкой общей ($gH = 0-1^\circ$) и карбонатной ($kH = 0-1^\circ$) минерализацией. К западу водоем образует значительные заболоченности, полностью высыхающие летом. Озеро окружает разнотравный сосняк. Сами почвы – дерново-подзолистые [15].

Второй водоем, пруд Ботанического сада РГАУ–МСХА, является искусственным, созданным в конце XX в., общей площадью около 15 м^2 . Длина береговой линии составляет 18 м. Наибольшая глубина водоема – 72 см. Дно состоит из уложенных крупных камней-валунов и незначительного слоя листового опада. На дне пруда располагаются кадки с кувшинкой белоснежной, мощные бугорчатые корневища которой служат убежищами для земноводных. Вода в этом пруду обладает слабощелочной реакцией среды ($pH = 7,5$) с низкой общей ($gH = 4^\circ$) и карбонатной ($kH = 0-1^\circ$) жесткостью.

В летний период (с 15 июня по 22 июля) в вечерние часы (с 18:30 по 21:30) осуществляли маршрутные учеты в сухопутных биотопах. Ширина учетной полосы составляла 5 м. Всего в летний период было проведено пять учетов, охватывающих существенную часть территории Лесной опытной дачи (табл. 1).

Таблица 1
Характеристика маршрутов по учету земноводных в летний период

Номер маршрута	Протяженность маршрута, км	Дата проведения	Время начала – окончания учета	Биотоп
1	0,7	16 июня 2018 г.	19:00–19:50	разнотравный сосняк
2	1,5	19 июня 2018 г.	18:30–19:40	разнотравный сосняк
3	1,8	30 июня 2018 г.	19:00–21:10	разнотравный сосняк
4	1,1	07 июля 2018 г.	20:00–20:40	разнотравный березняк
5	2,0	12 июля 2018 г.	19:00–21:30	разнотравный сосняк

По возможности всех встреченных земноводных отлавливали и после определения и изучения размерно-весовых показателей выпускали в местах поимки.

Результаты

Из 11 видов земноводных, обитающих на территории Москвы и Московской области [12], на территории Лесной опытной дачи к настоящему времени авторами были обнаружены только три вида – обыкновенный тритон, остромордая и травяная лягушки (табл. 2).

Таблица 2

Максимальное обилие земноводных в нерестовых водоемах Лесной опытной дачи в период репродуктивной миграции и икротетания

Вид	Половозрастная группа	Количество особей, экз.	
		Оленье озеро	пруд Ботанического сада
Обыкновенный тритон	взрослые самки	0	7
	взрослые самцы	0	10
	годовики	0	0
Травяная лягушка	взрослые самки	60	11
	взрослые самцы	63	9
	годовики	56	0
Остромордая лягушка	взрослые самки	7	0
	взрослые самцы	10	0
	годовики	24	0

По всей видимости, в прошлом на территории Лесной опытной дачи была многочисленна и обыкновенная жаба, о чем свидетельствует гидроним крупнейшего водотока заказника (река Жабенка, или ранее – Жабня), а также Жабенский луг [21], и хранящиеся в Научно-исследовательском зоологическом музее МГУ имени М. В. Ломоносова сборы этого вида из окрестностей станции Петровско-Разумовское (ZMMU № 255). Интересно, что жабы именно из этого локалитета были использованы в ставшей уже классической работе В. Ф. Орловой и Б. С. Туниева 1989 г. для обоснования видовой самостоятельности кавказской жабы, *B. verrucosissimus* (Pallas, 1814) [22].

Также на территории Тимирязевской академии в окрестностях Лесной опытной дачи (Фермерские пруды и Учебно-опытное рыбоводное хозяйство) авторами в мае 2018 г. многократно была отмечена вокализация зеленой лягушки *Pelophylax sp.*, однако в самом лесном массиве представители этого рода встречены не были.

Земноводные на исследуемой территории использовали для размножения только эфемерные безрыбные водоемы. По всей вероятности, основным лимитирующим фактором для амфибий Лесной опытной дачи и ее окрестностей является вид-вселенец – ротан-головешка, *Perccottus glenii* Dybowski, 1877. В этой связи очевидно, что единственно возможными для размножения земноводных представляются полностью пересыхающие в летний период водоемы.

На вечерних маршрутах в июне-июле мы встречали только остромордых и травяных лягушек (табл. 3).

Таблица 3

Обилие остромордой и травяной лягушек на территории Лесной опытной дачи Тимирязевской академии в летний период

Вид	Половозрастная группа	Количество встреченных особей на маршрутах, экз.				
		маршрут 1	маршрут 2	маршрут 3	маршрут 4	маршрут 5
Остромордая лягушка	самки	1	1	2	3	2
	самцы	1	3	1	3	5
	годовики	3	1	11	9	8
	всего	6	7	17	19	20
Травяная лягушка	самки	7	5	4	6	2
	самцы	5	7	6	8	9
	годовики	3	6	13	19	21
	всего	15	18	23	33	32

По количеству встреченных особей травяная лягушка превалировала над остромордой. Обилие амфибий первого вида на разных маршрутах составляло 12,0–30,0 экз./км, а второго – 4,7–17,3 экз./км.

Заключение

Таким образом, батрахофауна Лесной опытной дачи Тимирязевской академии насчитывает три вида. Нам представляется вполне вероятным нахождение на изучаемой территории озерной и прудовой лягушек.

Увеличивающаяся рекреационная нагрузка ставит будущее земноводных Лесной опытной дачи Тимирязевской академии под угрозу. Исчезновение из данного лесного массива обыкновенной жабы, вероятно, обусловлено загрязнением нерестовых водоемов ливневыми стоками, а не вселением ротана-головешки: известны многочисленные случаи совместного обитания личинок жабы и этого адвентивного вида [23]. По всей видимости, организация информационно-образовательных мероприятий, касающихся проблемы сохранения земноводных урбанизированных территорий, с одной стороны, а также мониторинг существующих и создание новых искусственных нерестовых водоемов – с другой, являются единственными эффективными способами сохранения земноводных на данной территории.

Благодарности. Авторы выражают благодарность и глубокую признательность К. А. Африну, О. В. Макарову и А. В. Шульге за содействие при проведении полевых работ.

Библиографический список

1. Кузьмин, С. Л. Земноводные России: сокращение популяций – сигнал опасности / С. Л. Кузьмин // Наука в России. – 1994. – № 1. – С. 68.

2. **Kuzmin, S. L.** Threatened amphibians in the former Soviet Union: the current situation and the main threats / S. L. Kuzmin // *Oryx*. – 1996. – Vol. 30, № 1. – P. 24–30.
3. Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for Amphibians / ed. by W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L.-A. C. Hayek, M. S. Foster. – Washington ; London : Smithsonian Institution Press, 1994. – 364 p.
4. **Пястолова, О. А.** Использование бесхвостых амфибий в биоиндикации природной среды / О. А. Пястолова, Е. А. Трубецкая // Биоиндикация наземных экосистем. Сер.: Научные доклады. – Свердловск : Институт экологии растений и животных УрО РАН, 1990. – С. 18–30.
5. **Большаков, В. Н.** Специфика формирования видовых сообществ животных в техногенных и урбанизированных ландшафтах / В. Н. Большаков, О. А. Пястолова, В. Л. Вершинин // *Экология*. – 2001. – № 5. – С. 343–354.
6. **Вершинин, В. Л.** Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного промышленного города / В. Л. Вершинин // *Экология*. – 1995. – № 4. – С. 299–306.
7. **Вершинин, В. Л.** Обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris* (L.)) в экосистемах города / В. Л. Вершинин // *Экология*. – 1996. – № 2. – С. 137–141.
8. **Вершинин, В. Л.** Морфа *Striata* и ее роль в путях адаптациогенеза рода *Rana* в современной биосфере / В. Л. Вершинин // Доклады Академии наук. – 2004. – Т. 396, № 2. – С. 280–282.
9. **Бобров, В. В.** Герпетологические исследования в Москве и Московской области / В. В. Бобров, С. Л. Кузьмин, Д. В. Семенов // Экологические исследования в Москве и Московской области: животный мир. – Москва : Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 1995. – С. 29–37.
10. **Семенов, Д. В.** Оценка факторов, связанных с существованием популяций земноводных (Vertebrata: Amphibia) на урбанизированных территориях г. Москвы / Д. В. Семенов, О. А. Леонтьева, И. Я. Павлинов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2000. – Т. 105, № 2. – С. 3–9.
11. **Макеева, В. М.** Оценка состояния генофонда природных популяций позвоночных животных в условиях фрагментированного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере бурых лягушек) / В. М. Макеева, М. М. Белоконь, О. П. Малюченко, О. А. Леонтьева // *Генетика*. – 2006. – Т. 42, № 5. – С. 628–642.
12. **Бобров, В. В.** Земноводные и пресмыкающиеся Москвы и Московской области: современное состояние и охрана / В. В. Бобров, Д. В. Семенов // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, № 6-1. – С. 2984–2987.
13. **Кузьмин, С. Л.** Земноводные бывшего СССР / С. Л. Кузьмин. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 369 с.
14. Об образовании государственных природоохранных бюджетных учреждений города Москвы по управлению особо охраняемыми природными территориями по административно-территориальному принципу : постановление Правительства РФ от 18 августа 2009 г. № 782 // Официальный сайт Мэра Москвы. – URL: <https://www.mos.ru/authority/documents/doc/15096220> (дата обращения: 15.05.2018).
15. **Наумов, В. Д.** 145 лет Лесной опытной даче РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева / В. Д. Наумов, А. Н. Поляков. – Москва : РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева, 2009. – 511 с.
16. **Поляков, А. Н.** 150 лет Лесной опытной даче / А. Н. Поляков, В. Д. Наумов // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2012. – № 6. – С. 176–185.
17. **Леонтьева, О. А.** Земноводные как биоиндикаторы антропогенных изменений среды / О. А. Леонтьева, Д. В. Семенов // Успехи современной биологии. – 1997. – Т. 117, № 6. – С. 726–737.
18. **Леонтьева, О. А.** Мониторинг фауны и населения земноводных в антропогенных ландшафтах Москвы и Подмосковья / О. А. Леонтьева, В. М. Макеева // Сборник трудов ВНИИ – природа. – Москва, 2009. – С. 82–90.

19. Красная книга города Москвы / отв. ред. Б. Л. Самойлов, Г. В. Морозова. – 2-е изд., перераб. и доп. – Москва : Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы : Экологический фонд развития городской среды «Экогород», 2011. – 928 с.
20. **Гашкова, О. Н.** История, современное состояние и перспективы комплексного заказника «Петровско-Разумовское» / О. Н. Гашкова, О. В. Сухая, О. А. Машкова, С. В. Рыков // Вестник Российского университета дружбы народов. – 2009. – № 3. – С. 77–82.
21. **Насимович, Ю. А.** Аннотированный список названий рек, ручьев и оврагов Москвы / Ю. А. Насимович. – Москва : ВНИИ охраны природы Минприроды РФ, 1996. – 114 с.
22. **Орлова, В. Ф.** К систематике кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Palas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) / В. Ф. Орлова, Б. С. Туниев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1989. – Т. 94, № 3. – С. 13–23.
23. **Решетников, А. Н.** Влияние ротана, *Percottus glenii*, на амфибий в малых водоемах : дис. ... канд. биол. наук : 03.08.18 / Решетников А. Н. – Москва : ИПЭЭ РАН, 2003. – 179 с.

References

1. Kuz'min S. L. *Nauka v Rossii* [Science in Russia]. 1994, no. 1, p. 68. [In Russian]
2. Kuzmin S. L. *Oryx*. 1996, vol. 30, no. 1, pp. 24–30.
3. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for Amphibians*. Ed. by W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L.-A. C. Hayek, M. S. Foster. Washington; London: Smithsonian Institution Press, 1994, 364 p.
4. Pyastolova O. A., Trubetskaya E. A. *Bioindikatsiya nazemnykh ekosistem. Ser.: Nauchnye doklady* [Bioindication of ground ecosystems. Series: scientific reports]. Sverdlovsk: Institut ekologii rasteniy i zhivotnykh UrO RAN, 1990, pp. 18–30. [In Russian]
5. Bol'shakov V. N., Pyastolova O. A., Vershinin V. L. *Ekologiya* [Ecology]. 2001, no. 5, pp. 343–354. [In Russian]
6. Vershinin V. L. *Ekologiya* [Ecology]. 1995, no. 4, pp. 299–306. [In Russian]
7. Vershinin V. L. *Ekologiya* [Ecology]. 1996, no. 2, pp. 137–141. [In Russian]
8. Vershinin V. L. *Doklady Akademii nauk* [Reports of the Russian Academy of Sciences]. 2004, vol. 396, no. 2, pp. 280–282. [In Russian]
9. Bobrov V. V., Kuz'min S. L., Semenov D. V. *Ekologicheskie issledovaniya v Moskve i Moskovskoy oblasti: zhivotnyy mir* [Environmental studies in Moscow and the Moscow region: wildlife]. Moscow: In-t problem ekologii i evolyutsii im. A. N. Severtsova RAN, 1995, pp. 29–37. [In Russian]
10. Semenov D. V., Leont'eva O. A., Pavlinov I. Ya. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of biology]. 2000, vol. 105, no. 2, pp. 3–9. [In Russian]
11. Makeeva B. M., Belokon' M. M., Malyuchenko O. P., Leont'eva O. A. *Genetika* [Genetics]. 2006, vol. 42, no. 5, pp. 628–642. [In Russian]
12. Bobrov V. V., Semenov D. V. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Bulletin of Tambov State University. Series: Natural and technical sciences]. 2013, vol. 18, no. 6-1, pp. 2984–2987. [In Russian]
13. Kuz'min S. L. *Zemnovodnye byvshego SSSR* [Amphibians of the former USSR]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 369 p. [In Russian]
14. *Ob obrazovanii gosudarstvennykh prirodookhrannykh byudzhetykh uchrezhdeniy goroda Moskvy po upravleniyu osobo okhranyaemyimi prirodnymi territoriyami po administrativno-territorial'nomu printsipu: postanovlenie Pravitel'stva RF ot 18 avgusta*

- 2009 г. № 782 [On the formation of state environmental budgetary institutions of Moscow for the management of specially protected natural territories according to the administrative-territorial principle: Regulation of the Government of the Russian Federation from 18th of August, 2009 № 782]. Ofitsial'nyy sayt Mera Moskvy. Available at: <https://www.mos.ru/authority/documents/doc/15096220> (accessed May 15, 2018). [In Russian]
15. Naumov V. D., Polyakov A. N. *145 let Lesnoy opytной dache RGAU-MSKha imeni K. A. Timiryazeva* [145 years of forest experimental station of Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agrarian Academy]. Moscow: RGAU-MSKha imeni K. A. Timiryazeva, 2009, 511 p. [In Russian]
 16. Polyakov A. N., Naumov V. D. *Izvestiya Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* [Proceedings of Moscow Timiryazev Agrarian Academy]. 2012, no. 6, pp. 176–185. [In Russian]
 17. Leont'eva O. A., Semenov D. V. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Advances in modern biology]. 1997, vol. 117, no. 6, pp. 726–737. [In Russian]
 18. Leont'eva O. A., Makeeva V. M. *Sbornik trudov VNIИ – priroda* [Proceedings of All-Russian Research Institute – nature]. Moscow, 2009, pp. 82–90. [In Russian]
 19. *Krasnaya kniga goroda Moskvy* [The Red Book of Moscow]. Execut. ed. B. L. Samoylov, G. V. Morozova. 2nd ed., rev. and suppl. Moscow: Departament prirodnopol'zovaniya i okhrany okruzhayushchey sredy goroda Moskvy: Ekologicheskij fond razvitiya gorodskoy sredy «Ekogorod», 2011, 928 p. [In Russian]
 20. Gashkova O. N., Sukhaya O. V., Mashkova O. A., Rykov S. V. *Vestnik Rossiyskogo universiteta družby narodov* [Bulletin of RUDN]. 2009, no. 3, pp. 77–82. [In Russian]
 21. Nasimovich Yu. A. *Annotirovannyi spisok nazvaniy rek, ruch'ev i ovragov Moskvy* [An annotated list of names of rivers, stream and ravines in Moscow]. Moscow: VNIИ okhrany prirody Minprirody RF, 1996, 114 p. [In Russian]
 22. Orlova V. F., Tuniev B. S. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskij* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of biology]. 1989, vol. 94, no. 3, pp. 13–23. [In Russian]
 23. Reshetnikov A. N. *Vliyanie rotana, Percottus glenii, na amfibiyy v malykh vodoemakh: dis. kand. biol. nauk: 03.08.18* [The effect of rotan, Percottus genius, on amphibians in small ponds: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow: IPEE RAN, 2003, 179 p. [In Russian]

Степанкова Ирина Владимировна

аспирант, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: stepankova@rgau-msha.ru

Stepankova Irina Vladimirovna

Postgraduate student, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agrarian Academy (49, Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Кидов Артем Александрович

кандидат биологических наук, доцент, кафедра зоологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева (Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49)

E-mail: kidov_a@mail.ru

Kidov Artem Aleksandrovich

Candidate of biological sciences, associate professor, sub-department of zoology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agrarian Academy (49, Timiryazevskaya street, Moscow, Russia)

Образец цитирования:

Степанкова, И. В. Результаты инвентаризации фауны земноводных Лесной опытной дачи Тимирязевской академии (Москва) / И. В. Степанкова, А. А. Кидов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 61–70. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-6.

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЕПТИЛИЙ ДАГЕСТАНА

Аннотация.

Актуальность и цели. Для оценки физиологического состояния организма важное значение имеет определение параметров крови, играющих существенную роль в его адаптации к условиям обитания, посредством поддержания гомеостаза. Правильное представление о кроветворении, составе и свойствах крови позволяет распознать нормальные и патологические процессы в организме. В опубликованной литературе недостаточно сведений о параметрах крови пресмыкающихся Дагестана, многие виды которых живут в различных условиях обитания. Целью работы было изучение количественных и качественных показателей эритроцитов двух видов ящериц (полосатой ящерицы, *Lacerta strigata* (Eichwald, 1831) и желтопузика, *Pseudopus adopus* (Pallas, 1775)), обитающих в различных условиях низменности и предгорья.

Материалы и методы. Ящерицы были отловлены на территориях Приморской и Терско-Сулакской низменностей и в предгорьях. В крови рептилий определяли качественные (кислотная устойчивость) и количественные (общее количество, морфометрические параметры) показатели эритроцитов. Полученные данные подвергали вариационно-статистической обработке.

Результаты. В крови полосатой ящерицы и желтопузика, обитающих в условиях нижних предгорий, содержание компонентов крови, участвующих в транспорте кислорода, не обнаруживает межвидовых различий. Адаптация к условиям гипоксии, как и следовало ожидать, проявляется в повышении среднего содержания гемоглобина в эритроцитах у обоих видов ящериц. Межвидовые различия прослеживаются при сравнении данного параметра в крови ящериц, обитающих на низменности. В условиях низменного Дагестана содержание гемоглобина в эритроцитах выше у особей полосатой ящерицы, обитающих на Приморской низменности, тогда как у желтопузика данный параметр более выражен у особей, отловленных севернее на Терско-Сулакской низменности. По цитоморфологическим параметрам эритроцитов отмечаются незначительные межвидовые различия, проявляющиеся в больших размерах эритроцитов *P. adopus* по сравнению с *L. strigata*. При этом размеры красных клеток крови у особей обоих видов, обитающих на территории Терско-Сулакской низменности, оказались больше. Сравнение кислотных эритрограмм ящериц показало межвидовые различия, выраженные в большей кислотной устойчивости эритроцитов желтопузика. На это указывает более длительная продолжительность гемолиза, меньший процент гемолизированных эритроцитов на пике, а также изменение соотношения низко- и высокостойких эритроцитов в сторону преобладания последних. Изучение зависимости устойчивости эритроцитов от мест обитания показало, что эритроциты обоих видов ящериц, отловленных на территории Терско-Сулакской низменности, более резистентны по сравнению с эритроцитами этих же ящериц, обитающих на Приморской

низменности и предгорьях. На это указывает правый сдвиг эритрограмм, уменьшение числа гемолизированных эритроцитов на пике, а также снижение количества низкостойких эритроцитов. Таким образом, можно предположить, что у особей, обитающих в предгорьях, адаптация к смене ландшафтов с изменением микроклиматических условий сопровождается увеличением среднего содержания гемоглобина в эритроцитах, тогда как температурный фактор на низменности обуславливает изменение цитоморфологии эритроцитов.

Выводы. Содержание эритроцитов и гемоглобина в крови ящериц зависит как от видовой принадлежности, так и от места обитания. Эритроциты обоих видов ящериц, отловленных на территории Терско-Сулакской низменности, имеют большие значения площади поверхности, объема и толщины, а также проявляют большую кислотную устойчивость, по сравнению с эритроцитами особей с Приморской низменности, расположенной южнее.

Ключевые слова: рептилии, желтопузик, полосатая ящерица, кровь, эритроциты, гемолиз, Дагестан.

A. I. Rabadanova, E. G. Salatgereeva

HEMATOLOGICAL INDICATORS OF SOME TYPES OF DAGESTAN REPTILES

Abstract.

Background. To assess the physiological state of the body, it is important to determine the parameters of the blood, which play a significant role in its adaptation to living conditions, by maintaining homeostasis. Proper understanding of hematopoiesis, composition and properties of blood allows to recognize normal and pathological processes in the body. In the published literature there is not enough information about the parameters of the blood of reptiles of Dagestan, many species of which live in different habitats. The aim of this work was to study the quantitative and qualitative indicators of erythrocytes of two species of lizards (striped lizard, *Lacerta strigata* (Eichwald, 1831) and the Giant glass lizard, *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775)) living in the lowlands and foothills.

Materials and methods. Lizards were caught in the territories of the Primorsky and Tersk-Sulak lowlands and in the foothills. Qualitative (acid resistance) and quantitative (total number, morphometric parameters) indicators of erythrocytes were determined in reptile blood. The obtained data were subjected to variational statistical processing.

Results. In the blood of striped lizard and giant glass lizard, that living in the lower foothills, the content of blood components involved in the transport of oxygen, does not detect interspecies differences. Adaptation to hypoxia, as expected, is manifested in an increase in the average hemoglobin content in red blood cells in both species of lizards. Interspecific differences can be traced when comparing this parameter in the blood of lizards living on the lowlands. In terms of lowland Dagestan, the content of hemoglobin in erythrocytes is higher in individuals of the striped lizards that live on the coastal lowlands, while the giant glass lizard this parameter is more pronounced in individuals caught North of the Terek-Sulak lowlands. By cytomorphological parameters of erythrocytes there is little interspecific differences, manifested in large amounts of red blood cells *P. apodus* compared with *L. strigata*. At the same time, the size of red blood cells in individuals of both species living in the territory of the Tersk-Sulak lowland was larger. Comparison of acid erythrograms of lizards showed interspecific differences, expressed in greater acid resistance of red blood cells of giant glass lizard. This is indicated by a longer duration of

hemolysis, a lower percentage of hemolyzed erythrocytes at the peak, as well as a change in the ratio of low- and high-resistant erythrocytes towards the predominance of the latter. The study of the dependence of the stability of erythrocytes on habitats showed that the erythrocytes of both species of lizards caught in the territory of the Tersk-Sulak lowland are more resistant compared to the erythrocytes of the same lizards living in the Coastal lowland and foothills. This is indicated by the right shift of erythrograms, a decrease in the number of hemolysed erythrocytes at the peak, as well as a decrease in the number of low-resistant erythrocytes. Thus, it can be assumed that in individuals living in the foothills, adaptation to changing landscapes with changing microclimatic conditions is accompanied by an increase in the average hemoglobin content in red blood cells, while the temperature factor in the lowland causes a change in the cytomorphology of red blood cells.

Conclusions. The content of red blood cells and hemoglobin in the blood of lizards depends on both species and habitat. Erythrocytes of both species of lizards caught in the territory of the Tersk-Sulak lowland have large values of surface area, volume and thickness, and also exhibit greater acid resistance, compared with erythrocytes of individuals from the Coastal lowland, located to the South.

Keywords: reptiles, giant glass lizard, striped lizard, blood, erythrocytes, hemolysis, Dagestan republic.

Актуальность

Высокая видовая специфичность гематологических показателей и узкие пределы их колебаний позволяют использовать их в качестве физиологических маркеров состояния организма и его адаптации к условиям обитания. Кровь как подвижная система обеспечивает постоянство состава внутренней среды организма. Колебания ее количественных и качественных параметров зависят от условий внешней среды [1–7]. Правильное представление о составе и свойствах крови позволяет выявлять нормальные и патологические процессы в организме, а также определять функциональные и морфологические особенности развития форменных элементов крови отдельных видов экотермных амниот, к которым относятся рептилии. В разных группах рептилий имеются значительные различия в морфологии циркулирующих клеток крови и физиологических нормах гематологических показателей [8–12].

Известно, что важную роль в адаптации к условиям обитания играют эритроциты, имеющие очень тонкую мембрану, которая может разрушаться под действием различных внутренних и внешних факторов [13]. Наибольшее влияние на содержание эритроцитов оказывают факторы внешней среды, такие как температура, влажность, атмосферное давление, сезонность, питание и т.д. При этом изменения касаются как количественных, так и качественных характеристик эритроцитов (цитоморфологии, осмотической и кислотной устойчивости) [14, 15].

В опубликованной литературе есть данные, описывающие изменения размеров и цитоморфологии эритроцитов крови у некоторых видов рептилий при воздействии различных факторов. Однако эти данные касаются в основном рептилий, обитающих в Иране и Турции [12, 16, 17]. Описание данных параметров у большинства видов рептилий, обитающих в Дагестане, отсутствуют. Недостаточно информации и по изучению кислотной и осмотической устойчивости эритроцитов в различных таксономических группах рептилий.

В отдельных работах изучена кислотная и осмотическая устойчивость эритроцитов земноводных и показано, что в физиологических условиях эритроциты амфибий способны регулировать объем и сохранять жизнеспособность [13].

Учитывая вышесказанное, нами была поставлена цель – изучить количественные и качественные показатели эритроцитов *L. strigata* и *P. apodus*, обитающих в условиях низменного и предгорного Дагестана. Для достижения данной цели была изучена степень зависимости содержания эритроцитов двух видов ящериц в зависимости от условий их обитания. Авторами исследована кислотная устойчивость эритроцитов этих видов ящериц и выявлена взаимосвязь показателей их крови с условиями их обитания.

Материалы и методы

Материал для исследования был отловлен в мае–июне 2017 г. на побережье Каспия (Приморская низменность), Терско-Сулакской низменности, расположенной севернее, и предгорьях. Объем выборок и места отлова ящериц представлены в табл. 1 и на рис. 1.

Таблица 1
Объем выборок и места отлова ящериц на территории Дагестана

Места отлова		Объекты			
		<i>L. strigata</i>		<i>P. apodus</i>	
		♀	♂	♀	♂
Терско-Сулакская низменность	Тарумовский район, окрестности с. Калиновка	14	16	12	14
Приморская низменность	Каякентский район, окрестности озера с. Аджи (Папас)	11	17	15	10
Предгорья	Табасаранский район, окрестности с. Эрси	6	12	12	7
	Сулейман-Стальский район, окрестности с. Герейхановское	5	9	4	6



Рис. 1. Места отлова ящериц на территории Дагестана:
а – окрестности с. Калиновка Тарумовского района (Терско-Кумская низменность);
б – окрестности оз. Аджи (Папас) Каякентского района (Приморская низменность);
в – окрестности с. Герейхановское Сулейман-Стальского района (юго-восточные предгорья, 500–600 м над уровнем моря);
г – окрестности с. Эрси Табасаранского района (юго-восточные предгорья, 400–500 м над уровнем моря) (начало)



а)

б)

Рис. 1. Места отлова ящериц на территории Дагестана:

a – окрестности с. Калиновка Тарумовского района (Терско-Кумская низменность);
б – окрестности оз. Аджи (Папас) Каякентского района (Приморская низменность);
в – окрестности с. Герейхановское Сулейман-Стальского района (юго-восточные предгорья, 500–600 м над уровнем моря); *г* – окрестности с. Ерси Табасаранского района (юго-восточные предгорья, 400–500 м над уровнем моря) (окончание)

Методы исследования

Кровь у рептилий брали путем прокола хвостовой вены и помещали в пробирки с гепарином в соотношении 1 мл крови на 10 ЕД гепарина.

Для подсчета общего количества эритроцитов кровь разводили в 200 раз 2 % раствором NaCl [18]. Гипертонический раствор хлорида натрия вызывает плазмолиз эритроцитов, повышающий оптическую плотность клеток.

Гемоглобин определялся с использованием стандартного набора Гемоглобин (Ольвекс Диагностикум). Измерения проводили на ФЭК при длине волны 540 нм.

Мазки крови были подготовлены и окрашены по методу Романовского – Гимзы, чтобы облегчить определение морфологических параметров кровяных клеток.

Цитоморфологические параметры эритроцитов определяли по фотографиям мазков с использованием программы ImageJ2. Из каждого мазка крови случайным образом было выбрано 40 эритроцитов для измерения их длины (L) и ширины (W).

Геометрические параметры эритроцитов рассчитывались по следующим формулам [15]:

$$V = \frac{4}{3}\pi ab^2, S = \pi ab, T = \frac{\pi b}{4}, E = \sqrt{1 - \left(\frac{b}{a}\right)^2},$$

где V – объем; S – площадь; T – толщина; E – сферический индекс; a – длинная полуось; b – короткая полуось эллипса.

Для определения кислотной устойчивости эритроцитов проводили фотоэлектрическую регистрацию кинетики гемолиза эритроцитов в стандартных условиях температуры (24 °C) [19].

Статистическая обработка данных осуществлялась по стандартной методике [20] с помощью статистического пакета “STATISTIKA” for Windows 7.0.

Физико-географическая характеристика районов исследований

Терско-Сулакская низменность расположена севернее г. Махачкалы в междуречье Терека и Сулака. Для нее характерен переходный климат от

полупустынь к климату степей умеренного пояса с умеренно-мягкой зимой. На ее территории имеется густая гидрографическая сеть – рукава дельты Терека и многочисленные оросительные каналы, а также сказывается увлажняющее действие моря. Все это сказывается на относительной влажности воздуха, которая здесь довольно высокая для низменного Дагестана (73 %). Летний баланс увлажнения изменяется от 270 до 320 мм. Эти показатели говорят о переходности климата от полупустынь к степям. Лето жаркое и солнечное. Средние температуры воздуха в июле – +29–31,8 °С, в январе –2,8–3,0 °С.

Приморская низменность (террасированная низменность) расположена южнее г. Махачкалы и тянется до границы с Азербайджаном. Это вытянутая узкая береговая полоса протяженностью 160 км, ширина которой нигде не превышает 25 км. Ее распространение по высоте находится в пределах от –28 (уровень Каспия) до 150–200 м у подножья гор. Климат аридный с относительно теплой зимой (средняя температура января: +1 °С), жарким летом (средняя температура июля: +28 °С) и наиболее высокой для Дагестана среднегодовой температурой (+12,6 °С). Среднее годовое количество осадков составляет около 200 мм. Более высокие террасы покрыты злаково-попынными сухими степями с участками типа фриганы, приморская полоса – попынно-солянковыми и солянковыми, а в низинах – луговыми и лугово-лесными ассоциациями и лесами пойменно-орошаемого типа (дуб, ива, тополь и др.).

Предгорья занимают нижние ступени внешнего макросклона передовых хребтов, протянувшихся с северо-запада на юго-восток по периферии горного Дагестана в виде непрерывной цепи, смыкающейся с массивами Боккового хребта. Климат предгорий в целом умеренно теплый со сравнительно мягкой зимой и довольно жарким летом. Годовое количество осадков 300–400 мм, средние температуры воздуха в июле +19,7–21,8 °С, в январе –0,8–1,0 °С [21].

Результаты исследования и их обсуждение

Результаты наших исследований по определению количественных и качественных показателей крови двух видов рептилий представлены на рис. 2, 3 и табл. 2, 3.

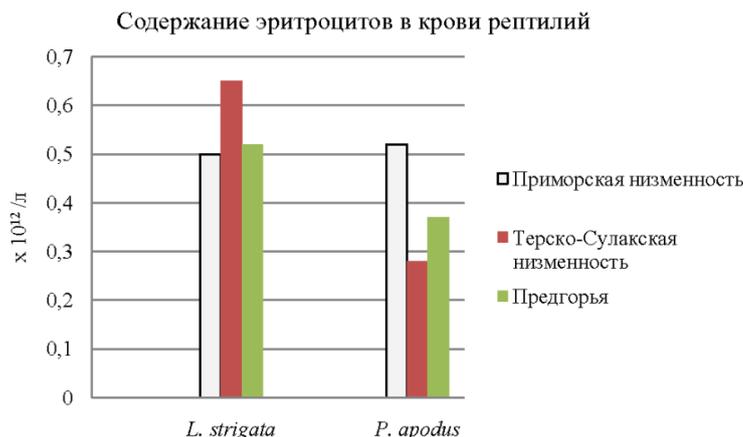


Рис. 2. Сравнительная характеристика содержания эритроцитов и гемоглобина в крови ящериц из различных районов Дагестана (начало)

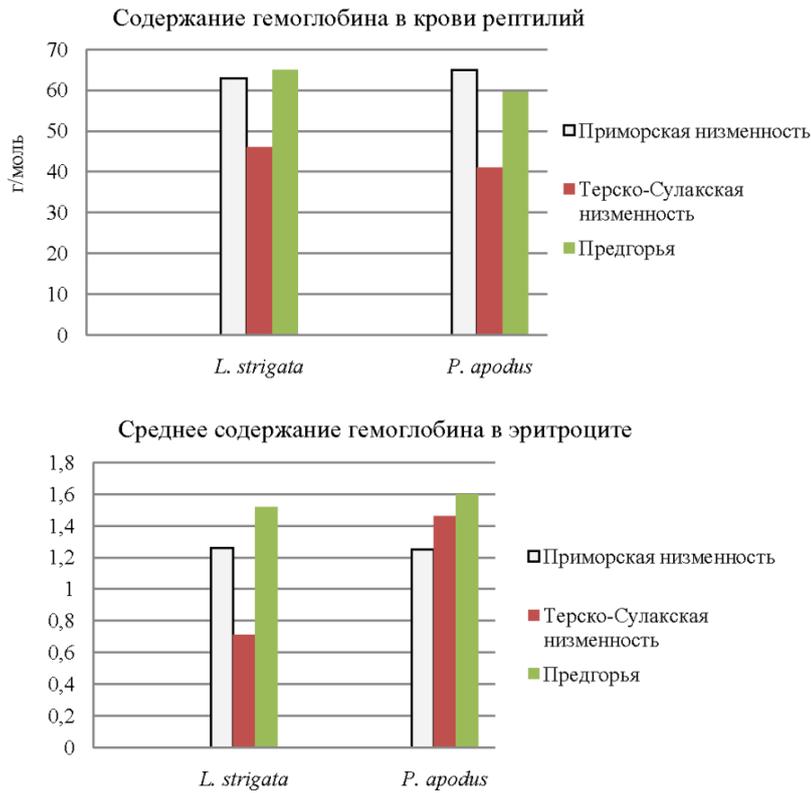


Рис. 2. Сравнительная характеристика содержания эритроцитов и гемоглобина в крови ящериц из различных районов Дагестана (окончание)

Полученные данные свидетельствуют о преобладании общего количества эритроцитов в крови особей полосатой ящерицы, обитающих на территории Терско-Сулакской низменности, тогда как у желтопузика содержание красных клеток крови выше у особей, отловленных на Приморской низменности. В отношении гемоглобина картина более однозначна: у обоих видов содержание данного параметра крови выше у особей Приморской низменности и Предгорья.

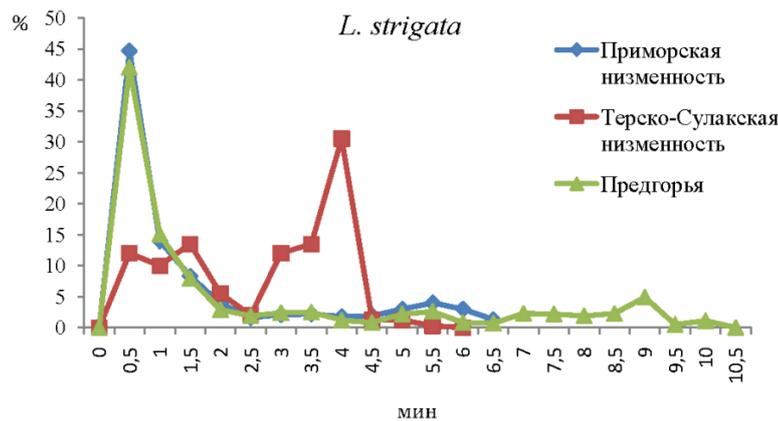


Рис. 3. Сравнительная характеристика кислотной устойчивости эритроцитов ящериц из различных районов Дагестана (начало)

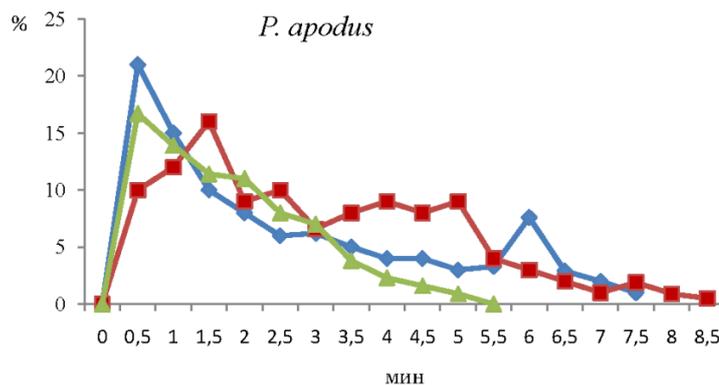


Рис. 3. Сравнительная характеристика кислотной устойчивости эритроцитов ящериц из различных районов Дагестана (окончание)

Для определения степени насыщенности гемоглобина кислородом авторами было определено среднее содержание гемоглобина в эритроците (МСН). Как следует из полученных данных, этот показатель обнаруживает большие значения у особей обоих видов, обитающих в условиях Предгорья. Однако сравнение МСН у представителей ящериц из низменностей указывает на видовые различия. Так, если у полосатой ящерицы среднее содержание гемоглобина выше у особей Приморской низменности, то у желтопузика данный параметр более выражен у особей, отловленных севернее.

Среднее содержание Hb зависит от абсолютного количества гемоглобина и численности эритроцитов. Если численность данной клеточной популяции повышается, возрастает число трансформированных клеток или уменьшается содержание в них гемоглобина, то значение индекса уменьшается. Следовательно, по полученным данным, клетки тела особей полосатой ящерицы из Терско-Сулакской низменности получают меньшее количество кислорода, по сравнению с Приморской. У желтопузика же отмечается прямо противоположная картина. Если же проводить сравнение с учетом смены ландшафтов, то независимо от видовой принадлежности отмечается повышение обогащенности клеток кислородом.

Для более детального анализа особенностей красных клеток крови авторами были определены их цитоморфологические характеристики. Для этого мы использовали мазки и производили расчеты с помощью программы ImageJ2. Результаты представлены в табл. 2.

Как видно из данных табл. 2, эритроциты *P. apodus* обладают большими размерами, по сравнению с таковыми *L. strigata*. Что касается значений данных показателей в зависимости от места обитания, то можно отметить общую тенденцию к увеличению линейных размеров красных клеток крови у особей обоих видов, обитающих на территории Терско-Сулакской низменности, особенно у желтопузика.

Известно, что при уменьшении размеров эритроцитов суммарный объем гемоглобина, транспортирующего газы в крови, увеличивается, поэтому и содержание кислорода в нем может быть больше, чем если бы этот гемоглобин находился в крупных клетках. Таким образом, мелкий эритроцит обеспечивает возможность большей скорости обмена, чем больший [13]. Меньшие размеры эритроцитов ящериц из Приморской низменности и Предгорья могут указывать на увеличение содержания кислорода в них.

Таблица 2

Цитоморфологические особенности эритроцитов полосатой ящерицы и желтопузика, обитающих в низменных и предгорных районах Дагестана ($M \pm m$, $n = 170$)

Места отлова объектов	Объекты	Параметры эритроцитов					
		<i>L</i> (мкм)	<i>W</i> (мкм)	<i>V</i> (мкм ³)	<i>S</i> (мкм ²)	<i>T</i> (мкм)	<i>E</i> (мкм)
Приморская низменность	<i>L. strigata</i> ($n = 30$)	16,9 ± 0,6	9,9 ± 0,7	874,7 ± 15,1	133,5 ± 9,1	3,8 ± 0,1	0,81 ± 0,1
	<i>P. adopus</i> ($n = 26$)	21,5 ± 1,9	10,1 ± 0,9	1151,4 ± 23,2	172,7 ± 21,8	3,9 ± 0,3	0,89 ± 0,1
Терско-Сулакская низменность	<i>L. strigata</i> ($n = 28$)	17,1 ± 0,4	10,1 ± 0,8	892,0 ± 11,2	133,5 ± 5,3	3,9 ± 0,09	0,8 ± 0,04
	<i>P. adopus</i> ($n = 25$)	22,2 ± 1,1	12,0 ± 0,8	1663,4 ± 15,7	207,2 ± 21,8	4,7 ± 0,5	0,92 ± 0,08
Предгорья	<i>L. strigata</i> ($n = 32$)	16,8 ± 2,5	9,2 ± 0,6	755,4 ± 39,1	122,8 ± 6,6	3,5 ± 0,7	0,85 ± 0,13
	<i>P. adopus</i> ($n = 29$)	19,51 ± 2,5	10,3 ± 1,8	1050,2 ± 31,6	157,2 ± 8,6	3,9 ± 0,2	0,87 ± 0,04

Примечание. *L* – длина, *W* – ширина, *V* – объем, *S* – площадь, *T* – толщина, *E* – сферичность; M – среднее значение, m – отклонение от среднего значения, n – объем выборки.

Таблица 3
Показатели кислотной устойчивости эритроцитов крови ящериц из различных районов Дагестана ($M \pm m$, $n = 170$)

Места ошлова объектов	Объекты	Параметры эритроцитов						
		$t_{\text{нач.}}$	$t_{\text{оконч.}}$	Пик гемолиза	Эритроциты			n
					a	b	c	
Терско-Сулакская низменность	<i>L. strigata</i> ($n = 30$)	$0,5 \pm 0,2$	$6,0 \pm 0,5$	$4,0 \pm 0,7$	$31,1 \pm 1,2$	$26,5 \pm 1,8$	$13,5 \pm 3,5$	$60,0 \pm 7,4$
	<i>P. adopus</i> ($n = 26$)	$0,5 \pm 0,2$	$8,5 \pm 0,3$	$2,0 \pm 0,8$	$16,0 \pm 0,8$	$23,6 \pm 3,7$	$39,5 \pm 2,5$	$36,9 \pm 2,8$
Приморская низменность	<i>L. strigata</i> ($n = 28$)	$0,5 \pm 0,1$	$6,5 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,08$	$45,0 \pm 2,1$	$17,3 \pm 1,7$	$11,8 \pm 1,1$	$70,9 \pm 1,7$
	<i>P. adopus</i> ($n = 25$)	$0,5 \pm 0,3$	$7,5 \pm 0,9$	$0,5 \pm 0,9$	$21,3 \pm 0,9$	$23,8 \pm 4,3$	$21,2 \pm 2,1$	$54,1 \pm 1,3$
Предгорья	<i>L. strigata</i> ($n = 32$)	$0,5 \pm 0,09$	$10,0 \pm 1,2$	$0,5 \pm 0,06$	$45,1 \pm 2,6$	$22,4 \pm 1,9$	$7,3 \pm 0,8$	$70,9 \pm 4,2$
	<i>P. adopus</i> ($n = 29$)	$0,5 \pm 0,08$	$5,5 \pm 1,2$	$0,5 \pm 0,08$	$16,7 \pm 3,2$	$32,5 \pm 0,9$	$21,3 \pm 1,8$	$41,6 \pm 4,2$

Примечание. $t_{\text{нач.}}$ – время начала гемолиза (мин); $t_{\text{оконч.}}$ – время окончания гемолиза (мин); a – количество эритроцитов, гемолизованных на пике; b – процент высокостойких эритроцитов (гемолизованных в интервале от 4,0 мин); c – процент среднестойких эритроцитов (гемолизованных в интервале 2,5–4,0 мин); n – процент низкостойких эритроцитов (гемолизованных в интервале до 2,0 мин).

Кроме того, по данным цифрам можно судить о размерах капилляров тела животного. Очевидно, что у ящериц, обитающих севернее, размеры капилляров крупнее по сравнению с южными.

Интегральным показателем, дающим представление о системных изменениях в организме, является один из параметров системы эритрона, лежащий в основе гемолитической стойкости эритроцитов и определяемый с помощью метода кислотных эритрограмм. В этой связи авторами была изучена кислотная устойчивость мембран эритроцитов двух видов ящериц, обитающих в различных условиях.

Сравнение кислотных эритрограмм в группах проводили по следующим показателям: время продолжительности гемолиза, пик гемолиза эритроцитов, характер эритрограммы, ширина интервала доминирующей группы эритроцитов в популяции.

Представленные данные указывают на большую кислотную устойчивость эритроцитов особей *P. adopus*, обитающих на низменности по сравнению с *L. strigata* (см. табл. 3, рис. 3). Это выражается в большей продолжительности гемолиза (7,5–8,5 мин), в меньшем количестве гемолизированных эритроцитов на пике (16,0–21,3 %), а также в изменении соотношения низко- и высокостойких эритроцитов в сторону преобладания последних. Правое крыло эритрограмм немного растянуто и указывает на присутствие в эритроцитарной популяции молодых эритроцитов с высокой кислотной стойкостью. Эритрограммы одновершинны, что указывает на относительную однородность эритроцитов.

Определение изменений устойчивости эритроцитов в зависимости от мест обитания показало, что красные клетки обоих видов ящериц, отловленных на территории Терско-Сулакской низменности, более резистентны к действию кислотного гемолитика по сравнению с эритроцитами представителей Приморской низменности и Предгорий. На это указывает правый сдвиг эритрограмм со смещением пика к 1,5 мин у желтопузика и к 4,0 мин – у полосатой ящерицы, а также уменьшение числа гемолизированных эритроцитов на пике до 16 и 36,9 % соответственно. Кроме того, отмечается снижение количества низкостойких эритроцитов.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о большей кислотной устойчивости эритроцитов особей ящериц, обитающих в условиях воздействия низких температур.

Заключение

Проведенные исследования по определению зависимости количественных и качественных параметров эритроцитов от видовой принадлежности и условий обитания ящериц выявило ряд характерных особенностей. Так, у особей безногой ящерицы среднее содержание гемоглобина в эритроците выше, по сравнению с особями полосатой ящерицы. Обращает на себя внимание преобладание МСН в эритроците у особей полосатой ящерицы с Приморской низменности, в сравнении с данным показателем, обнаруженным у особей, отловленных на территории Терско-Сулакской низменности. У особей желтопузика картина прямо противоположная.

Эритроциты особей желтопузика имеют большие значения площади поверхности, объема и толщины, по сравнению с эритроцитами полосатой

ящерицы. При этом у особей обоих видов, обитающих на территории Терско-Сулакской низменности, отмечается тенденция к увеличению линейных размеров красных клеток крови.

Эритроциты особей ящериц, обитающих на территории Терско-Сулакской низменности, проявляют большую кислотную устойчивость, по сравнению с эритроцитами особей, отловленных на территории приморской низменности и предгорий. На это указывает смещение пиков эритрограмм вправо, уменьшение числа гемолизированных эритроцитов на пике эритрограмм, удлинение времени гемолиза и повышение количества средне- и высокостойких эритроцитов.

Библиографический список

1. **Гассо, В. Я.** Характеристика гомологичных показателей крови рептилий (*REPTILIA*) / В. Я. Гассо, Е. Ю. Клименко // Вестник Днепропетровского университета. Биология. Экология. – 2006. – Вып. 2, № 13. – С. 59–63.
2. **Гильмутдинов, Р. Я.** Сравнительная гематология животных / Р. Я. Гильмутдинов, Р. Г. Ильязов, А. В. Иванов. – Казань : Фэн, 2005. – 287 с.
3. **Ганщук, С. В.** Сравнительная характеристика периферической крови двух видов ящериц Крымского Предуралья / С. В. Ганщук, А. С. Воробьева // Самарская Лука: Проблемы региональной и глобальной экологии. – 2009. – Т. 18, № 1. – С. 47–50.
4. **Хайрутдинов, И. З.** Характеристика крови рептилий и ее связь с условиями среды обитания / И. З. Хайрутдинов, Ф. М. Соколина. – Казань, 2010. – 210 с.
5. **Stahl, S. J.** Reptile hematology and serum chemistry / Scott J. Stahl // Proceedings of the North American Veterinary Conference (Orlando, Florida, January 7–11, 2006). – 2006. – Vol. 20. – P. 1673–1676.
6. **Campbell, T. W.** Hematology of lower vertebrates / T. W. Campbell. – American College of Veterinary Pathologists & American Society for Veterinary Clinical Pathology, Middleton WI, USA, 2004. – URL: <http://www.ivis.org/proceedings/ACVP/2004/Campbell1/ivis.pdf>
7. **Li, P. P.** Research progress of blood cells of reptiles / P. P. Li, Y. Y. Lu // J Yantai Teachers Univ, (Nat Sci). – 1999. – № 15 (4). – P. 310–314 (In Chinese).
8. **Дробот, Г. П.** Морфологические особенности эритроцитов ящерицы прыткой *Lacerta agilis* L. в биотопах с различной степенью антропогенной нагрузки / Г. П. Дробот, А. Л. Жгулева. – Пушино, 2006. – С. 178–179.
9. **Лисничая, Е. Н.** Особенности исследования морфологического состава крови рептилий / Е. Н. Лисничая, В. Г. Ефимов // Науково-технічний бюлетень. – Днепропетровск, 2014. – С. 16–25.
10. **Воробьева, А. С.** Характеристика крови рептилий Волжского бассейна / А. С. Воробьева, С. В. Ганщук. – Санкт-Петербург, 2011. – С. 66–69.
11. **Sevinc, M.** The morphology and size of blood cells of *Lacerta rudis bithynica* / M. Sevinc, I. H. Uğurtaş // Asiatic Herpetological Research. – 2001. – Vol. 9. – P. 122–129.
12. Morphological observations on the erythrocyte and erythrocyte size of some gecko species, Iran / M. A. Salamat, S. Vaissi, F. Fathipour, M. Sharifi, P. Parto // Global Veterinaria. – 2013. – № 11 (2). – P. 248–251.
13. **Липунова, Е. А.** Система красной крови. Сравнительная физиология : монография / Е. А. Липунова, М. Ю. Скоркина. – Белгород : Изд-во БелГУ, 2004. – 235 с.
14. **Липунова, Е. А.** Физиология крови / Е. А. Липунова, М. Ю. Скоркина. – Белгород : Изд-во БелГУ, 2007. – 326 с.

15. Aldrich, K. Comparison of erythrocyte osmotic fragility among ectotherms and endotherms at three temperatures / K. Aldrich, D. K. Saunders // *Journal of Thermal Biology*. – 2001. – № 26. – P. 179–182.
16. Arıkan, H. Some Comments of the Breeding Biology of *Pelodytes caucasicus* Boulenger, 1896 (Anura: Pelodytidae) from Uzungöl, Northeast Anatolia / H. Arıkan, M. Tosunoğlu, M. K. Atatür, B. Göçmen // *Turkish Journal of Zoology*. – 2007. – № 31 (1). – P. 53–64.
17. Morphology of peripheral blood cells from some Lacertid lizards from Turkey / H. Arıkan, B. Göçmen, M. Z. Yıldız, Ç. Ilgaz, Y. Kumluta // *Russian Journal of Herpetology*. – 2009. – Vol. 16, № 2. – P. 101–106.
18. Черкесова, Д. У. Руководство к практическим занятиям по физиологии человека и животных / Д. У. Черкесова, А. И. Рабаданова. – Махачкала : Радуга-1, 2015. – 108 с.
19. Леонова, В. Г. Анализ эритроцитарных популяций в онтогенезе человека / В. Г. Леонова. – Новосибирск : Наука, 1987. – 242 с.
20. Лакин, Т. Б. Биометрия / Т. Б. Лакин. – Москва : Высшая школа, 1990. – 352 с.
21. Акаев, Б. А. Физическая география Дагестана : учеб. пособие / Б. А. Акаев, З. В. Атаев, Б. С. Гаджиев [и др.]. – Махачкала : Школа, 1996. – 382 с.

References

1. Gasso V. Ya., Klimenko E. Yu. *Vestnik Dnepropetrovskogo universiteta. Biologiya. Ekologiya* [Bulletin of Dnepropetrovsk University. Biology. Ecology]. 2006, iss. 2, no. 13, pp. 59–63. [In Russian]
2. Gil'mutdinov R. Ya., Il'yazov R. G., Ivanov A. V. *Sravnitel'naya gematologiya zhivotnykh* [Comparative hematology of animals]. Kazan: Fen, 2005, 287 p. [In Russian]
3. Ganshchuk S. V., Vorob'eva A. S. *Samarskaya Luka: Problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samara Luka: Problems of regional and global ecology]. 2009, vol. 18, no. 1, pp. 47–50. [In Russian]
4. Khayrutdinov I. Z., Sokolina F. M. *Kharakteristika krovi reptilii i ee svyaz' s usloviyami sredy obitaniya* [Characteristics of reptile blood and its relationship with environmental conditions]. Kazan, 2010, 210 p. [In Russian]
5. Stahl S. J. *Proceedings of the North American Veterinary Conference (Orlando, Florida, January 7–11, 2006)*. 2006, vol. 20, pp. 1673–1676.
6. Campbell T. W. *Hematology of lower vertebrates*. American College of Veterinary Pathologists & American Society for Veterinary Clinical Pathology, Middleton WI, USA, 2004. Available at: <http://www.ivis.org/proceedings/ACVP/2004/Campbell1/ivis.pdf>
7. Li P. P., Lu Y. Y. *J Yantai Teachers Univ. (Nat Sci)*. 1999, no. 15 (4), pp. 310–314 (In Chinese).
8. Drobot G. P., Zhguleva A. L. *Morfologicheskie osobennosti eritrotsitov yashcheritsy prytkoy Lacerta agilis L. v biotopakh s razlichnoy stepen'yu antropogennoy nagruzki* [Morphological features of erythrocytes of *Lacerta agilis* L. lizard in bio-tops with varying degrees of anthropogenic load]. Pushchino, 2006, pp. 178–179. [In Russian]
9. Lisnichaya E. N., Efimov V. G. *Naukovo-tehnichnyy byuleten'* [Science and technology bulletin]. Dnepropetrovsk, 2014, pp. 16–25. [In Russian]
10. Vorob'eva A. S., Ganshchuk S. V. *Kharakteristika krovi reptilii Volzhskogo basseyna* [Blood characteristics of the Volga basin reptiles]. Saint-Petersburg, 2011, pp. 66–69. [In Russian]
11. Sevinc M., Uğurtaş I. H. *Asiatic Herpetological Research*. 2001, vol. 9, pp. 122–129.
12. Salamat M. A., Vaissi S., Fathipour F., Sharifi M., Parto P. *Global Veterinaria*. 2013, no. 11 (2), pp. 248–251.
13. Lipunova E. A., Skorkina M. Yu. *Sistema krasnoy krovi. Sravnitel'naya fiziologiya: monografiya* [Red blood system. Comparative physiology: a monograph]. Belgorod: Izd-vo BelGU, 2004, 235 p. [In Russian]

14. Lipunova E. A., Skorkina M. Yu. *Fiziologiya krovi* [Blood physiology]. Belgorod: Izd-vo BelGU, 2007, 326 p. [In Russian]
15. Aldrich K., Saunders D. K. *Journal of Thermal Biology*. 2001, no. 26, pp. 179–182.
16. Arıkan H., Tosunođlu M., Atatür M. K., Göçmen B. *Turkish Journal of Zoology*. 2007, no. 31 (1), pp. 53–64.
17. Arýkan H., Göçmen B., Yıldız M. Z., Ilgaz Ç., Kumluta Y. *Russian Journal of Herpetology*. 2009, vol. 16, no. 2, pp. 101–106.
18. Cherkesova D. U., Rabadanova A. I. *Rukovodstvo k prakticheskim zanyatiyam po fiziologii cheloveka i zhivotnykh* [Guide to practical exercises in human and animal physiology]. Makhachkala: Raduga-1, 2015, 108 p. [In Russian]
19. Leonova V. G. *Analiz eritrotsitarnykh populyatsiy v ontogeneze cheloveka* [Analysis of red blood cell populations in human ontogenesis]. Novosibirsk: Nauka, 1987, 242 p. [In Russian]
20. Lakin T. B. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola, 1990, 352 p. [In Russian]
21. Akaev B. A., Ataev Z. V., Gadzhiev B. S. et al. *Fizicheskaya geografiya Dagestana: ucheb. posobie* [Physical geography of Dagestan: school-book]. Makhachkala: Shkola, 1996, 382 p. [In Russian]

Рабаданова Аминат Ибрагимовна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра зоологии и физиологии,
Дагестанский государственный
университет (Россия, г. Махачкала,
ул. М. Гаджиева, 43А)

E-mail: phisiodgu@mail.ru

Rabadanova Aminat Ibragimovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of zoology and
physiology, Dagestan State University
(43A, M. Gadzhievya street, Makhachkala,
Russia)

Салатгереева Эльвира Герейхановна

магистрант, Дагестанский
государственный университет (Россия,
г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43А)

E-mail: ashty06@mail.ru

Salatgereeva El'vira Gerey Khanovna

Master degree student, Dagestan State
University (43A, M. Gadzhievya street,
Makhachkala, Russia)

Образец цитирования:

Рабаданова, А. И. Гематологические показатели некоторых видов рептилий Дагестана / А. И. Рабаданова, Э. Г. Салатгереева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 71–84. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-7.

УДК 581.55

DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-8

М. В. Кожевникова, В. Е. Прохоров, Ю. А. Лукьянова

КОНСПЕКТ ВЫСШИХ СИНТАКСОНОВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «НИЖНЯЯ КАМА»

Аннотация.

Представлено исследование растительных сообществ национального парка «Нижняя Кама» с точки зрения их положения в системе флористической классификации на основе метода Браун-Бланке. Национальный парк «Нижняя Кама» расположен на территории Республики Татарстан в пределах пойменно-долинного комплекса нижнего течения р. Кама и ее небольших притоков. Анализу подверглись 1702 геоботанических описания, выполненных разными авторами в период с 1939 по 2017 г. и содержащихся в базе данных «Vegetation Database of Tatarstan» Казанского федерального университета. В качестве метода выделения была использована экспертная система EuroVegChecklist, встроенная в пакет JUICE 7.0. Было выявлено 20 классов растительности, представляющие следующие группы: растительность бореальной зоны (*Vaccinio-Piceetea*, *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*); растительность неморальной лесной зоны (*Carpino-Fagetea sylvaticae*, *Quercetea robori-petraeae*, *Lonicero-Rubetea plicati*, *Molinio-Arrhenatheretea*); растительность степной зоны (*Festuco-Brometea*); растительность аллювиальных наносов (*Alno glutinosae-Populetea albae*, *Salicetalia purpureae*); затапливаемые леса и кустарники (*Alnetea glutinosae*); водная растительность пресных водоемов (*Lemnetea*, *Potamogetonetea*); околоводная, водно-болотная растительность (*Phragmito-Magnocaricetea*) и антропогенная растительность (*Artemisietea vulgaris*, *Digitario sanguinalis-Eragrostietea minoris*, *Epilobietea angustifolii*, *Sisymbrietea*, *Papavetea rhoeadis*, *Polygono-Poetea annuae*). Наибольшее количество классов содержат группы антропогенной растительности и различных лесных сообществ, что отражает основные закономерности растительного покрова национального парка «Нижняя Кама» – преобладание лесных сообществ, испытывающих антропогенное воздействие вследствие рубок, пожаров, нефтедобычи и рекреации. Кроме этого, проведенное исследование наглядно демонстрирует высокое синтаксономическое разнообразие сообществ, что подтверждает уникальность данного природного объекта, а также и необходимость принятия мер для дальнейшего его сохранения и восстановления.

Ключевые слова: EuroVegChecklist, JUICE, базы данных, Браун-Бланке, классификация, растительность.

© Кожевникова М. В., Прохоров В. Е., Лукьянова Ю. А., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

SYNOPSIS OF HIGH-RANK SYNTAXES OF PLANT COMMUNITIES OF THE NIZHNYAYA KAMA NATIONAL PARK

Abstract.

The paper dedicated to the study of plant communities of the Nizhnyaya Kama National Park from the point of view of their position in the Braun-Blanquet system. The Nizhnyaya Kama National Park is located in the territory of the Republic of Tatarstan within the floodplain-valley complex of the lower reaches of the Kama River and its small tributaries. The analysis was carried out in 1702 relevés, performed by different authors in the period from 1939 to 2017 and contained in the database "Vegetation Database of Tatarstan" of the Kazan Federal University. The expert system EuroVegChecklist, which was built in the JUICE 7.0 package, was used as a classification method. There were 20 vegetation classes representing the following groups: vegetation of the boreal zone (*Vaccinio-Piceetea*, *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*); vegetation of the nemoral forest zone (*Carpino-Fagetea sylvaticae*, *Quercetea robori-petraeae*, *Lonicero-Rubetea plicati*, *Molinio-Arrhenatheretea*); vegetation of the steppe zone (*Festuco-Brometea*); alluvial forest and scrub (*Alno glutinosae-Populetea albae*, *Salicetalia purpureae*); swamp forests and scrub (*Alnetea glutinosae*); freshwater aquatic vegetation (*Lemnetea*, *Potamogetonetea*); vegetation of shorelines and swamps (*Phragmito-Magnocaricetea*) and anthropogenic vegetation (*Artemisietea vulgaris*, *Digitario sanguinalis-Eragrostietea minoris*, *Epilobietea angustifolii*, *Sisymbrietea*, *Papaveretea rhoeadis*, *Polygono-Poetea annuae*). The largest number of classes contains groups of anthropogenic vegetation and various forest communities, which reflects the main regularities of the vegetation cover of the Nizhnyaya Kama National Park – the predominance of forest communities experiencing anthropogenic impact due to felling, fires, oil production and recreation. In addition, the study clearly demonstrates the high syntaxonomic diversity of communities, which confirms the uniqueness of this natural object, as well as the need to take measures for its further preservation and restoration.

Keywords: EuroVegChecklist, JUICE, databases, Braun-Blanquet, classification, vegetation.

Введение

Территория национального парка «Нижняя Кама», площадью 26 460,1 га, расположена в пределах пойменно-долинного комплекса нижнего течения реки Камы и ее небольших притоков и представлена обособленными лесными массивами: Большой Бор, Малый Бор, Танаевский лес – в правобережье, Боровецкий лес – в левобережье реки Камы. Двумя отдельными кластерами представлены пойменные угодья (Елабужские луга, Танаевские луга), прилегающие к городу Елабуга и селу Танайка и охватывающие приустьевую, центральную и притеррасную пойму правобережья реки Кама (рис. 1). Лесные массивы занимают водораздельные, верхние, средние и нижние части склонов. В исследовании также рассматриваются участки объектов нефтедобычи, находящиеся внутри лесных массивов, но формально не входящие в границы национального парка.

Согласно ботанико-географическому районированию, растительность территории нацпарка относится к Среднерусской подпровинции Восточно-европейской провинции Европейской широколиственно-лесной области и располагается на стыке подзон широколиственно-еловых лесов, широколиственных лесов и луговых степей [1].

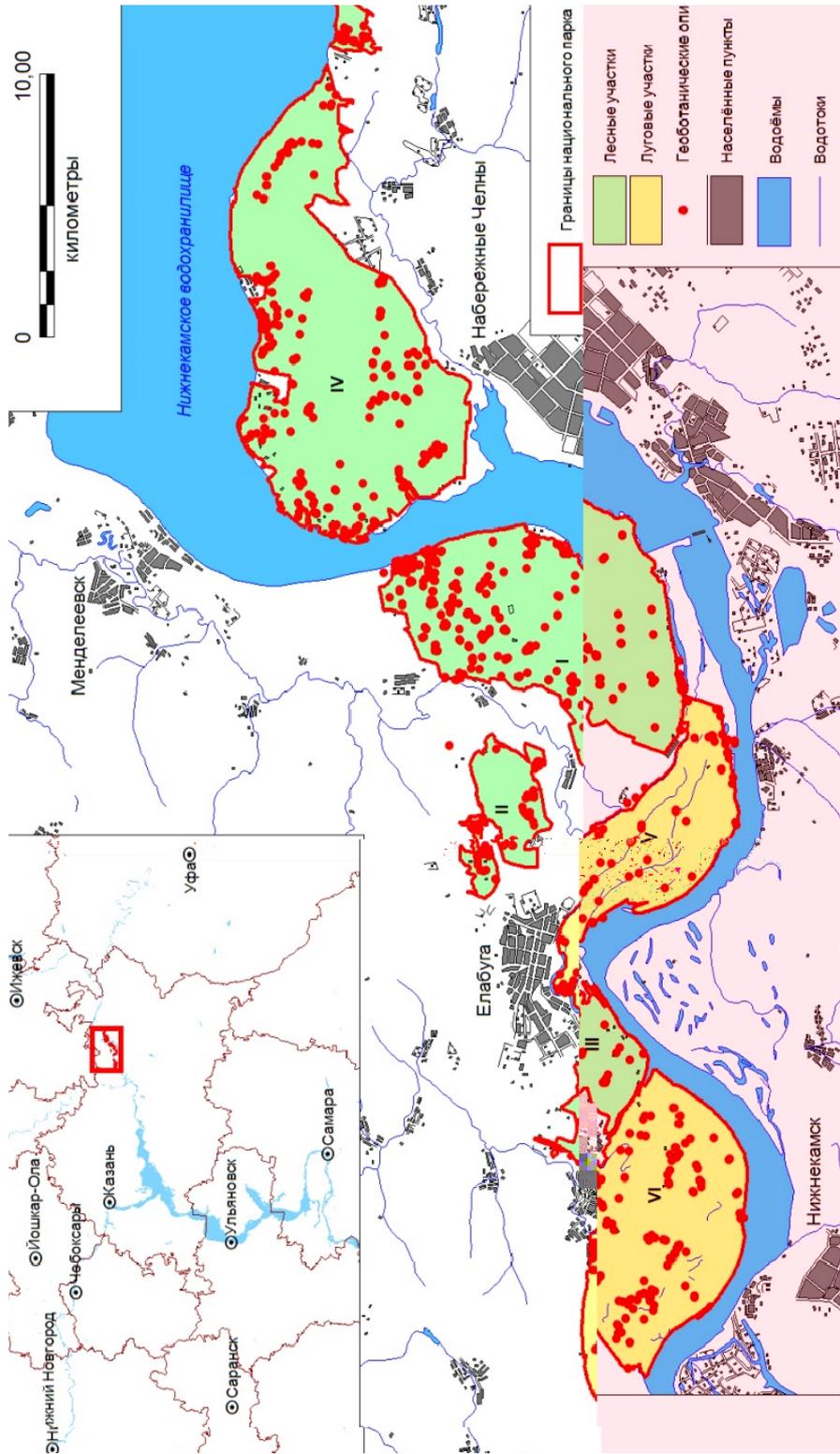


Рис. 1. Карта-схема национального парка «Нижняя Кама». Участки: I – Большой Бор; II – Малый Бор; III – Танаевский лес; IV – Боровецкий лес; V – Елабужские луга; VI – Танаевские луга

Наиболее ранними работами по исследованию растительности территории, вошедшей впоследствии в состав национального парка, можно считать исследования М. В. Маркова [2] в Боровецкой сосновой даче Кзыл-Тауского лесхоза (ныне участок Боровецкий лес). Здесь им описаны ассоциации *Piceeto-Pinetum hylocomiosum*, *Abiegno-Piceeto-Pinetum hylocomiosum*, *Pinetum quercetosum*, *Abiegno-Piceeto-Pinetum corylosum*.

Почти через 10 лет после него на территории Большого Бора и памятника природы Кзыл-Тау (впоследствии вошедшего в кластер Боровецкий лес) В. С. Порфирьевым было осуществлено полное кварталное обследование [3–5] и выделены ассоциации *Abiegno-Tiliatum aegopodioso-caricosum*, *Tilieto-Abiegnum corylosum*, *Piceeto-Abiegnum corylosum*.

Позже эти материалы были обобщены в сборнике «Памятники природы Татарии» [6], где приводится довольно полная характеристика типов леса обеих территорий. Здесь выделяются сосняки сложные с участием в древостое и в подлеске липы (сосняки липовые) и дуба (сосняки дубовые), сосняки кустарниково-мшистые, сосняки мшистые (зеленомошные), сосняки кислично-мшистые с пихтой.

В атласе Республики Татарстан [7] растительность территории национального парка «Нижняя Кама» отнесена к нескольким типам. Из них преобладают: культура сосны; осиновые и березовые с елью, иногда с пихтой, с широколиственными породами разнотравно-неморальные с бореальными видами, неморально-разнотравные, лугово-разнотравные, злаково-рудеральные на месте сосновых и сосново-широколиственных лесов; елово-пихтовые и еловые с липой кислично-мшистые, кислично-неморальные и производные от них липовые разнотравно-неморальные леса; елово-липовые с дубом и сосной кислично-корневищноосоково-неморальные и производные от них липовые бореально- и разнотравно-неморальные леса. Совсем небольшую площадь занимают дубовые с липой и вязовые страусниково-снытевые, ежевично-страусниковые, снытевые с кирказоном и производные от них липовые и ольховые гигрофитные леса, а также различного рода влажные луга.

После организации национального парка в 1991 г. работы, касающиеся изучения растительности, в основном сфокусированы на изменении состава сообществ под влиянием антропогенной деятельности: нефтедобычи [8–10] или рекреации [11, 12]. Названия растительных сообществ, фигурирующие в этих работах, сложно отнести к какой-либо классификации (к примеру, «сосняки сложные» [8]; «сосняки, липняки, пихтарники» [12]).

В 2016 г. при создании геоботанической карты была выполнена классификация растительности национального парка на доминантно-детерминантной основе, которая представлена в соответствующем отчете [13]. Типы растительных сообществ выделялись на основе доминантных видов древесных пород и напочвенного покрова для лесов и доминантных видов напочвенного покрова для луговых и болотных сообществ, а также наличия характерных видов напочвенного покрова. Данная типизация основывается на классификационной схеме, предложенной В. Н. Сукачевым [14, 15]. Ранг выделенных типов растительности приблизительно соответствует группе ассоциаций этой системы. При типизации сообществ оценивалось участие доминантных видов, а также частота встречаемости видов с небольшими проек-

тивными покрытиями. Всего выделено 17 типов лесов, 6 типов лугов, 2 типа болот, а также прибрежно-водный тип растительности.

Одной из задач исследований, выполняемых на особо охраняемых природных территориях, особенно таких крупных, как национальные парки, является экологический анализ и прогноз динамики состояния растительности полидоминантных и сменно-доминантных сообществ. Это часто бывает затруднительно в категориях доминантно-детерминантных классификаций, не предполагающих использование полного флористического анализа классифицируемых сообществ. Именно поэтому становится актуальной задача описания растительности нацпарка в системе флористической классификации Браун-Бланке.

Для территории Республики Татарстан в целом и для территории национального парка «Нижняя Кама» в частности флористическая классификация не разработана, поэтому первым шагом при создании протомуса на новые территории должен стать перечень высших синтаксонов в флористической классификации Браун-Бланке – классов. Таким образом, целью настоящего исследования является определение перечня классов в флористической классификации Браун-Бланке, к которым могли бы относиться растительные сообщества территории национального природного парка «Нижняя Кама».

Материалы и методика

В качестве материалов были использованы 1702 геоботанических описания из “Vegetation Database of Tatarstan” [16], созданной и поддерживаемой на кафедре общей экологии Института экологии и природопользования Казанского федерального университета. Подавляющая их часть (97 %) выполнена после 2000 г., что позволяет считать эти данные современными. Наиболее старые описания датируются 1939 г. и выполнены профессором М. В. Марковым на территории Боровецкой дачи. Геоботанические описания после 2014 г. выполнялись в соответствии с рекомендациями Й. Денглера с соавторами [17]. Размер пробной площади был ограничен таким образом, чтобы обеспечить гомогенность с точки зрения структуры, видового состава и условий обитания фитоценоза по методу Браун-Бланке [18]. Чаще всего он составлял 400 м² для древесной растительности и 100 м² для травянистой. Для каждого участка были зарегистрированы все виды сосудистых растений с указанием яруса их произрастания (древесный 1 ярус, древесный 2 ярус, подлесок и травостой) и их обилия по шкале Друде [19]. Для каждого геоботанического описания также были отмечены географические координаты (полученные с помощью GPS с точностью ±3 м и системой координат сетки WGS-84). Остальные геоботанические описания весьма разнородны, имеют площадь от 100 до 2500 м², точность географической привязки от 50 до 200 м.

Отобранные геоботанические описания экспортировались из “Vegetation Database of Tatarstan” в программный пакет JUICE 7.0 [20]. Выборка подверглась анализу с помощью экспертной системы EuroVegChecklist (EVC-ES) [21], встроенной в JUICE 7.0. По набору диагностических видов система в автоматическом режиме классифицирует геоботанические описания в системе Браун-Бланке [18] на уровне классов.

Результаты и обсуждение

Экспертной системой было определено 20 классов растительности, среди которых распределились 67,9 % описаний выборки. Только 8 классов содержат более 1 % описаний и 3 класса – более 10 %.

Конспект высших синтаксонов национального парка «Нижняя Кама» имеет следующий вид:

1. Зональная и интразональная растительность.
 - 1.1. Растительность бореальной зоны.

PIC: *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939.
BRA: *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov et al. 1991.
 - 1.2. Растительность неморальной лесной зоны.
 - 1.2.1. Зональные широколиственные леса.

FAG: *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968.
QUE: *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957.
 - 1.2.2. Интразональная кустарниковая растительность неморальной зоны.

LON: *Lonicero-Rubetea plicati* Haveman, Schaminée et Stortelder in Stortelder et al. 1999.
 - 1.2.3. Интразональные луга и пустоши бореальной и умеренной зон.

MOL: *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937.
 - 1.3. Растительность степной зоны.

FES: *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947.
2. Азональная растительность.
 - 2.1. Леса и кустарники аллювиальных наносов.

POP: *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanić 1968.
PUR: *Salicetea purpureae* Moor 1958.
 - 2.2. Леса и кустарниковая растительность, произрастающая на болотах.

ALN: *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946.
FRA: *Franguletea* Doing ex Westhoff in Westhoff et Den Held 1969.
 - 2.3. Водная растительность пресноводных водоемов.

LEM: *Lemnetea* O. de Bolòs et Masclans 1955.
POT: *Potamogetonetea* Klika in Klika et Novák 1941.
 - 2.4. Околоводная и болотная растительность.

PHR: *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novák 1941.
 - 2.5. Антропогенная растительность.

PAR: *Papaveretea rhoeadis* S. Brullo et al. 2001 nom. conserv. propos.
SIS: *Sisymbrietea* Gutte et Hilbig 1975.
DIG: *Digitario sanguinalis-Eragrostietea minoris* Mucina, Lososová et Šilc in Mucina et al. 2016.
POL: *Polygono-Poëtea annuae* Rivas-Mart. 1975.
ART: *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in Tx. ex von Rochow 1951.
EPI: *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951.

Класс *Vaccinio-Piceetea* объединяет сообщества бореальных хвойных лесов Евразии и верхней умеренной зоны, в которой преобладают ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) H. Karst.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) или близкородственные виды. Характерными являются бедные питательными веществами преимущественно кислые почвенные условия. В нацпарке

сообщества этого класса немногочисленны, они представлены всего 34 геоботаническими описаниями, которые располагаются преимущественно по левобережью Камы на территории участков Большой Бор и Малый Бор и лишь 2 геоботанических описания, отнесенных к этому классу находятся на территории участка Танаевский лес. В доминантно-детерминантной классификации это, как правило, сосняки или ельники чернично-брусничные с развитым моховым покровом. В древостое чаще всего доминируют сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и береза повислая (*Betula pendula* Roth), константным видом является ель финская (*Picea × fennica* (Regel) Kom.), но практически никогда не доминирует. В напочвенном покрове преобладают черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.). Константными видами являются ортилия однобокая (*Orthilia secunda* (L.) House) и вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth).

Класс ***Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*** является вторым по численности вошедших в него геоботанических описаний (19,8 %). В литературе он описан как объединяющий светлохвойные и мелколиственные травяные леса юга Сибири. Основной ареал сообществ данного класса расположен в южных равнинных и горных районах Средней и Западной Сибири, простираясь от Приуралья на западе до Прибайкалья на востоке. На равнине в широтном отношении он занимает лесостепную и подтаежную зоны [22]. В нацпарке сообщества, отнесенные к этому классу, распространены на всей его территории. В первом ярусе доминируют сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и береза повислая (*Betula pendula*); во втором ярусе и подлеске – ель финская (*Picea × fennica*); в травостое преобладают орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.), коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.), костяника (*Rubus saxatilis* L.). Другие константные виды этого класса: рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), купена душистая (*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea*), ортилия однобокая (*Orthilia secunda*), подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.). Фитоценозы, отнесенные к этому классу, являются самыми богатыми во флористическом отношении. В среднем, на одно геоботаническое описание приходится 39,4 видов. На территории парка это класс с самой богатой ценофлорой – 359, а по количеству родов и семейств он немногим уступает классу *Carpino-Fagetea sylvaticae* (203 рода и 67 семейств).

Самый большой по количеству геоботанических описаний и, следовательно, наиболее распространенный на территории национального парка класс ***Carpino-Fagetea sylvaticae*** представляет сообщества зональных широколиственных листопадных лесов европейской умеренной зоны, в которых преобладают древесные породы со средними и высокими требованиями к влажности почвы и питательным веществам. Ареал этого класса простирается от самой западной части Европы до Южного Урала. Подобные леса также встречаются в западной и южной части Сибири [23]. В национальном парке сообщества, отнесенные к этому классу, распространены на всей его территории. В них в первом ярусе доминируют липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), береза повислая (*Betula pendula*) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), во втором ярусе и подлеске – липа сердцевидная (*Tilia cordata*), в травостое

стое преобладают осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), хвощ луговой (*Equisetum pratense* Ehrh.). Другие константные виды этого класса: лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*), жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott.), чина весенняя (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.). Сообщества этого класса содержат самое большое количество редких видов растений, занесенных в Красную книгу Республики Татарстан [24], – 18.

В Европе класс ***Quercetea robori-petraeae*** представляет собой дубовые леса, в которых доминирует *Quercus petraea* agg. или *Q. robur* L. и произрастающие на кислых почвах виды напочвенного покрова. Подлесок, как правило, разрежен. Эти леса встречаются либо на маломощных почвах, либо на сильно выветренных кислых породах, либо на более мощных выщелоченных почвах на осадочных породах [25]. Сообщества национального парка «Нижняя Кама», отнесенные к этому классу (5 описаний), представляют собой сухие сосняки с дубом, встречающиеся на участках Боровецкий лес, Большой бор и Малый Бор. В древостое доминирует сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), содоминантом выступает береза повислая (*Betula pendula*), в напочвенном покрове доминирует, как правило, орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*).

Класс ***Lonicero-Rubetea plicati*** представляет собой кустарниковые сообщества лесных опушек и вырубок [21]. На территории нацпарка сообщества данного класса представлены 2 описаниями. Оба описания выполнены на олуговевших опушках сосновых лесов на территориях участков Большой Бор и Боровецкий лес.

Класс ***Molinio-Arrhenatheretea*** представляет собой высокотравные пастбища и луга на плодородных почвах, распространенных по всей Европе, исключая высокогорья [21]. На территории национального парка сообщества этого класса приурочены к луговым участкам Танаевские луга и Елабужские луга. Здесь чаще всего доминируют серпуха венценосная (*Serratula coronata* L.), кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub), мятлик узколистый (*Poa angustifolia* L.), подмаренник вздутоплодный (*Galium physocarpum* Ledeb.). Другими константными видами являются щавель густой (*Rumex confertus* Willd.), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), горошек мышиный (*Vicia cracca* L.).

Фитоценозы, относимые к классу ***Festuco-Brometea***, характеризуются как сообщества сухой пастбищно-луговой и степной растительности на плодородных почвах в субсредиземноморской, неморальной и гемибореальной зонах Европы [21]. В национальном парке сообщества этого класса распространены на территории участков Танаевские луга и Елабужские луга и представляют собой ксеро-мезофитную луговую растительность. Доминирующими видами являются мятлик узколистый (*Poa angustifolia*), земляника зеленая (*Fragaria viridis* (Duch.) Weston), кострец безостый (*Bromopsis inermis*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth). Другие константные виды этого класса: щавель густой (*Rumex confertus*), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea* L.), подмаренник настоящий (*Galium verum* L.).

Сообщества класса ***Alno glutinosae-Populetea albae*** представляют собой прибрежные пойменные леса на богатых питательными веществами аллюви-

альных почвах в неморальной зоне Европы. Они произрастают в местообитаниях, характеризующихся постоянным колебанием уровня воды с периодами наводнений и засух и, следовательно, нарушенной и неразвитой почвы [26]. В национальном парке сообщества данного класса встречаются на территориях каждого из кластеров на 28 геоботанических площадях. В доминантной классификации они соответствуют ольшанникам, пойменным дубравам, вязовникам, влажным ельникам и березнякам. В древостое чаще всего доминирует ольха клейкая (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), в напочвенном покрове – будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.) и ежевика (*Rubus caesius* L.).

Класс *Salicetalia purpureae* включает в себя евро-сибирские аazonальные сообщества ивовых кустарников, ивовых или ивово-тополевых лесов, встречающихся вдоль берегов рек и на регулярно затопляемых пойменных участках. Травостой состоит из пойменных видов, типичных как для открытых местообитаний, так и для травостоя лесов, но обычно не содержит исключительно лесных видов [27]. В анализируемой выборке, к данному классу отнесено 3 геоботанических описания, выполненных на территории Елабужских лугов. В древостое доминирует ива белая (*Salix alba* L.), в подлеске – ива трехтычинковая (*Salix triandra* L.) и ива корзиночная (*Salix viminalis* L.), в травостое – ежевика (*Rubus caesius*).

Класс *Alnetea glutinosae* включает заболоченные ольховые леса и ивовые кустарники, встречающиеся в местообитаниях с постоянно высоким уровнем грунтовых вод. Травянистый ярус сформирован из водно-болотного высокотравья и осок, в то время как типичные лесные виды отсутствуют [28]. К этому классу было отнесено всего 5 геоботанических описаний, выполненных на низинных болотах (участки Большой Бор и Боровецкий лес). В древесном ярусе этих сообществ доминирует береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), в напочвенном покрове – осоки пузырчатая (*Carex vesicaria* L.) и черная (*Carex nigra* (L.) Reichard). Это единственный класс на территории парка, в сообществах которого не отмечены адвентивные виды.

Класс *Franguletea* – ивняки Западной Европы, Фенноскандии и субарктических регионов Центральной Европы [21]. Ивняки, описанные на территории участка Танаевские луга, представляют собой кустарниковые сообщества с преобладанием ивы пепельной (*Salix cinerea* L.) и ивы трехтычинковой (*Salix triandra*).

Класс *Lemnetea* включает бедную в видовом отношении водную растительность свободно плавающих не укореняющихся макрофитов. Они могут быть либо плавающими на поверхности воды, либо погруженными. Эта растительность встречается в эвтрофных и мезотрофных водоемах. Она широко распространена во всем мире, включая тропики [29]. Класс представлен 1 геоботаническим описанием, выполненным на территории участка Елабужские луга.

Класс *Potamogetonetea* включает растительность водных макрофитов, укореняющихся на дне водоемов или водотоков. Большинство из этих растений являются многолетними. Они либо полностью погружены, либо имеют плавающие на поверхности листья. Некоторые сообщества этого класса занимают местообитания с высоким уровнем воды в течение года, в то время как другие переносят или даже нуждаются в кратковременном обмелении, но

не до полного высыхания. Растительные сообщества, относимые к данному классу, встречаются повсеместно, но чаще и наиболее разнообразны в районах умеренной зоны [29]. Фитоценозы, отнесенные к данному классу, представлены 2 геоботаническими описаниями, выполненными на территории участка Танаевские луга (оз. Долгое) и Елабужские луга. Доминантами в данных описаниях являются элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.), ряска малая (*Lemna minor* L.), многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.), кубышка желтая (*Nuphar lutea* (L.) Smith).

Класс **Phragmito-Magnocaricetea** объединяет сообщества тростниковой и осоковой растительности пресноводных или солоноватых водоемов и ручьев Евразии [21]. На территории национального парка сообщества этого класса распространены в Танаевских и Елабужских лугах в наиболее увлажненных участках, а также на территории Большого Бора в болотистых понижениях.

Доминирующим видом чаще всего является двухкосточник тростниковидный (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert), также часто обильны манник большой (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.), тростник южный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) и рогоз узколистный (*Typha angustifolia* L.). Высокую встречаемость имеют дербенник иволистный (*Lythrum Salicaria* L.), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.) и чистец болотный (*Stachys palustris* L.).

Класс **Papaveretea rhoeadis** представляет собой однолетнюю сорную растительность пахотных культур, садов и виноградников в прохладно-умеренных и бореальных зонах Евразии [21]. В анализируемой выборке к данному классу было отнесено 5 описаний, все они выполнены на рекультивированных площадках нефтяных скважин. Во всех случаях на площадках доминирует марь белая (*Chenopodium album* L.), иногда в качестве содоминантов к ней присоединяются молочай прутьевидный (*Euphorbia virgata* Waldst. & Kit.) и смолевка лежачая (*Oberna procumbens* (Murr.) Ikonn.). Во флористическом отношении это самые бедные из рассматриваемых сообществ (в среднем, на одно геоботаническое описание приходится 14,2 вида).

Класс **Sisymbrietea** объединяет сообщества растений, представляющих собой однолетнюю, эфемерную, рудеральную, как правило, нитрофильную и субнитрофильную растительность, встречающуюся во всем мире за исключением теплых тропических регионов [21]. От сообществ следующего класса **Digitario sanguinalis-Eragrostietea minoris** его отличают более холодные и влажные биотопы с более высоким содержанием питательных веществ в почве. Все сообщества, отнесенные к данному классу (20 геоботанических описаний) располагаются на площадках нефтяных скважин участка Большой Бор. Как правило, доминирует марь белая (*Chenopodium album*), содоминантами выступают мелколепестничек канадский (*Conyza canadensis* (L.) Cronq.) и щетинник зеленый (*Setaria viridis* (L.) Beauv.). Это второй после **Artemisietea vulgaris** класс по количеству адвентивных видов (30 видов растений).

Класс **Digitario sanguinalis-Eragrostietea minoris** был описан в 2016 г., он объединяет сообщества термофильной травянистой рудеральной растительности богатой однолетними видами растений, характеризующихся фотосинтезом C4-типа. Эти сообщества распространены преимущественно в Южной Европе, где наблюдаются длительные периоды летней засухи и высокой температуры (Средиземноморье) или на быстро дренируемых субстратах

в неморальной зоне [21]. На территории России сообщества данного класса упоминаются в работах Л. А. Арепьевой [30] и А. Д. Булохова [31] и описываются как сообщества, представляющие растительность начальных сукцессионных стадий склонов железнодорожных насыпей. На территории национального парка все 10 геоботанических описаний, отнесенные к данному классу, выполнены исключительно на периодически расчищаемых площадках нефтяных скважин в Большом Бору и Боровецком лесу. Их экотопы представляют собой открытый, хорошо дренируемый песчаный субстрат, искусственно лишенный растительного и почвенного покрова. При их зарастании образуется разреженный травянистый покров, в составе которого наибольшим обилием обладают щетинник зеленый (*Setaria viridis*) и ежовник обыкновенный (*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.), а также спорыш птичий (*Polygonum aviculare* L.), марь белая (*Chenopodium album*) и мелкопестичек канадский (*Conyza canadensis*). В рассматриваемых сообществах зафиксировано 25 адвентивных видов. Это количество составляет 28,1 % от общего количества произрастающих в данных сообществах видов растений (индекс адвентизации ценофлоры равен 0,28) и 8,1 % от всех адвентиков Татарстана. Такое высокое значение доли адвентивной фракции во флоре указывает на полную деградацию естественных растительных сообществ на данных участках. Тем не менее в сообществах этого класса был зарегистрирован один вид, занесенный в Красную книгу Татарстана [24] – горошек кашубский (*Vicia cassubica* L.). В пределах Татарстана популяции этого вида достигают высокой численности лишь на территории национального парка «Нижняя Кама» [32].

В класс *Polygono-Poetea annuae* входит нарушенная растительность вытопанных местообитаний, образованных в основном однолетними растениями с рудеральной или стресс-толерантной стратегией жизни. Большинство видов низкорослые, с жесткими стеблями, ползучими столонами или листовыми розетками. Они производят много семян, которые рассеиваются ногами человека и животных или колесами транспортных средств. Вытаптывание приводит к уплотнению почвы, особенно на суглинистых субстратах, где длительные периоды высыхания могут чередоваться с кратковременным поверхностным заболачиванием [33]. Класс представлен одним геоботаническим описанием, выполненным в пределах рекультивированной площадки нефтяной скважины, расположенной в Большом Бору.

Класс *Artemisietea vulgaris* включает термофильную растительность солнечных и сухих мест обитания и состоит в основном из двухлетних и многолетних видов, хотя также присутствуют некоторые однолетники. Сообщества данного класса распространены, главным образом, в нарушенных местообитаниях населенных пунктов и их окрестностей [34]. В национальном парке фитоценозы, отнесенные к этому классу, распространены на всей его территории и приурочены в подавляющем большинстве к площадкам нефтяных скважин, местам выпаса скота и зонам с высокой рекреационной нагрузкой. Класс *Artemisietea vulgaris* является третьим по численности геоботанических описаний после классов *Carpino-Fagetea sylvaticae* и *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* (содержит 10,6 % анализируемых геоботанических описаний). Доминирующим видом является, как правило, вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), содоминантами часто выступают пырей ползучий (*Elytri-*

gia repens (L.) Nevski), мятлик узколистный (*Poa angustifolia*), кострец безостый (*Bromopsis inermis*). Другие константные виды: полынь горькая (*Artemisia absinthium* L.), цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus* L.), мелкопестничек канадский (*Coryza canadensis*), полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris* L.), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), трехреберник продырявленный (*Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz). Ценофлора данного класса на территории парка включает наибольшее среди рассматриваемых сообществ количество адвентивных видов (45 видов растений).

Класс *Epilobietea angustifolii* объединяет травянистую растительность лесных прогалин и участков, обезлесенных в результате лесных пожаров, буреломов, вспышек насекомых-вредителей или загрязнения воздуха. Сообщества этого класса встречаются по лесным балкам, осыпям и различным каменистым отсыпкам вдоль автомобильных и железных дорог, в карьерах и на строительном мусоре. Развиваются они на сравнительно бедных почвах с временно возросшей доступностью азота. Видовой состав этого типа растительности частично зависит от типа предшествующей или смежной лесной растительности. При отсутствии направленного воздействия эта растительность обычно сохраняется в течение трех-семи лет, а затем уступает место кустарникам или деревьям [35]. Большая часть геоботанических описаний, отнесенных к данному классу (7 из 10) были выполнены вдоль автомобильных дорог или на обваловках площадок нефтяных скважин на участках Большой Бор и Боровецкий лес. В этих сообществах чаще всего доминирует крапива двудомная (*Urtica dioica*), среди доминантов также были отмечены вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.), кострец безостый (*Bromopsis inermis*), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*) и конопля сорная (*Cannabis ruderalis* Janisch.).

Заключение

Растительность национального парка «Нижняя Кама» представлена 20 классами флористической классификации Браун-Бланке. Из них наибольшую группу по численности выполненных геоботанических описаний образуют сообщества лесной растительности – 6 классов и 45 % всех геоботанических описаний. Это согласуется с высказанными ранее тезисами о высоком разнообразии биотопов и видов лесных сообществ. Другая большая группа, также состоящая из 6 классов и 13 % всех геоботанических описаний, – это рудеральная растительность, что свидетельствует о высокой степени нарушенности разных типов фитоценозов, как правило, вследствие эксплуатации объектов нефтедобычи и рекреации.

Остальные четыре группы содержат небольшое количество классов (от 1 до 3) и небольшое количество описаний, что является следствием одновременно двух факторов: их меньшей распространенности и невысокой изученности.

Библиографический список

1. Грибова, С. А. Растительность Европейской части СССР / С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. – Ленинград : Наука, 1980. – 429 с.

2. **Марков, М. В.** Лес и степь в условиях Закамья. II. Хвойные леса / М. В. Марков // Ученые записки Казанского университета. – 1939. – Т. 99, кн. 1, вып. 5. – С. 67–131.
3. **Порфирьев, В. С.** Темнохвойно-широколиственные леса северо-востока Татарии / В. С. Порфирьев // Ученые записки Казанского педагогического института. – 1947. – Вып. 5. – С. 17–33.
4. **Порфирьев, В. С.** К познанию пихтовых ценозов Татарской АССР В. С. Порфирьев // Ученые записки Казанского педагогического института. – 1950. – Вып. 9. – С. 47–119.
5. **Порфирьев, В. С.** Сохранить участки таежных лесов в Волжско-Камском крае / В. С. Порфирьев // Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюллетень № 7. – Москва : Изд-во АН СССР, 1962. – С. 34–44.
6. Памятники природы Татарии / под ред. В. А. Попова. – Казань : Изд-во Казанского ун-та, 1977. – 143 с.
7. Атлас Республики Татарстан / под ред. Г. В. Поздняк. – Москва : ПКО «Картография», 2005. – 705 с.
8. Комплексное изучение лесных экосистем национального парка «Нижняя Кама» и оценка воздействия на них объектов нефтедобычи / Р. М. Гареев, А. В. Кулагин, Л. В. Блатт, Ф. Х. Яруллин, Д. А. Соловьев, В. Е. Прохоров, Т. И. Артемьева, Н. В. Шулаев, А. Ф. Беспалов, И. З. Хайрутдинов, Д. В. Тишин, Т. А. Кондратьева, Г. А. Юпина // Экологический консалтинг. – 2009. – № 1 (33). – С. 2–10.
9. **Gareev, R. M.** Evaluation of ecological state of Lower Kama national park under commercial oil production conditions / R. M. Gareev, M. N. Mingazov, O. E. Mishanina, E. V. Khisamutdinova // Neftyanoe khozyaystvo – Oil Industry. – 2011. – № 7. – P. 70–73.
10. **Bespalov, A. F.** Effects of oil extraction and recreational load on forest bird communities during the post-nesting period / A. F. Bespalov, D. V. Trushin // World Applied Sciences Journal. – 2013. – Vol. 22 (5). – P. 712–717.
11. **Лукьянова, Ю. А.** Динамика растительного покрова лесных ценозов национального парка «Нижняя Кама» в условиях рекреационного воздействия / Ю. А. Лукьянова // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смиловича. – Саранск ; Пушта, 2011. – Вып. IX. – С. 72–82.
12. **Лукьянова, Ю. А.** Влияние рекреационных нагрузок на изменение растительного покрова лесных ценозов национального парка «Нижняя Кама» в условиях дифференцированного режима охраны территории / Ю. А. Лукьянова, Н. А. Чижикова // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2009. – Т. 18, № 3. – С. 74–83.
13. **Лисицина, О. В.** Отчет о научно-исследовательской работе по составлению карты растительности М 1:50 000 на территорию Национального парка «Нижняя Кама» / О. В. Лисицина, Е. В. Фатянова. – Санкт-Петербург, 2016. – 55 с.
14. **Сукачев, В. Н.** Растительные сообщества (введение в фитоценологию) / В. Н. Сукачев. – 4-е изд. – Москва ; Ленинград : Наука, 1928. – 232 с.
15. **Сукачев, В. Н.** Дендрология с основами лесной геоботаники / В. Н. Сукачев. – Ленинград : Наука, 1934. – 614 с.
16. **Prokhorov, V.** Vegetation Database of Tatarstan / V. Prokhorov, T. Rogova, M. Kozhevnikova // Phytocoenologia. – 2017. – Vol. 47 (3). – P. 309–313.
17. **Dengler, J.** Phytosociology / J. Dengler, M. Chytrý, J. Ewald // Encyclopedia of ecology / eds.: S. E. Jørgensen, B. D. Fath. – Oxford : Elsevier, 2008. – P. 2767–2779.
18. **Braun-Blanquet, J.** Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde / J. Braun-Blanquet. – Berlin : Springer, 1928. – 330 p.
19. **Drude, O.** Plant Geography of Germany: A Geographical Characteristics of the Flora of Germany and the Adjacent Alpine and Carpathian countries / O. Drude. – Stuttgart : Engelhorn, 1896. – 502 p.

20. **Tichý, L.** JUICE, software for vegetation classification / L. Tichý // Journal of Vegetation Science. – 2002. – Vol. 13. – P. 451–453.
21. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities / L. Mucina, H. Bültmann, K. Dierßen, J.-P. Theurillat, T. Raus, A. Čarni, K. Šumberová, W. Willner, J. Dengler, R. Gavilán García, M. Chytrý, M. Hájek, R. Di Pietro, D. Iakushenko, J. Pallas, F. J. A. Daniëls, E. Bergmeier, A. Santos Guerra, N. Ermakov, M. Valachovič, J. H. J. Schaminée, T. Lysenko, Y. P. Didukh, S. Pignatti, J. S. Rodwell, J. Capelo, H. E. Weber, A. Solomeshch, P. Dimopoulos, C. Aguiar, S. M. Hennekens, L. Tichý // Applied Vegetation Science. – 2016. – Vol. 19, suppl. 1. – P. 3–264.
22. **Лашинский, Н. Н.** Леса класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* на северном пределе их распространения / Н. Н. Лашинский, Н. В. Ветлужских // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2009. – № 3 (7). – С. 5–18.
23. **Chytrý, M.** *Carpino-Fagetea* Jakucs ex Passarge 1968 / M. Chytrý // Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace / ed. M. Chytrý. – Praha : Academia, 2013. – P. 194–198.
24. Красная книга Республики Татарстан: животные, растения, грибы. – Изд. 3-е. – Казань : Идел-пресс, 2016. – 760 с.
25. **Roleček, J.** *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. et Tüxen ex Oberdorfer 1957 / J. Roleček // Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace / ed. M. Chytrý. – Praha : Academia, 2013. – P. 347–351.
26. **Ellenberg, H.** Vegetation ecology of Central Europe / H. Ellenberg. – 4th ed. – Cambridge : Cambridge University Press, 2009. – 731 p.
27. **Neuhäuslová, Z.** *Salicetea purpureae* Moor 1958 / Z. Neuhäuslová, J. Douda // Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace / ed. M. Chytrý. – Praha : Academia, 2013. – P. 45–47.
28. **Douda, J.** *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et al. 1946 / J. Douda // Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace / ed. M. Chytrý. – Praha : Academia, 2013. – P. 166–167.
29. **Šumberová, K.** *Potametea* Klika in Klika et Novák 1941 / K. Šumberová // Vegetace České republiky. 3. Vodní a mokřadní vegetace / ed. M. Chytrý. – Praha : Academia, 2011. – P. 101–105.
30. **Арепьева, Л. А.** Инвазивные виды в фитоценозах железных дорог Курской области / Л. А. Арепьева // Изучение адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы : материалы V Междунар. науч. конф. – Ижевск, 2017. – С. 8–10.
31. **Булохов, А. Д.** Термофильные сообщества железнодорожных насыпей в Южном Нечерноземье России (в пределах Брянской области) / А. Д. Булохов // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. – 2017. – № 4 (12). – С. 16–28.
32. **Прохоров, В. Е.** Конспект флоры сосудистых растений национального парка «Нижняя Кама» / В. Е. Прохоров, Ю. А. Лукьянова // Научные труды национального парка «Нижняя Кама». – Казань, 2015. – Вып. 1. – С. 38–97.
33. **Lániková, D.** *Polygono arenastri-Poëtea annuae* Rivas-Martínez 1975 corr. Rivas-Martínez et al. 1991 / D. Lániková // Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace / ed. M. Chytrý. – Praha : Academia, 2009. – P. 43–46.
34. **Lániková, D.** *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951 / D. Lániková // Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace / ed. M. Chytrý. – Praha : Academia, 2009. – P. 207–209.
35. **Petřík, P.** *Epilobietea angustifolii* Tüxen et Preising ex von Rochow 1951 / P. Petřík, J. Sádlo // Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace / ed. M. Chytrý. – Praha : Academia, 2009. – P. 379–382.

References

1. Gribova S. A., Isachenko T. I., Lavrenko E. M. *Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1980, 429 p. [In Russian]
2. Markov M. V. *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta* [Proceedings of Kazan University]. 1939, vol. 99, bk. 1, iss. 5, pp. 67–131. [In Russian]
3. Porfir'ev V. S. *Uchenye zapiski Kazanskogo pedagogicheskogo instituta* [Proceedings of Kazan Pedagogical Institute]. 1947, iss. 5, pp. 17–33. [In Russian]
4. Porfir'ev V. S. *Uchenye zapiski Kazanskogo pedagogicheskogo instituta* [Proceedings of Kazan Pedagogical Institute]. 1950, iss. 9, pp. 47–119. [In Russian]
5. Porfir'ev V. S. *Okhrana prirody i zapovednoe delo v SSSR. Byulleten' № 7* [Nature conservation and reserves in the USSR. Bulletin № 7]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1962, pp. 34–44. [In Russian]
6. *Pamyatniki prirody Tatarii* [Monuments of nature of Tatarstan]. Ed. V. A. Popov. Kazan: Izd-vo Kazanskogo un-ta, 1977, 143 p. [In Russian]
7. *Atlas Respubliki Tatarstan* [Atlas of the Republic of Tatarstan]. Ed. G. V. Pozdnyak. Moscow: PKO «Kartografiya», 2005, 705 p. [In Russian]
8. Gareev R. M., Kulagin A. V., Blatt L. V., Yarullin F. Kh., Solov'ev D. A., Prokhorov V. E., Artem'eva T. I., Shulaev N. V., Bupalov A. F., Khayrutdinov I. Z., Tishin D. V., Kondrat'eva T. A., Yupina G. A. *Ekologicheskij konsalting* [Environmental consulting]. 2009, no. 1 (33), pp. 2–10. [In Russian]
9. Gareev R. M., Mingazov M. N., Mishanina O. E., Khisamutdinova E. V. *Neftyanoe khozyaystvo – Oil Industry*. 2011, no. 7, pp. 70–73.
10. Bupalov A. F., Trushin D. V. *World Applied Sciences Journal*. 2013, vol. 22 (5), pp. 712–717.
11. Luk'yanova Yu. A. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P. G. Smidovicha* [Proceedings of the Mordovian State Nature Reserve named after P. G. Smidovich]. Saransk; Pushta, 2011, iss. IX, pp. 72–82. [In Russian]
12. Luk'yanova Yu. A., Chizhikova N. A. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samara Luka: problems of regional and global ecology]. 2009, vol. 18, no. 3, pp. 74–83. [In Russian]
13. Lisitsina O. V., Fat'yanova E. V. *Otchet o nauchno-issledovatel'skoy rabote po sostavleniyu karty rastitel'nosti M 1:50 000 na territoriyu Natsional'nogo parka «Nizhnyaya Kama»* [Report on research work on the mapping of vegetation map M 1:50 000 to the territory of the Nizhny Kama National Park]. Saint-Petersburg, 2016, 55 p. [In Russian]
14. Sukachev V. N. *Rastitel'nye soobshchestva (vvedenie v fitotsenologiyu)* [Plant communities (introduction to phytocenology)]. 4th ed. Moscow; Leningrad: Nauka, 1928, 232 p.
15. Sukachev V. N. *Dendrologiya s osnovami lesnoy geobotaniki* [Dendrology with the basics of forest geobotany]. Leningrad: Nauka, 1934, 614 p. [In Russian]
16. Prokhorov V., Rogova T., Kozhevnikova M. *Phytocenologia*. 2017, vol. 47 (3), pp. 309–313.
17. Dengler J., Chytrý M., Ewald J. *Encyclopedia of ecology*. Oxford: Elsevier, 2008, pp. 2767–2779.
18. Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde* [Plant Sociology: Fundamentals of Vegetation Science]. Berlin: Springer, 1928, 330 p.
19. Drude O. *Plant Geography of Germany: A Geographical Characteristics of the Flora of Germany and the Adjacent Alpine and Carpathian countries*. Stuttgart: Engelhorn, 1896, 502 p.
20. Tichý L. *Journal of Vegetation Science*. 2002, vol. 13, pp. 451–453.
21. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., A. Santos Guerra, Ermakov N.,

- Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. *Applied Vegetation Science*. 2016, vol. 19, suppl. 1, pp. 3–264.
22. Lashchinskiy N. N., Vetluzhskikh N. V. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [Bulletin of Tomsk State University. Biology]. 2009, no. 3 (7), pp. 5–18. [In Russian]
23. Chytrý M. *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace* [Vegetation of the Czech Republic. 4. Forest and shrub vegetation]. Praha: Academia, 2013, pp. 194–198.
24. *Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan: zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red Book of the Republic of Tatarstan: animals, plants, mushrooms]. 3d ed. Kazan: Idel-press, 2016, 760 p.
25. Roleček J. *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace* [Vegetation of the Czech Republic. 4. Forest and shrub vegetation]. Praha: Academia, 2013, pp. 347–351.
26. Ellenberg H. *Vegetation ecology of Central Europe*. 4th ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2009, 731 p.
27. Neuhäuslová Z., Douda J. *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace* [Vegetation of the Czech Republic. 4. Forest and shrub vegetation]. Praha: Academia, 2013, pp. 45–47.
28. Douda J. *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace* [Vegetation of the Czech Republic. 4. Forest and shrub vegetation]. Praha: Academia, 2013, pp. 166–167.
29. Šumberová K. *Vegetace České republiky. 3. Vodní a mokřadní vegetace* [Vegetation of the Czech Republic. 3. Water and wetland vegetation]. Praha: Academia, 2011, pp. 101–105.
30. Arep'eva L. A. *Izuchenie adventivnoy i sinantropnoy flor Rossii i stran blizhnego zarubezh'ya: itogi, problemy, perspektivy: materialy V Mezhdunar. nauch. konf.* [The study of adventive and synanthropic flora of Russia and neighboring countries: results, problems, prospects: proceedings of V International Scientific Conference]. Izhevsk, 2017, pp. 8–10. [In Russian]
31. Bulokhov A. D. *Byulleten' Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva* [Bulletin of the Bryansk branch of the Russian Botanical Society]. 2017, no. 4 (12), pp. 16–28. [In Russian]
32. Prokhorov V. E., Luk'yanova Yu. A. *Nauchnye trudy natsional'nogo parka «Nizhnyaya Kama»* [Proceedings of the Nizhnyaya Kama National Park]. Kazan, 2015, iss. 1, pp. 38–97. [In Russian]
33. Láníková D. *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace* [Vegetation of the Czech Republic. 4. Forest and shrub vegetation]. Praha: Academia, 2009, pp. 43–46.
34. Láníková D. *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace* [Vegetation of the Czech Republic. 4. Forest and shrub vegetation]. Praha: Academia, 2009, pp. 207–209.
35. Petřík P., Sádlo J. *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace* [Vegetation of the Czech Republic. 4. Forest and shrub vegetation]. Praha: Academia, 2009, pp. 379–382.

Кожевникова Мария Владимировна
кандидат биологических наук,
заместитель директора Института
экологии и природопользования,
Казанский (Приволжский) федеральный
университет (Россия, г. Казань,
ул. Кремлевская, 18)

E-mail: mvkozhevnikova@kpfu.ru

Kozhevnikova Mariya Vladimirovna
Candidate of biological sciences, deputy
director of Institute of Environmental
Sciences, Kazan (Volga region) Federal
University (18 Kremlyovskaya street,
Kazan, Russia)

Прохоров Вадим Евгеньевич

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра общей экологии, Институт
экологии и природопользования,
Казанский (Приволжский) федеральный
университет (Россия, г. Казань,
ул. Кремлевская, 18)

E-mail: vadim.prokhorov@kpfu.ru

Prokhorov Vadim Evgen'evich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of general
ecology, Institute of Environmental
Sciences, Kazan (Volga region) Federal
University (18 Kremlyovskaya street,
Kazan, Russia)

Лукьянова Юлия Александровна

заместитель директора, Национальный
парк «Нижняя Кама» (Россия, г. Елабуга,
Елабужский район, Танаевский лес,
квартал 109)

E-mail: julia-luk@inbox.ru

Luk'yanova Yuliya Aleksandrovna

Deputy director, Nizhnyaya Kama
National Park (quarter 109, Tanaevsk
forest, Elabuga district, Elabuga, Russia)

Образец цитирования:

Кожевникова, М. В. Конспект высших синтаксонов растительных сообществ национального парка «Нижняя Кама» / М. В. Кожевникова, В. Е. Прохоров, Ю. А. Лукьянова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 85–101. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-8.

ХАРАКТЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ ДВИЖЕНИЯ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ (*RANGIFER TARANDUS L.*) ПРИ ПРЕОДОЛЕНИИ ВОДНЫХ ПРЕГРАД: НАТУРНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ И МОДЕЛЬНЫЙ ПОДХОД¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Видо-специфическим признаком диких северных оленей, *Rangifer tarandus L.* являются ширококомасштабные миграции, в том числе через реки. Мы проанализировали закономерности поведения животных при преодолении водной преграды, что послужило основой для создания имитационной модели.

Материалы и методы. Аэровизуальные и наземные наблюдения проводились на реке Верхняя Таймыра с координатами 73°44' с.ш., 96°45' в.д. По результатам составлены этограммы хроно-хоросных траекторий и конфигураций *Rangifer tarandus L.* при преодолении водных преград, которые взяты за основу при построении математической модели группового преодоления водной преграды с выделением существенных свойств и характеристик.

Результаты. Поведенческая доминанта в период миграций – движение при строго мотивированном характере и сроках миграции (климатическое обоснование). Любая акватория на пути следования является преградой естественного происхождения, преодоление которой должно максимально поддержать заданный поведенческий стереотип, т.е. минимизировать энергетические затраты и потери времени. При преодолении водной преграды авангардную позицию в стаде занимает вожак, обычно им бывает старая самка, которая следует миграционными тропами, использование которых оказалось успешным в предыдущие годы и которые закреплены в стратегии освоения территории дикими северными оленями в период миграций. При любой структуре стада, разных биофизических показателях общеусредненные характеристики и закономерности перемещения стада через акваторию не меняются, что подтверждено имитационной моделью.

Выводы. Постоянные переходы через акватории, расположенные на миграционных тропах, закрепили у диких северных оленей определенные закономерности движения, что подтверждено имитационной моделью. Стремление животных сохранить закрепленную при преодолении водных преград пространственную конфигурацию стада является одной из адаптивно-популяционных форм диких северных оленей, которые можно рассматривать как результат процесса селекции, единственно эволюционно-стабильный, выбранный среди множеств стратегий.

¹ Работа выполнена при поддержке Grant of Global Environment Facility Trust Fund TF0283315; component B/B1; problem B.5.2.2. (1999) и в рамках проекта «Новые разработки в перспективных направлениях энергетики, механики и робототехники» по проведению фундаментальных научных исследований по приоритетным направлениям, определяемым президентом Российской академии наук.

© Малыгина Н. В., Сурков П. Г., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Ключевые слова: *Rangifer tarandus* L., Восточный Таймыр, миграции, водные преграды, математическое моделирование, динамическая система, управление.

N. V. Malygina, P. G. Surkov

CHARACTERISTIC MOVEMENTS OF WILD NORTHERN DEER (*RANGIFER TARANDUS* L.) WHEN FORDING WATER OBSTACLES: NATURAL OBSERVATIONS AND MODEL APPROACH

Abstract.

Background. Species-specific feature of wild reindeer, *Rangifer tarandus* L. are large-scale migrations, including through rivers. We analyzed the patterns of animal behavior when overcoming a water barrier, which served as the basis for creating a simulation model.

Materials and methods. Air-surveys and ground-based observations were carried out on the Verchniaya Taimyr River with coordinates 73°44'N, 96°45'E. Based on the results, ethograms of chrono-shoric trajectories and configurations of *Rangifer tarandus* L. were compiled when overcoming water obstacles, which were taken as a basis for constructing a mathematical model of group overcoming water obstacles with highlighting significant properties and characteristics.

Results. The behavioral dominant during migration is movement, with strictly motivated nature and timing of migration (climate justification). Any water area along the route is an obstacle of natural origin, overcoming of which should support the given behavioral stereotype as much as possible, that is, minimize energy costs and time loss. When overcoming a water obstacle, the leader occupies an avant-garde position in the herd, usually he is an old female who follows migration paths, the use of which was successful in previous years and enshrined in the strategy of developing the territory of wild reindeer during the period of migration. For any herd structure, different biophysical indicators, the averaged characteristics and patterns of herd movement through the water area do not change, which is confirmed by the simulation model.

Conclusions. The constant crossings across the water areas located on the migration paths have fixed certain patterns of movement in the wild reindeer, which is confirmed by the simulation model. The desire of animals to preserve the spatial configuration fixed when overcoming water barriers is one of the adaptive-population forms of wild reindeer, which can be considered as the result of the selection process, the only evolutionarily stable one selected among many strategies.

Keywords: *Rangifer tarandus* L., East Taimyr, migrations, water barriers, mathematical modeling, dynamical system, control.

Введение

Одной из актуальных задач популяционной экологии в настоящее время является моделирование поведения особей на основе их этологических характеристик, поскольку известно, что самый тщательно выполненный традиционный визуальный анализ зачастую сопряжен с техническими сложностями и не лишен субъективности восприятия. Особый интерес представляет моделирование стадного и территориального поведения животных и выявление эффектов подвижности особей на выделенном участке. Настоящее исследование

дование характера возможных движений основано на описании поведенческого сценария реальной популяции при преодолении водной преграды как динамика значений экотонов *Rangifer tarandus* L. на рубеже «берег–река–берег». Такой подход к изучению поведения диких северных оленей является новым и не представлен в научных работах.

Цель исследований – моделирование стадного и территориального поведения дикого северного оленя при преодолении водной преграды.

Задачи исследований – выявить характерные признаки поведенческого сценария реальной популяции и построить имитационную модель поведения дикого северного оленя на основе эффектов подвижности особей при преодолении водной преграды.

Объект исследований – поведение дикого северного оленя на акватории как динамически равновесной системы по текущему состоянию.

Методы исследований

В период с 1984 по 2011 г. проводились аэровизуальные и наземные наблюдения [1], в качестве тестового участка был взят пункт наблюдений с координатами 73°44'с.ш., 96°45'в.д. По результатам составлены этограммы хроно-хоросных траекторий и конфигураций при преодолении водных преград, в частности, реки Верхняя Таймыра, проведен анализ архитектур и принципов функционирования как адаптивных видоспецифических характеристик, позволяющих диким северным оленям жить и действовать в переменной внешней среде [2, 3]. Эти материалы были взяты за основу при построении математической модели группового преодоления водной преграды *Rangifer tarandus* L. [4]. Под моделью мы понимаем результат абстрагирования при исследовании моделируемого объекта, с выделением свойств и характеристик, наиболее существенных с точки зрения особенностей объекта, т.е. рассмотрение в понимании идеализации объекта. Предложенная модель заключается в представлении особей стада в качестве конфликтноуправляемой динамической системы [5]. Формально мы делим его на два класса особей – вожак и остальное стадо, для которых строятся свои законы управления, описывающие траектории их движения [6]. При анализе каждой из подмоделей используются классические методы теории оптимального управления и дифференциальных игр. Так, например, траектория важеньки находится с использованием методов теории оптимального управления [7]. Построение траектории каждой особи из остального стада производится с помощью принципа управления с поводырем [5], в качестве которого выбирается траектория важеньки в сочетании с управлением преследования. Полученное численное решение анализируется на наличие важного качественного признака: осуществления специфически выраженных вертикальных миграций, являясь при этом биологически реалистичным алгоритмом. В рассмотренных модельных примерах используются данные наблюдений на реке Верхняя Таймыра.

Результаты и обсуждение

Дикие северные олени – типично стадные животные, т.е. высоко интегрированные надорганизменные системы, которые по размерам и численности

могут быть крупными агрегациями (15 000–20 000 голов). Авангардную позицию в стаде занимает вожак. Согласно авторским наблюдениям и материалам других исследователей, обычно вожаком бывает старая важенька, которая следует миграционными тропами, использование которых оказалось успешным в предыдущие годы и которые закреплены в стратегии освоения территории дикими северными оленями в период миграций. При этом молодые особи могут «учиться», следуя за более опытными животными [2, 8]. По гендерной структуре стада различаются согласно периоду общемиграционного потока: весной первыми идут беременные самки с телятами прошлого года, затем в миграционный поток подключаются самцы, осенью начинают движение самцы, участвующие в гоне, затем идут самки с телятами-сеголетками. Подобная структура миграционного потока показана в многочисленных работах зарубежных авторов, в частности для Центрального Арктического Стада США [2, 8]. При любой структуре стада, соответственно, разных биофизических показателей (различия в весе, интерьерных признаках, физиологическом состоянии) общеусредненные характеристики перемещения стада через акваторию не меняются. Поведенческая доминанта в период миграций – движение при строго мотивированном характере и сроках миграции (климатическое обоснование) [9–11]. Любая акватория на пути следования является преградой естественного происхождения, преодоление которой должно максимально поддержать заданный поведенческий стереотип, т.е. минимизировать энергетические затраты и потери времени. Все раздражители, действующие на оленей на водных переправах, можно условно разделить на две категории: первичные и вторичные [12]. Первичные раздражители оказывают воздействие на животных в момент их выхода на берег. Стадо образует шеренгу вдоль реки. Альтернативы движения (здесь и далее: нумерация по блок-схеме рис. 1): а) если направление ветра прямо противоположно ходу животных, то запах человека (костра, пороха, бензина) и, в меньшей степени, звуки (голос, щелчки, треск) могут испугать животных, и они сразу же повернут обратно по наземной тропе, причем вожак первым начинает обратный ход, вслед идет все стадо, снова преобразовав шеренгу в цепочку; б) если направление ветра совпадает с направлением движения животных, то стадо может находиться на берегу достаточно долго, ожидая изменения направления ветра; в) если фактор беспокойства не выявлен, то первым в воду входит вожак (обычно это старая важенька). Стадо выстраивается цепочкой и плывет к противоположному берегу. Телята очень часто плывут, положив голову на круп матери. При появлении раздражителя (некоторого возмущения) вожаком выбирается альтернатива движения (3, 4). Выбор зависит от точки нахождения вожака на водной поверхности: г) вожак достиг половины пути (в приближенном варианте) – цепочка зверей распадается на небольшие фрагменты в точке внешнего воздействия на стадо, каждый из которых плывет и стремится следовать тому же маршруту, что и в начале переправы, при этом в качестве фрагмента может быть одиночная особь; д) вожак не достиг половины пути – стадо плывет к месту входа в реку по траектории «петля иерархии»: первым разворачивается вожак, вслед за ним цепочкой все стадо; е) стадо (вожак) не реагирует на действие раздражителя, это означает, что он слишком слабый как фактор беспокойства. При достижении противоположного берега стадо выходит на берег в заданной конфигурации.

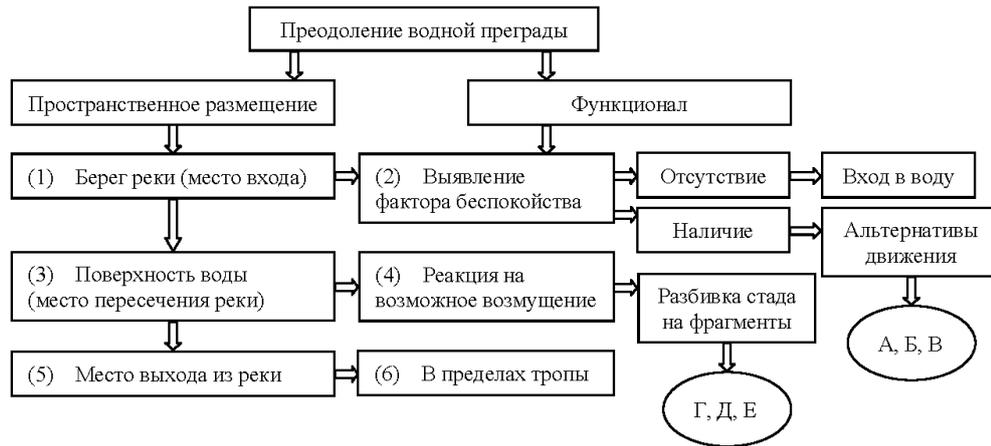


Рис. 1. Поведенческие характеристики диких северных оленей при преодолении водных преград

Для описания движения важеньки введем координатные оси: x_1 направлена перпендикулярно берегам реки, x_2 – вдоль берега. Если река имеет ширину l , то ее берега – это значения $x_1 = 0$ и $x_1 = l$. Пусть важенька может плыть с постоянной скоростью ρ и менять угол u направления вектора движения (управляющий параметр), при этом положим скорость течения реки постоянной и равной ξ_0 (внешнее возмущение). Данное предположение о скорости течения реки позволяет значительно упростить выкладки и обусловлено еще тем, что наблюдения проводились на нешироком участке реки, на котором значение скорости течения мало зависело от расстояния до берега. Также некоторая усредненная скорость реки – это информация, которую получает важенька на берегу и принимает решение о входе в воду. В данном исследовании нас интересует положение биологического объекта в пространстве, поэтому его можно заменить материальной точкой, уравнения движения которой запишем в виде

$$\begin{aligned} x_1 &= -\rho \cos u, \\ x_2 &= \rho \sin u + \xi_0. \end{aligned} \quad (1)$$

Управление u имеет ограничение $|u| \leq \pi / 2$. Схематичное изображение траектории движения важеньки на реке представлено на рис. 2.

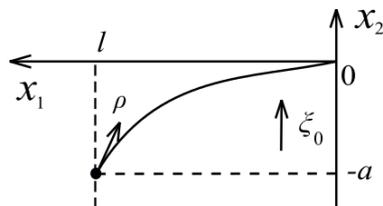


Рис. 2. Траектория важеньки при преодолении водной преграды

Как установлено в работе [13], движение в водной среде требует больших энергозатрат по сравнению с движением по земле, и при возможности

выбора олени выбирают путь по суше [14], и мы предполагаем, что после входа в воду важенка стремится как можно скорее переплыть реку и выйти на тропу. Поэтому функционал качества управления выбираем согласно задаче быстрогодействия в виде $J = \int_0^T dt \rightarrow \min$ и предполагаем, что траектория движения важенки будет оптимальной для этого функционала. Таким образом, используя принцип максимума Понтрягина, для модели объекта управления (1) можно найти оптимальное по быстроддействию управление, траекторию важенки и время T , затрачиваемое на переход из положения, $x_2(0) = -a$ – выход тропы к реке, в положение $x_1(T) = 0, x_2(T) = 0$ – на противоположном берегу.

Пусть остальное стадо состоит из K особей, занумерованных по порядку входа в воду, и движение каждой описывается уравнениями

$$\begin{aligned} \dot{x}_1^k &= -\rho u_1^k, \\ \dot{x}_2^k &= \rho u_2^k + \xi_0, \quad k = 1, \dots, K. \end{aligned} \quad (2)$$

Будем предполагать, что управление строится по принципу экстремального прицеливания Н. Н. Красовского [5]. Подобные задачи управления в реальном времени решались в работах [15, 16]. Алгоритм их решения заключается в следующем [17]. Фиксируем семейство разбиений конечного промежутка времени $[0, T]$ контрольными моментами времени $\tau_{h,i}$:

$$\Delta^k = \{ \tau_i^k \}_{i=1}^m, \quad \tau_0^k = 0, \quad \tau_m^k = T, \quad \tau_{i+1}^k = \tau_i^k + \delta.$$

Работа алгоритма разбивается на $m - 1$ однотипных шагов. В течение i -го шага, осуществляемого на промежутке времени, выполняются следующие операции. В момент времени τ_i вычисляется элемент

$$v_i = \alpha^{-1} \rho^{-1} B^T \left(x^{k-1}(\tau_i - r) - x^k(\tau_i) \right),$$

определяющий управление на отрезке $[\tau_{i-1}^k, \tau_i^k]$. Здесь $x^k = (x_1^k, x_2^k)^T$,

$B = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$, r – запаздывание при входе в воду, равное 3 с [18], α – малый

положительный параметр. Под действием этого управления уравнение переходит из состояния $x(\tau_i) = x(\tau_i; \tau_{i-1}, x(\tau_{i-1}), v_{i-1})$ в состояние $x(\tau_{i+1})$. Работа алгоритма заканчивается в момент времени T .

Проведем численный расчет траекторий особей стада во время преодоления реки. Параметры систем (1) и (2) выбираем согласно проведенным наблюдениям в Восточном Таймыре, на реке Верхняя Таймыра, 72.18 с.ш. 103.00 в.д. Скорость течения реки на участках наблюдений $\xi_0 = 1,6$ м/с, скорость движения животного в воде $\rho = 1,8$ м/с [19], время ожидания при входе в воду $r = 3$ с, выход тропы к реке $a = 10$ м и длина реки $l = 200$ м. Вычисления проводились в системе Wolfram Mathematica. На рис. 3 и 4 представлены положения стада из девяти особей на воде. В отсутствие фактора беспокойства стадо начинает вход в воду, его положение на 140 с представлено на

(рис. 3,а). В этот момент три особи «исчезают» (рис. 3,б), например, в процессе охоты.

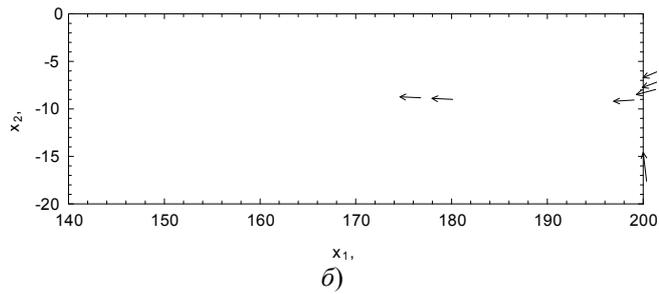
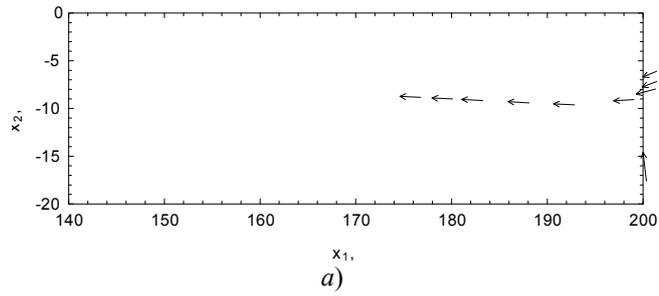


Рис. 3. Положение стада на 140 с:
а – до момента отстрела; б – после момента отстрела

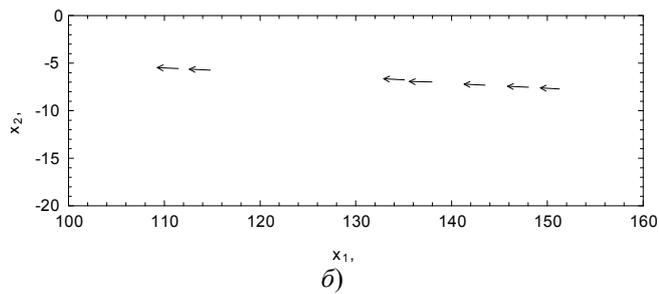
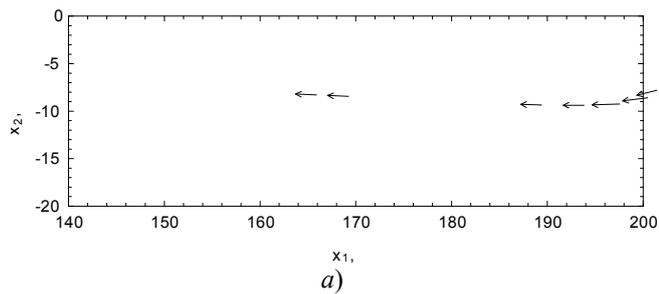


Рис. 4. Положение стада: а – на 200 с; б – на 500 с

Заключение

Постоянные переходы через акватории, расположенные на миграционных тропах, закрепили у диких северных оленей определенные образцы и этограммы движения, что подтверждено имитационной моделью, являются

одной из адаптивно-популяционных форм диких северных оленей, которые можно рассматривать как результат процесса селекции, единственно эволюционно-стабильный, выбранный среди множеств стратегий. Модели и алгоритмы, описывающие преодоление реки стадом диких северных оленей, представляют собой задел фундаментальных разработок моделей когнитивной эволюции и моделей адаптивного поведения. Предложенный алгоритм движения особей позволяет вести дальнейшее исследование в направлении введения фактора беспокойства. Результаты работы открывают возможности управления сценариями развития популяционных систем и, в частности, могут быть использованы: в формировании общей «платформы» для систематического построения моделей адаптивного поведения, что является отработкой подхода к конструированию искусственных (в виде компьютерных программ или роботов) «организмов», способных взаимодействовать с внешней средой; как задел фундаментальных разработок моделей когнитивной эволюции; для совершенствования методики охоты на дикого северного оленя [20, 21] в целях увеличения экономической выгоды использования популяции при одновременной минимизации негативного влияния на ее численность.

Библиографический список

1. **Malygina, N. V.** Le migrazione di renne nel Taimir centrale e orientale / N. V. Malygina // *Alto Serie IV.* – 1997. – Vol. 115. – P. 111–117.
2. **Modeling Caribou Movements: Seasonal Ranges and Migration Routes of the Central Arctic Herd** / K. L. Nicholson, S. M. Arthur, J. S. Horne, E. O. Garton, P. A. Del Vecchio // *PLoS One.* – 2016. – Vol. 11, № 4. – P. 1–20.
3. **Revealing the hidden networks of interaction in mobile animal groups allows prediction of complex behavioral contagion** / S. B. Rosenthal, C. R. Twomey, A. T. Hartnett, H. S. Wu, I. D. Couzin // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2015. – Vol. 112. – P. 4690–4695.
4. **Малыгина, Н. В.** К вопросу о моделировании группового преодоления водной преграды *Rangifer tarandus L.* / Н. В. Малыгина, П. Г. Сурков // Тезисы докладов XXV Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование». – Дубна, 2018. – С. 29.
5. **Krasovskii, N. N.** Game-Theoretical Control Problems / N. N. Krasovskii, A. I. Subbotin. – New York : Springer-Verlag, 1988. – 517 p.
6. **Couzin, I. D.** Effective leadership and decision-making in animal groups on the move / I. D. Couzin, J. Krause, N. R. Franks, S. A. Levin // *Nature.* – 2005. – Vol. 433. – P. 513–516.
7. **Pontryagin, L. S.** The mathematical theory of optimal processes / L. S. Pontryagin, V. G. Boltyanskii, R. V. Gamkrelidze, E. F. Mishchenko. – New York : A Pergamon Press Book : The Macmillan Co., 1964. – 338 p.
8. **Duquette, L. S.** Snow characteristics along caribou trails and within feeding areas during spring migration / L. S. Duquette // *Arctic.* – 1988. – Vol. 41, № 2. – P. 143–144.
9. **Малыгина, Н. В.** Дикий северный олень (*Rangifer tarandus L.*) Восточного Таймыра: особенности пространственного размещения / Н. В. Малыгина // Известия Иркутского государственного университета. Сер.: Биология. Экология. – 2010. – № 3. – С. 183–190.
10. **Маклаков, К. В.** Адаптивные изменения сезонных миграций диких северных оленей на Таймыре / К. В. Маклаков, Н. В. Малыгина // Проблемы Арктики и Антарктики. – 2018. – Т. 64, № 1 (115). – С. 71–83.
11. **Le Corre, M.** Weather conditions and variation in timing of spring and fall migrations of migratory caribou / M. Le Corre, C. Dussault, S. D. Côté // *Journal of Mammalogy.* – 2017. – Vol. 98, iss. 1. – P. 260–271.

12. **Малыгина, Н. В.** Оборонительное поведение дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) при действии авиасредств / Н. В. Малыгина // Вестник КрасГАУ. – 2014. – № 5 (92). – С. 148–153.
13. **Fish, F. E.** Influence of hydrodynamic-design and propulsive mode on mammalian swimming energetics / F. E. Fish // *Aust. J. Zool.* – 1993. – Vol. 42, № 1. – P. 79–101.
14. **Leblond, M.** Caribou, water, and ice – fine-scale movements of a migratory arctic ungulate in the context of climate change / M. Leblond, M.-H. St-Laurent, S. D. Côté // *Movement Ecol.* – 2016. – Vol. 4, № 1. – 14 p.
15. **Кряжимский, А. В.** О сочетании процессов реконструкции и гарантирующего управления / А. В. Кряжимский, В. И. Максимов // *Автоматика и телемеханика.* – 2013. – № 8. – С. 5–21.
16. **Сурков, П. Г.** Отслеживание решения параболического уравнения с памятью для общего класса управлений / П. Г. Сурков // *Известия высших учебных заведений. Математика.* – 2016. – № 10. – С. 53–64.
17. **Osipov, Yu. S.** Inverse problems for ordinary differential equations: dynamical solutions / Yu. S. Osipov, A. V. Kryazhimskii. – Basel : Gordon and Breach, 1995. – 625 p.
18. **Малыгина, Н. В.** Объект охоты: дикий северный олень (*Rangifer tarandus* L.) Восточного Таймыра / Н. В. Малыгина. – Екатеринбург : Банк культурной информации, 2005. – 112 с.
19. **Пармузин, Ю. П.** Средняя Сибирь. Очерк природы / Ю. П. Пармузин. – Москва : Мысль, 1964. – 313 с.
20. **Размахнин, В. В.** Рекомендации по организации промысла диких северных оленей / В. В. Размахнин, Б. П. Павлов. – Москва : ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. – 22 с.
21. **Малыгина, Н. В.** Культура охотников на дикого северного оленя древних палеоазиатских племен как исторически сложившаяся основа хозяйственного уклада коренных жителей Таймыра / Н. В. Малыгина // Вестник КрасГАУ. – 2014. – № 11. – С. 207–211.

References

1. Malygina N. V. *Alto Serie IV*. 1997, vol. 115, pp. 111–117.
2. Nicholson K. L., Arthur S. M., Horne J. S., Garton E. O., Del Vecchio P. A. *PLoS One*. 2016, vol. 11, no. 4, pp. 1–20.
3. Rosenthal S. B., Twomey C. R., Hartnett A. T., Wu H. S., Couzin I. D. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2015, vol. 112, pp. 4690–4695.
4. Malygina N. V., Surkov P. G. *Tezisy докладov XXV Mezhdunarodnoy konferentsii «Matematika. Komp'yuter. Obrazovanie»* [Proceedings of XXV International Conference “Mathematics. Computers. Education”]. Dubna, 2018, p. 29. [In Russian]
5. Krasovskii N. N., Subbotin A. I. *Game-Theoretical Control Problems*. New York: Springer-Verlag, 1988, 517 p.
6. Souzin I. D., Krause J., Franks N. R., Levin S. A. *Nature*. 2005, vol. 433, pp. 513–516.
7. Pontryagin L. S., Boltyanskii V. G., Gamkrelidze R. V., Mishchenko E. F. *The mathematical theory of optimal processes*. New York: A Pergamon Press Book: The Macmillan Co., 1964, 338 p.
8. Duquette L. S. *Arctic*. 1988, vol. 41, no. 2, pp. 143–144.
9. Malygina N. V. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya. Ekologiya* [Proceedings of Irkutsk State University. Series: Biology. Ecology]. 2010, no. 3, pp. 183–190. [In Russian]
10. Maklakov K. V., Malygina N. V. *Problemy Arktiki i Antarktiki* [Issues of the Arctic and Antarctic]. 2018, vol. 64, no. 1 (115), pp. 71–83. [In Russian]
11. Le Corre M., Dussault C., Côté S. D. *Journal of Mammalogy*. 2017, vol. 98, iss. 1, pp. 260–271.

12. Malygina N. V. *Vestnik KrasGAU* [Bulletin of Krasnoyarsk State Agrarian University]. 2014, no. 5 (92), pp. 148–153. [In Russian]
13. Fish F. E. *Aust. J. Zool.* 1993, vol. 42, no. 1, pp. 79–101.
14. Leblond M., St-Laurent M.-H., Côté S. D. *Movement Ecol.* 2016, vol. 4, no. 1, 14 p.
15. Kryazhimskiy A. V., Maksimov V. I. *Avtomatika i telemekhanika* [Automation and telemechanics]. 2013, no. 8, pp. 5–21. [In Russian]
16. Surkov P. G. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Matematika* [University proceedings. Mathematics]. 2016, no. 10, pp. 53–64. [In Russian]
17. Osipov Yu. S., Kryazhimskii A. V. *Inverse problems for ordinary differential equations: dynamical solutions*. Basel: Gordon and Breach, 1995, 625 p.
18. Malygina N. V. *Ob'ekt okhoty: dikiy severnyy olen' (Rangifer tarandus L.) Vostochnogo Taymyra* [Object of hunting: wild reindeer (Rangifer tarandus L.) of East Taimyr]. Ekaterinburg: Bank kul'turnoy informatsii, 2005, 112 p. [In Russian]
19. Parmuzin Yu. P. *Srednyaya Sibir'. Ocherk prirody* [Central Siberia. Nature sketch]. Moscow: Mysl, 1964, 313 p. [In Russian]
20. Razmakhnin V. V., Pavlov B. P. *Rekomendatsii po organizatsii promysla dikikh severnykh oleney* [Guidelines for organizing wild reindeer trade]. Moscow: TsNIL Glavokhoty RSFSR, 1986, 22 p. [In Russian]
21. Malygina N. V. *Vestnik KrasGAU* [Bulletin of Krasnoyarsk State Agrarian University]. 2014, no. 11, pp. 207–211. [In Russian]

Малыгина Наталья Владимировна

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт управления и менеджмента, Институт естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Россия, г. Екатеринбург, ул. Мира, 19)

E-mail: adelaviza@gmail.com

Malygina Natal'ya Vladimirovna

Candidate of biological sciences, senior staff scientist, Institute of Management, Institute of Natural Sciences and Mathematics, Ural Federal University named after the first president of Russia B. N. Yeltsin (19, Mira street, Yekaterinburg, Russia)

Сурков Платон Геннадьевич

кандидат физико-математических наук, старший научный сотрудник, отдел дифференциальных уравнений, Институт математики и механики имени Н. Н. Красовского Уральского отделения Российской академии наук (Россия, г. Екатеринбург, ул. Софьи Ковалевской, 16)

E-mail: spg@imm.uran.ru

Surkov Platon Gennad'evich

Candidate of physical and mathematical sciences, senior staff scientist, department of ordinary differential equations, N. N. Krasovskii Institute of Mathematics and Mechanics of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (16, Sofya Kovalevskaya street, Ekaterinburg, Russia)

Образец цитирования:

Малыгина, Н. В. Характерные признаки движения диких северных оленей (*Rangifer tarandus* L.) при преодолении водных преград: натурные наблюдения и модельный подход / Н. В. Малыгина, П. Г. Сурков // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 102–111. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-9.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА АЙ-СОРТЫНГЛОР (БЕЛОЯРСКИЙ РАЙОН, ХМАО – ЮГРА)

Аннотация.

Актуальность и цели. В настоящий момент исследования растительный покров территории Ханты-Мансийский автономного округа – Югра (ХМАО – Югра) остается недостаточно изученным, поскольку исследования проводятся преимущественно на базе существующих особо охраняемых территорий. При этом Белоярский район ХМАО – Югра относится к малоизученным. Задачей работы является эколого-геоботаническая оценка растительности в окрестностях озера Ай-Сортынглор (Белоярский район ХМАО – Югра, г. Белоярский).

Материалы и методы. Исследования проводились по геоботаническим описаниям по схеме: классификация по матрице коэффициента Серенсена – Чекановского (Брея – Кертиса) с кластеризацией по бета-гибкой стратегии Ланса; фитоиндикация биотопов; непрямая ординация методом неметрического многомерного шкалирования; классификация по алгоритму General Discriminant Analysis; ординация в пространстве расстояния Махаланобиса и первых двух дискриминантных функций; оценка фиторазнообразия. Расчеты выполнялись в статистических пакетах Statistica и PC-ORD.

Результаты. Методами многомерной статистики по структуре доминирования выделено 9 ассоциаций растительности района озера Ай-Сортынглор. Определено 12 видов, информативных при классификации растительных сообществ. Определены факторы, влияющие на ценоотическую структуру растительности. Установлены режимы ведущих экологических режимов биотопов выделенных ассоциаций, ряды эколого-ценотического замещения и сукцессионные ряды исследованных растительных ассоциаций и их биотопов.

Выводы. Растительность в окрестностях озера Ай-Сортынглор характеризуется низким уровнем видового и ценоотического разнообразия и представлена преимущественно вторичными березово-осиновыми и ивняковыми кустарниковыми ассоциациями. Установлено, что ценоотическая структура растительности окрестностей озера Ай-Сортынглор определяется кислотностью, увлажнением и гранулометрическим составом почв, а также наличием и характером древесного и (или) кустарникового полога, определяющего световой и температурный режим биотопов. Для биотопов установлены режимы ведущих экологических факторов – почвенная аэрация, терморезим, переменность почвенного увлажнения и амплитуда годовых колебаний температур. Выделены ряды биотопического замещения: 1) гидросерия, связанная с ростом контрастности почвенного увлажнения, увеличением аэрации почвы и нарастанием сухости эдафотопов; 2) сукцессионный ряд растительности: ивняки с ивой прутовидной и рябинники – сосняки брусничные и березово-осинники (вторичные леса) – кедровники либо производные березово-сосняки.

Ключевые слова: классификация и ординация растительности; ценоотическая структура; фитоиндикация биотопов; фиторазнообразии; многомерная ста-

тистика; дискриминантный анализ; многомерное шкалирование; озеро Ай-Сортынглор, Белоярский район, Ханты-Мансийский автономный округ – Югра.

N. N. Nazarenko, E. Yu. Pasechnyuk

THE VEGETATION OF THE LAKE AY-SORTYNGLOR ENVIRONS (BELOYARSKIY DISTRICT KHANTY-MANSI AUTONOMOUS AREA – YUGRA)

Abstract.

Background. The scientific researching of the vegetation of Khanty-Mansi Autonomous Area – Yugra is insufficient at present, because investigations are carried out in actual natural protected territories. In doing so, Beloyarskiy district of KHMMA – Yugra is the most poorly-studied. The main task of our research is to ecologically and geobotanically assess the vegetation of the Lake Ay-Sortynglor environs.

Materials and methods. The research was executed on the basis of geobotanical descriptions according to the following scheme: classification using the Sorensen – Chekanovsky (Bray – Curtis) coefficient matrix with the Lance beta-flexible clustering strategy; biotopes phytoindication; non-metric multidimensional scaling; classification verification by General Discriminant Analysis algorithms; ordination in squared Mahalanobis distances and discriminant functions space; phytodiversity estimation. The computing was carried out in STATISTICA and PC-ORD software packages.

Results. By methods of multivariate statistics on the structure of dominance, 9 associations of vegetation of the Lake Ay-Sortynglor area were identified. 12 species identified were informative in the classification of plant communities. The factors affecting the coenotic structure of vegetation were determined. There were established the regimes of the leading ecological regimes of biotopes of the distinguished associations, the series of ecological-coenotic substitution, and succession series of the studied plant associations and their biotopes.

Conclusions. The vegetation in the vicinity of Lake Ay-Sortynglor is characterized by a low level of species and coenotic diversity and is represented mainly by secondary birch-aspen and willow-shrub-pine associations. It has been established that the coenotic structure of the vegetation of the environs of Lake Ay-Sortynglor is determined by the acidity, moisture and granulometric composition of soils, as well as the presence and nature of the tree and (or) shrub canopy, which determines the light and temperature regime of biotopes.

Keywords: classification and ordination of vegetation; coenotical structure; phytoindication of biotopes; phytodiversity; numerical ecology; discriminant analysis; multidimensional scaling; Lake Ay-Sortynglor, Beloyarskiy district, Khanty-Mansi Autonomous Area – Yugra.

Ханты-Мансийский автономный округ – Югра (ХМАО – Югра) расположен в пределах двух ботанико-географических областей: Уральской горной и Западно-Сибирской равнинной. Для последней, к которой относится основная часть территории, отчетливо выделяются подзоны северной, средней и южной тайги, а преобладающим зональным типом растительности являются леса таежного типа, часто – заболоченные. В северных районах на характер флоры и растительности значительное влияние оказывает вечная мерзлота.

В настоящий момент территория ХМАО – Югра изучена во флористическом плане [1, 2], но исследования проводятся преимущественно на базе

существующих особо охраняемых природных территорий (ООПТ) [3–5]. При этом Белоярский район ХМАО – Югра относится к малоизученным [6], в котором исследования проводятся в восточной части и в существующих ООПТ [7]. При этом даже в окрестностях районного центра – г. Белоярский – до последнего времени растительность, не входящая в состав охраняемых природных территорий и в плохо доступных малопосещаемых местах остается в значительной мере неизученной.

Озеро Ай-Сортынглор расположено в черте города Белоярский (у спецгородка Озёрный) и относится к Западно-Сибирскому артезианскому бассейну границы северо-таёжной и лесотундровой эколого-ландшафтных зон (Обско-Казымский водораздел). Площадь водной поверхности – 0,05 км². Глубина средняя – 1–2 м. Во время весеннего паводка озеро соединяется с соседним озером Сортынглор. Северный берег затопляется ежегодно, в результате чего формируются биотопы на переувлажненных глинистых почвах. Западный берег озера переходит в непроходимое болото. Растительность восточного берега представляет собой ивняки кустарникового типа, часто заболоченные и переходящие в сфагново-мочажинные болотистые биотопы. Лесная растительность характерна для южного берега озера.

Задачей данной работы является изучение эколого-ценотической структуры растительности в окрестностях озера Ай-Сортынглор.

Методика исследований

С целью изучения эколого-ценотической структуры растительного покрова в окрестностях озера закладывались геоботанические площадки по общепринятой методике [8]. Описания сводились в базу, по которой выполнялась классификация по матрице коэффициента Серенсена – Чекановского (Брея – Кертиса) с группировкой в кластеры по бета-гибкой стратегии Ланса [9–11]. По описаниям проводилась фитоиндикация биотопов с использованием унифицированных индикационных шкал почвенного увлажнения (hd) и его переменности (fh), солевого (sl), азотного (nt) и кислотного (tc) режимов, режима кальция (Ca) и почвенной аэрации (ae), термо- (tm), омбро- (om) и криоклимата (Cr), континентальности или амплитуды температур (Kn) и освещенности (lc) [12]. На следующем этапе выполнялась непрямая ординация описаний методом неметрического многомерного шкалирования (NMS) [9–11] с последующей интерпретацией осей [13] с использованием коэффициента тау-Кэндалла и в фитоиндикационных шкалах и ординация в пространстве расстояния Махаланобиса и первых двух дискриминантных функций. Дополнительно описания и показатели шкалирования и фитоиндикации классифицировались методами дискриминантного анализа [9, 11] по алгоритму General Discriminant Analysis. Также проводилась оценка фиторазнообразия выделенных сообществ [14]. Расчеты выполнялись в статистических пакетах Statistica и PC-ORD.

Результаты и обсуждение

По результатам кластерного анализа было выделено девять групп, рассматриваемых при структурно-иерархическом подходе [15] как ассоциации растительности:

(1) – ивняк берегоосоковый (*Salix viminalis* L. – *Carex riparia* Curt.) – характерен для прибрежных участков северо-западных районов озера, кустарниковая ассоциация с доминированием ивы прутьевидной и участием свидины белой (*Swida alba* (L.) Opiz);

(2) – ивняк двулистномайниковый (*Salix viminalis* L. – *Salix lapponum* L. – *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt) – характерен для северо-западных и северных районов озера, кустарниковая ассоциация с содоминированием ивы прутьевидной и лапландской и участием шиповника иглистого (*Rosa acicularis* Lindl) и доминированием майником двулистным в травостое;

(3) – рябинник мятликово-костяничный (*Sorbus sibirica* Hedl – *Poa trivialis* L. – *Rubus humulifolius* C. A. Mey) – приурочен к северным районам озера, древостой формирует рябина сибирская с ивами прутьевидной и лапландской либо шиповником иглистым в подлеске, в травостое два доминантных вида – мятлик обыкновенный и костяника хмелелистная;

(4) – сосняк шиповниково-брусничный (*Pinus sylvestris* L. – *Rosa acicularis* Lindl – *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror.) – характерен для северных, северо-восточных и южных берегов озера, древостой формирует сосна обыкновенная иногда с примесью березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и изредка ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb), в подлеске встречается черемуха птичья (*Padus avium* Mill.) и реже – рябина сибирская, кустарниковый ярус образует шиповник иглистый и изредка свидина белая, в травостое доминирует брусника;

(5) – березово-осинник болотносабельниковый (*Populus tremula* L. – *Betula pubescens* Ehrh. – *Comarum palustre* L.) – древостой образуют осина и береза пушистая, в отдельных случаях с примесью ели (*Picea obovata*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) или изредка кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), кустарниковый ярус формирует ива прутьевидная, изредка с примесью шиповника иглистого, в травостое доминирует сабельник болотный, содоминантным видом является мятлик обыкновенный;

(6) – березово-сосняк мятливый (*Pinus sylvestris* L. – *Betula pubescens* Ehrh. – *Poa trivialis* L.) – характерен для юго-восточных окрестностей озера, древостой формируют сосна обыкновенная и береза пушистая, изредка с примесью кедра сибирского, кустарниковый ярус не выражен, изредка – из ивы лапландской, в травостое доминирует мятлик обыкновенный;

(7) – кедровник брусничный (*Pinus sibirica* Du Tour – *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror.) – характерен для южных и юго-западных районов озера, древостой формирует кедр сибирский с примесью березы пушистой, осины и ели, в подлеске изредка встречается рябина сибирская, в травостое доминирует брусника;

(8) – ивняк остроосоково-сабельниковый (*Salix lapponum* L. – *Carex acuta* L. – *Comarum palustre* L.) – болотно-кустарниковая ассоциация, характерная для островов озера и прибрежных участков южных районов озера, сплошной кустарниковый полог из ивы лапландской не формируется, в травостое содоминируют сабельник болотный и осока острая;

(9) – остроосоковая (*Carex acuta* L.) ассоциация, характерная для островов и заболоченных берегов озера, травостой представлен сплошным покровом осоки острой с *Alisma plantago-aquatica* L. и *Hippuris vulgaris* L. в прибрежно-водной зоне.

Таким образом, растительность окрестностей озера Ай-Сортынглор характеризуется низким уровнем ценотического разнообразия – выделено только девять ассоциаций, при этом порядка четверти описаний относятся к березово-осиннику болотосабельниковому, и еще треть – кустарниковым ассоциациям (ивняки). Сами же растительные сообщества также характеризуются низкими показателями фиторазнообразия (табл. 1) – преимущественно мало-видовые сообщества (4–7 видов) со сходными показателями численности при высокой вариабельности видового состава и наличием небольшого числа доминант, не сильно отличающихся численностью недоминантных видов.

Таблица 1

Показатели фиторазнообразия растительности окрестностей озера Ай-Сортынглор

Индекс	Среднее	Дисперсия	Экссесс	Асимметрия	Минимум	Максимум
Симпсона	0,21	0,01	1,36	1,31	0,08	0,5
Шеннона	0,59	0,02	-0,70	0,16	0,36	0,86
Пилу	0,38	0,05	1,98	1,48	0,14	1,00

Проверка правильности классификации описаний по алгоритму (GDA) показала, что для всех выделенных ассоциаций точность классификации по матрицам описаний составляла 100 %. При этом только 12 видов были включены в модель пошагового алгоритма анализа при уровне значимости $p = 0,05$ (табл. 2).

Таблица 2

Информативность значимых видов растительности окрестностей озера Ай-Сортынглор*

Вид	F-удаленное	Номер ассоциации								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	75,6		++	+						
<i>Ranunculus flammula</i> L.	36,9			+						
<i>Paris quadrifolia</i> L.	6,3			+						
<i>Carex acuta</i> L.	63,9			+	+				++	++
<i>Geranium sibiricum</i> L.	37,2		+	+	+					
<i>Mentha arvensis</i> L.	71,5				+					
<i>Carex riparia</i> Curt.	42,5	++			+				+	
<i>Comarum palustre</i> L.	9,9	+		+	+	++			++	
<i>Ribes spicatum</i> Robson	7,2				+					
<i>Salix gmelinii</i> Pall.	13,9		+							
<i>Rhodococcum vitis-idaea</i> (L.) Avror.	10,9				++	+		++		
<i>Salix viminalis</i> L.	3,4	++	++	+		+				

Примечание. * – виды ранжированы по порядку включения в модель при пошаговом дискриминантном анализе; + – наличие вида; ++ – вид-доминант.

Необходимо отметить, что для березово-сосняков мятликовых информативные виды методами дискриминантного анализа не выделяются, и данная ассоциация определяется не по наличию, а по отсутствию информативных для классификации видов. Также некоторые виды-доминанты, например, сосны обыкновенная и сибирская, мятлик обыкновенный и другие, не являются информативными, поскольку достаточно широко представлены в других ассоциациях.

Ординация выделенных ассоциаций методами неметрического многомерного шкалирования (NMS) по показателям стресса позволила выделить три статистически значимых оси (рис. 1). В осях NMS для сообществ окрестностей озера Ай-Сортынглор выделяется несколько рядов ценотического замещения. Во-первых (рис. 1,а), связанный с двумя первыми осями ряд от березово-сосняков и кедровников через березово-осинники к соснякам, рябинникам и ивнякам. При этом ассоциации с *Carex acuta* (9 и 8) в этих осях образуют отдельный «перпендикулярный» ряд. Во-вторых, два параллельных ряда по первой и третьей осям NMS: 1) от кедровников (7) и сосняков (4) брусничных к рябинникам и ивнякам двулистомайниковым (рис 1,б); 2) менее выраженный ряд от прибрежных остроосоковых ассоциаций (9) через березово-сосняки и болотносабельниковые ассоциации к ивнякам берегоосоковым (1).

Интерпретация осей шкалирования в фитоиндикационных шкалах (табл. 3) позволяет связать выделенные ценотические ряды с ведущими экологическими факторами.

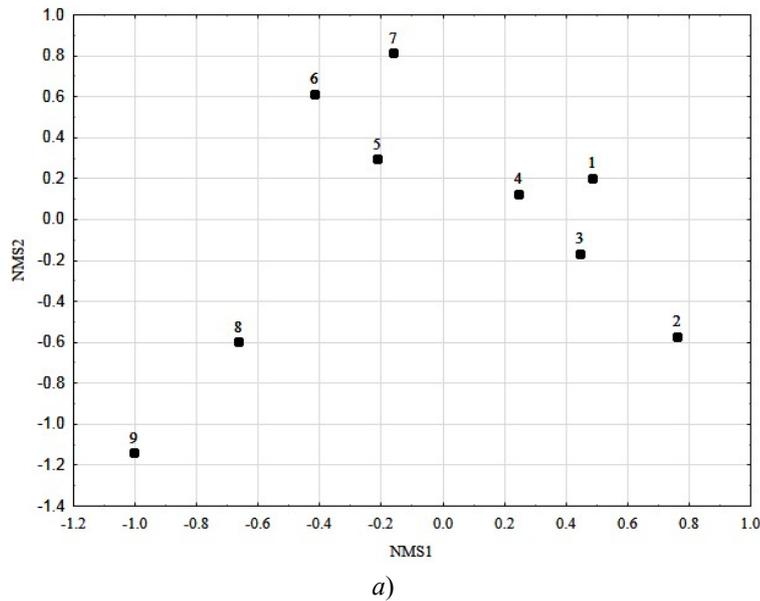


Рис. 1. Ординация растительности окрестностей озера Ай-Сортынглор в пространстве осей многомерного шкалирования (NMS1, NMS2 и NMS3 – оси шкалирования, нумерация сообществ соответствует нумерации в тексте) (начало)

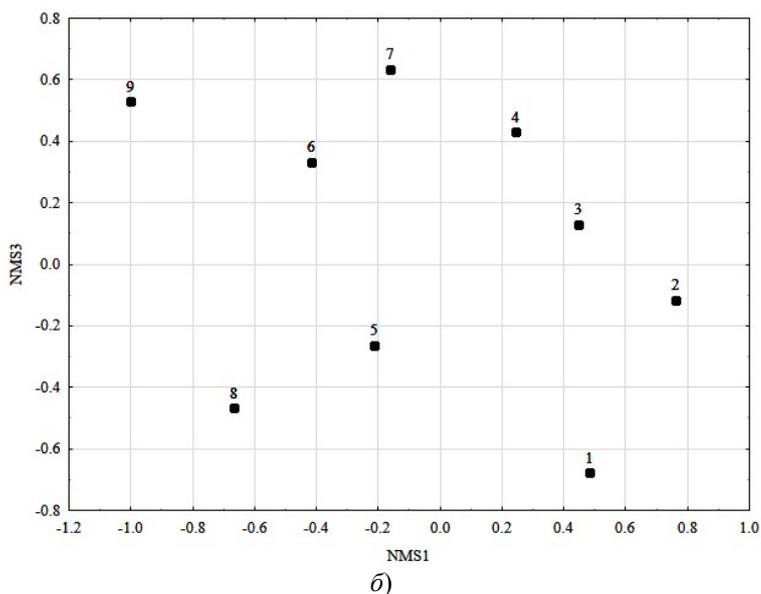


Рис. 1. Ординация растительности окрестностей озера Ай-Сортынглор в пространстве осей многомерного шкалирования (NMS1, NMS2 и NMS3 – оси шкалирования, нумерация сообществ соответствует нумерации в тексте) (окончание)

Таблица 3

Идентификация осей многомерного шкалирования сообществ окрестностей озера Ай-Сортынглор*

Оси	Режимы факторов											
	hd	fh	rc	sl	Ca	nt	ae	tm	om	Kn	Cr	lc
NMS1	-0,39	0,30	0,32	0,09	0,36	0,52	-0,48	0,17	-0,08	0,32	-0,18	-0,28
NMS2	-0,24	0,11	-0,33	-0,10	-0,23	-0,20	-0,29	-0,17	0,24	0,12	-0,06	-0,26
NMS3	-0,42	-0,01	-0,07	0,06	0,29	0,19	-0,08	-0,12	-0,07	0,47	-0,43	-0,25

Примечание. * – полужирным выделены статистически значимые величины тау-Кендалла, расшифровка режимов в тексте.

Так, первая ось (определяющая первый ряд замещения) связана со сменной режимов эдафотопов – нарастание сухости, аэрации и переменности увлажнения почв, уменьшение кислотности и рост содержания в почве кальция и азота, а также уменьшением освещенности и роста амплитуды годовых температур. Вторая ось связана с ростом кислотности и аэрации почв и уменьшением освещенности, а третья – нарастанием сухости, ростом почвенного кальция, амплитуды годовых температур, криорежимом (минимальные отрицательные температуры) и уменьшением освещенности. Таким образом, ценотическая структура растительности в окрестностях озера Ай-Сортынглор определяется преимущественно эдафическими факторами, связанными с кислотностью, увлажнением и гранулометрическим составом почв, а также наличием и характером древесного и (или) кустарникового полога, определяющего световой и температурный режим биотопов.

Ординация в пространстве фитоиндикационных шкал показала, что биотопы окрестностей озера Ай-Сортынглор характеризуются достаточно высокой вариабельностью режимов ведущих абиотических факторов:

– ивняк берегоосоковый – биотоп характеризуется самыми высокими показателями кислотного, солевого и терморегима – нейтральные достаточно богатые солями почвы терморегима, близкого к неморальному;

– рябинник мятликово-костяничный – биотопы связаны с наибольшими величинами режимов переменности почвенного увлажнения, содержания азота в почве и амплитуд годовых температур – умеренно неравномерное увлажнение с умеренно промачиваемым корнеобитаемым слоем почвы, достаточно обеспеченной азотом, с умеренно резкими колебаниями годовых температур;

– березово-осинник болотносабельниковый – наиболее характерная ассоциация, определяется биотопами с минимальным солевым режимом небогатых солями подзолистых почв;

– березово-сосняк мятликовый – биотопы с наибольшей переменностью почвенного увлажнения и наибольшими показателями омброрегима – влажный (гигромезофильный) лесо-луговой режим умеренно аэрированных почв с высоким содержанием физического песка и полностью промачиваемым корнеобитаемым горизонтом умеренно неравномерного типа гумидного омброрегима;

– кедровник брусничный – биотоп характеризуется наименьшими показателями почвенного увлажнения, кислотности и солевого режима почв при минимальных показателях терморегима, освещенности и криоклимата и максимальных амплитудах годовых температур – влажный (гигромезофильный) лесо-луговой режим кислых небогатых солями подзолистых почв борельно-субборельного термического режима полутеневой освещенности с умеренно резкими колебаниями годовых температур и достаточно суровыми зимами;

– ивняк остроосоково-сабельниковый – биотопы с наименьшими показателями переменности почвенного увлажнения, почвенного кальция и азота с максимальными показателями почвенной аэрации и минимальными амплитудами годовых температур – почвы слабоаэрированы относительно постоянно (равномерно устойчиво) увлажненные с максимальным наполнением почвенных капилляров, очень бедные минеральным азотом безкарбонатные;

– остроосоковая ассоциация – максимальные показатели режимов почвенного увлажнения, аэрации, солевого режима и режима кальция, терморегима и освещенности и минимальным омброрегимом – мокрый болотно-лесо-луговой режим с практически полным отсутствием аэрации достаточно богатых солями почв с невысоким содержанием кальция, терморегима, близкого к неморальному;

– ивняки двулистомайниковые и сосняки шиповниково-брусничные характеризуются так называемыми «средними» для изученной территории биотопами – почвами влажного лесо-лугового типа, полностью промачиваемыми с незначительными колебаниями увлажнения; ивняки – умеренно аэрированные песчаные почвы, а сосняки – слабо аэрированные глинистые, слабокислые небогатые солями бедные минеральным азотом безкарбонатные подзолистые почвы, терморегимом субборельного типа (табл. 4).

Фитоиндикация биотопов окрестностей озера Ай-Сортынглор (баллы)*

Ассоциация	Режимы факторов											
	hd	fh	rc	sl	Ca	nt	ae	tm	om	Kn	Cr	lc
1	14,8	5,8	8,0	6,6	5,0	5,6	8,3	8,5	12,9	9,3	6,7	6,8
2	13,6	6,0	7,1	5,4	5,2	5,5	7,2	7,1	13,4	9,8	5,9	6,2
3	13,6	6,1	6,9	5,8	5,4	5,8	7,9	7,4	13,2	10,4	5,8	6,3
4	13,4	5,7	7,0	5,7	5,5	5,4	8,5	7,3	13,1	10,1	6,1	6,4
5	14,7	5,8	6,4	5,1	4,4	4,6	8,8	7,1	13,6	9,1	6,2	6,5
6	13,2	6,2	6,5	5,7	4,7	4,5	7,0	6,9	14,6	9,2	6,7	6,8
7	13,1	5,1	6,0	5,1	4,3	4,8	7,8	6,5	13,2	10,5	5,6	5,7
8	17,2	3,8	6,6	5,2	4,1	4,2	11,9	6,9	13,0	8,8	6,5	7,0
9	16,8	4,6	7,9	7,4	6,3	5,6	12,3	8,4	11,9	9,5	6,4	7,3

Примечание. * – нумерация ассоциаций соответствует нумерации в тексте, расшифровка режимов в тексте.

Классификация биотопов методами GDA в эколого-ценотическом пространстве (оси NMS и фитоиндикационных шкал) показала для биотопов точность классификации 100 %. Таким образом, статистически значимо различаются не только растительные ассоциации, но и их биотопы. Ведущими факторами, определяющими классификацию биотопов выделенных ассоциаций (для уровня значимости $p = 0,05$), являются: режим почвенной аэрации, терморегим, первые две оси NMS (ценотические факторы), переменность почвенного увлажнения и амплитуда годовых колебаний температур.

Ординация биотопов методом максимального корреляционного пути или корреляционных пляд [6] в пространстве расстояния Махаланобиса (рис. 2) подтверждает наличие рядов ценотического и биотопического замещения выделенных ассоциаций. По растительным ассоциациям выделяются два слабо связанных центра фиторазнообразия (рис. 2,а) – осоковых ивняков (8–1), сходных по индексу Шеннона и выравненности, и, менее выраженный, березово-осинников, березово-сосняков и кедровников – наиболее сходных по видовому составу ассоциаций. В целом же, изученные сообщества не формируют четких рядов замещения и характеризуются слабым ценотическим сходством и сходством состава видов, слагающих сообщества.

Более четко выделяется ряд биотопического замещения (рис. 2,б), который, по сути, является сукцессионным рядом с двумя биотопическими центрами: начальной сукцессии (ивняков с ивой прутовидной и рябинников) и, следующей стадии, сосняков брусничных и березово-осинников (вторичные леса на месте сосняков), далее переходящих либо в кедровники (при восстановлении растительного покрова), либо в производные березово-сосняки. В случае нарастания увлажнения и, прежде всего, увеличения его застойности и ухудшения аэрации почв ряд переходит в гидросерию, заканчивающуюся остроосоковыми ивняками и остроосоковыми болотными ассоциациями.

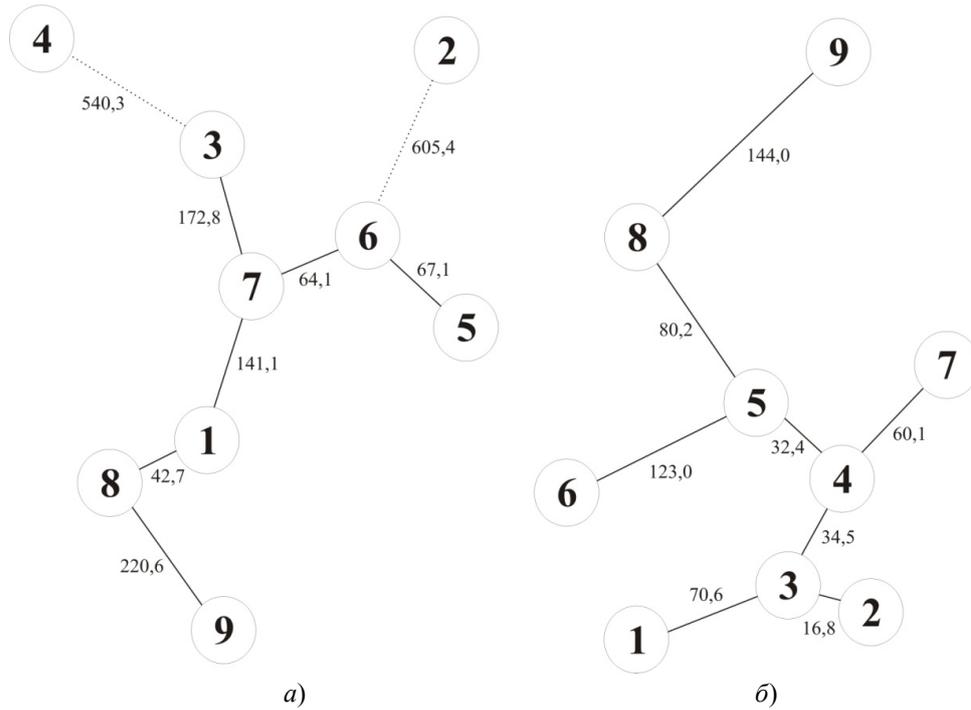


Рис. 2. Ординация растительности озера Ай-Сортынглор в пространстве расстояния Махаланобиса: а – по матрицам описаний; б – в осях NMS и фитоиндикационных шкал, цифрами показан квадрат расстояния Махаланобиса

Это подтверждается ординацией выделенных ассоциаций в пространстве первых двух дискриминантных функций (рис. 3).

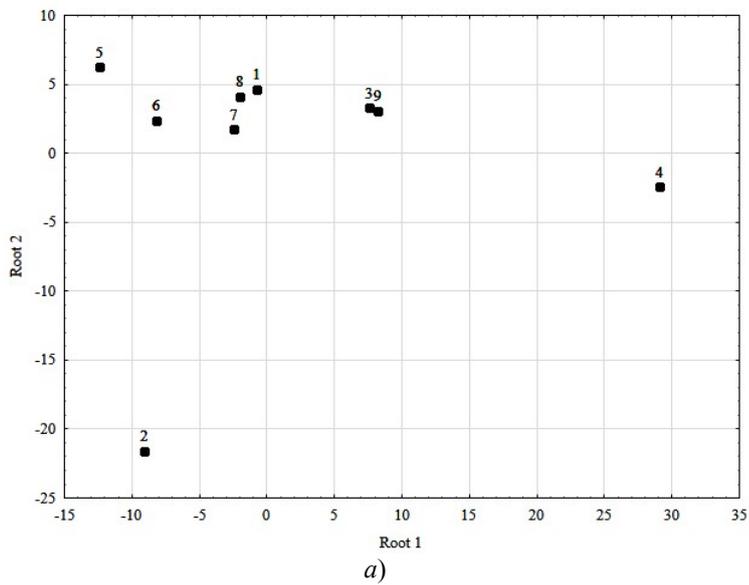


Рис. 3. Ординация растительности озера Ай-Сортынглор в осях первых дискриминантных функций (Root1 и Root2): а – по матрицам описаний; б – в осях NMS и фитоиндикационных шкал (начало)

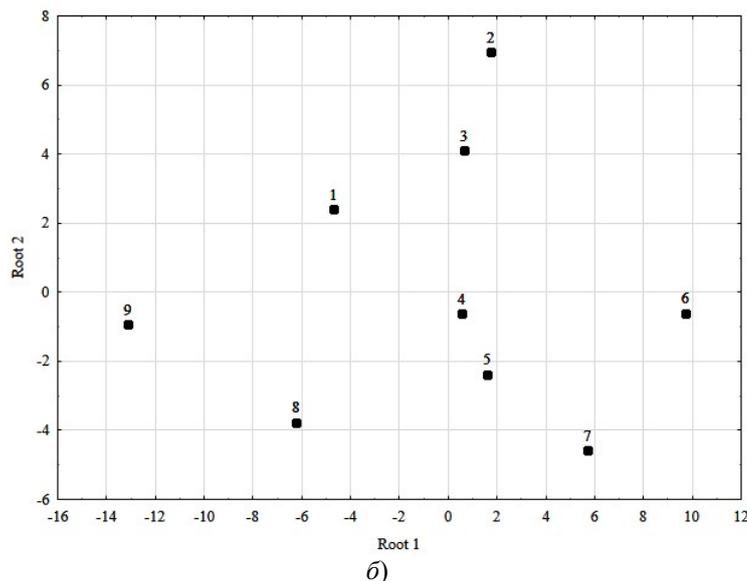


Рис. 3. Ординация растительности озера Ай-Сортынглор в осях первых дискриминантных функций (Root1 и Root2): *a* – по матрицам описаний; *б* – в осях NMS и фитоиндикационных шкал (окончание)

По показателям фиторазнообразия (рис. 3,*a*) резко отличаются ассоциации ивняков двулистномайниковых, остальные ассоциации формируют ряд доминирования-разнообразия, который определяется сменой доминантных видов и величин индексов разнообразия. В эколого-ценотическом пространстве (рис. 3,*б*) ординация ассоциаций представляет собой так называемый «крест», где по первой оси определяется гидросерия, связанная с ростом контрастности почвенного увлажнения, и увеличения аэрации почвы с нарастанием сухости эдафотопов, а по второй – сукцессионный ряд деградации – восстановления растительности от кедровников через сосняки и вторичные леса к ивнякам.

Заключение

Растительность в окрестностях озера Ай-Сортынглор характеризуется низким уровнем видового и ценотического разнообразия и представлена преимущественно вторичными березово-осиновыми болотносabelьниковыми ассоциациями и ивняковыми кустарниковыми ассоциациями. Методами многомерной статистики по структуре доминирования выделено девять ассоциаций, преимущественно маловидовых со сходными показаниями численности разных видов при высокой ее вариабельности и наличием небольшого числа доминант. Определено 12 информативных видов (часть из них – доминанты), определяющих характер классификации. Выделенные ассоциации статистически значимы и характеризуются специфическими биотопами.

Для биотопов установлены режимы ведущих экологических факторов – почвенная аэрация, терморезим, переменность почвенного увлажнения и амплитуда годовых колебаний температур.

Ординация растительности показала наличие рядов эколого-ценотического замещения. Выделенные ассоциации формируют ряд доминирования-

разнообразия, который определяется сменой доминантных видов и величин индексов разнообразия. Ценоотическая структура растительности определяется преимущественно эдафическими факторами – кислотностью, увлажнением и аэрацией почв, а также наличием и характером древесного и (или) кустарникового полога, определяющего световой и температурный режим сообществ.

Выделяются четкие ряды биотопического замещения: во-первых, гидросерия, связанная с ростом контрастности почвенного увлажнения, увеличения аэрации почвы и нарастанием сухости эдафотопов; во-вторых, сукцессионный ряд деградации – восстановления растительности: ивняки с ивой прутовидной и рябинники – сосняки брусничные и березово-осинники (вторичные леса на месте сосняков) – кедровники (при восстановлении естественного растительного покрова) либо производные березово-сосняки.

Библиографический список

1. **Красноборов, И. М.** Определитель растений Ханты-Мансийского автономного округа / И. М. Красноборов, Д. Н. Шауло, М. Н. Ломоносова ; под ред. И. М. Красноборова. – Новосибирск ; Екатеринбург : Наука, 2006. – 492 с.
2. **Пасечнюк, Е. Ю.** Экоморфы флоры Ханты-Мансийского автономного округа (ХМАО – Югра) / Е. Ю. Пасечнюк, Н. Н. Назаренко // Человек и Север: Антропология, археология, экология : материалы Всерос. науч. конф. (г. Тюмень, 2–6 апреля 2018 г.). – Тюмень : ФИЦ ТюмНЦ СО РАН, 2018. – Вып. 4. – С. 561–565.
3. **Васина, А. Л.** Мониторинг флоры сосудистых растений заповедника «Малая Сосьва» / А. Л. Васина // Экологический мониторинг и биоразнообразие. – 2016. – № 1 (11). – С. 19–21.
4. **Гулакова, Н. М.** Изучение флоры высших растений в окрестностях поселка Юган Сургутского района / Н. М. Гулакова // Северный регион: наука, образование, культура. – 2013. – № 1. – С. 71–82.
5. **Самойленко, З. А.** Анализ флоры сосудистых растений в междуречье Евры и Конды (ХМАО) / З. А. Самойленко, Н. М. Гулакова // Экология и география растений и растительных сообществ : материалы IV Междунар. науч. конф. (г. Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). – Екатеринбург : Гуманитарный ун-т, 2018. – С. 844–850.
6. Состояние окружающей среды Белоярского района. – Тюмень : Ин-т проблем освоения Севера СО РАН, 1994. – 78 с.
7. Летопись природы ООПТ Памятник природы «Система озёр Ун-Новыйнклор, Ай-Новыйнклор». – Белоярский : БУ ХМАО – Югры «Природный парк “Нумто”», 2017. – 96 с.
8. Методы изучения лесных сообществ : монография / Е. Н. Андреева, И. Ю. Баккал, В. В. Горшков, И. В. Лянгузова, Е. А. Мазная, В. Ю. Нешатаев, В. Ю. Нешатаева, Н. И. Ставрова, В. Т. Ярмишко, М. А. Ярмишко. – Санкт-Петербург : НИИ химии СПбГУ, 2002. – 240 с.
9. **Hardle, W.** Applied multivariate statistical analysis / W. Hardle, L. Simar. – Berlin : Springer, 2007. – 486 p.
10. **Legendre, L.** Numerical ecology / L. Legendre, P. Legendre. – Amsterdam : Elsevier Science B. V., 1998. – 853 p.
11. **McCune, B.** Analysis of Ecological Communities / B. McCune, J. B. Grace. – Oregon, Gleneden Beach : MjM SoftWare Design, 2002. – 300 p.
12. **Didukh, Ya. P.** The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya. P. Didukh. – Kyiv : Phytosociocentre, 2011. – 176 p.
13. **Persson, S.** Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams / S. Persson // Journal of Ecology. – 1981. – Vol. 69, № 1. – P. 71–84.

14. Тихомиров, В. Н. Методы анализа биологического разнообразия / В. Н. Тихомиров. – Минск : БГУ, 2009. – 87 с.
15. Заугольнова, Л. Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-террасного заповедника) / Л. Б. Заугольнова // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84, № 8. – С. 42–56.
16. Терентьев, П. В. Метод корреляционных плеяд / П. В. Терентьев // Вестник Ленинградского государственного университета. – 1959. – № 9. – С. 137–141.

References

1. Krasnoborov I. M., Shaulo D. N., Lomonosova M. N. *Opredelitel' rasteniy Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga* [Identifier of plants of Khanty-Mansi Autonomous Area]. Novosibirsk; Ekaterinburg: Nauka, 2006, 492 p. [In Russian]
2. Pasechnyuk E. Yu., Nazarenko N. N. *Chelovek i Sever: Antropologiya, arkheologiya, ekologiya: materialy Vseros. nauch. konf. (g. Tyumen', 2–6 aprelya 2018 g.)* [People and the North: Anthropology, archeology, ecology: proceedings of an All-Russian scientific conference (Tyumen, April 2nd–6th, 2018)]. Tyumen: FITs TyumNTs SO RAN, 2018, iss. 4, pp. 561–565. [In Russian]
3. Vasina A. L. *Ekologicheskij monitoring i bioraznobrazie* [Ecological monitoring and biodiversity]. 2016, no. 1 (11), pp. 19–21. [In Russian]
4. Gulakova N. M. *Severnyy region: nauka, obrazovanie, kul'tura* [The Northern region: science, education, culture]. 2013, no. 1, pp. 71–82. [In Russian]
5. Samoylenko Z. A., Gulakova N. M. *Ekologiya i geografiya rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv: materialy IV Mezhdunar. nauch. konf. (g. Ekaterinburg, 16–19 aprelya 2018 g.)* [Ecology and geography of plants and plant association: proceedings of IV International scientific conference (Ekaterinburg, April 16th–19th, 2018)]. Ekaterinburg: Gumanitarnyy un-t, 2018, pp. 844–850. [In Russian]
6. *Sostoyanie okruzhayushchey sredy Beloyarskogo rayona* [The environmental condition of Beloyarskiy district]. Tyumen: In-t problem osvoeniya Severa SO RAN, 1994, 78 p. [In Russian]
7. *Letopis' prirody OOPT Pamyatnik prirody «Sistema ozer Un-Novyinklor, Ay-Novyinklor»* [Nature chronicles of protected areas of Russia. Natural sanctuary “Un-Novyinklor, Ay-Novyinklor lakes system”]. Beloyarskiy: BU KhMAO – Yugry «Prirodnyy park “Numto”», 2017, 96 p. [In Russian]
8. Andreeva E. N., Bakkal I. Yu., Gorshkov V. V., Lyanguzova I. V., Maznaya E. A., Neshataev V. Yu., Neshataeva V. Yu., Stavrova N. I., Yarmishko V. T., Yarmishko M. A. *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv: monografiya* [Methods of forest community research: monograph]. Saint-Petersburg: NII khimii SPbGU, 2002, 240 p. [In Russian]
9. Hardle W., Simar L. *Applied multivariate statistical analysis*. Berlin: Springer, 2007, 486 p.
10. Legendre L., Legendre P. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier Science B. V., 1998, 853 p.
11. McCune B., Grace J. B. *Analysis of Ecological Communities*. Oregon, Glenden Beach: MjM SoftWare Design, 2002, 300 p.
12. Didukh Ya. P. *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kiev: Phytosociocentre, 2011, 176 p.
13. Persson S. *Journal of Ecology*. 1981, vol. 69, no. 1, pp. 71–84.
14. Tikhomirov V. N. *Metody analiza biologicheskogo raznoobraziya* [Methods of biodiversity analysis]. Minsk: BGU, 2009, 87 p. [In Russian]
15. Zaugol'nova L. B. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1999, vol. 84, no. 8, pp. 42–56. [In Russian]
16. Terent'ev P. V. *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Leningrad State University]. 1959, no. 9, pp. 137–141. [In Russian]

Назаренко Назар Николаевич

доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры химии, экологии
и методики обучения химии,
Южно-Уральский государственный
гуманитарно-педагогический
университет (Россия, г. Челябинск,
ул. Бажова, 48)

E-mail: nnazarenko@hotmail.com

Nazarenko Nazar Nikolaevich

Doctor of biological sciences, associate
professor, professor at sub-department of
chemistry, ecology and chemistry teaching
technique, South Ural State Humanitarian
Pedagogical University (48 Bazhova street,
Chelyabinsk, Russia)

Пасечнюк Елена Юрьевна

студентка, Южно-Уральский
государственный гуманитарно-
педагогический университет
(Россия, г. Челябинск, ул. Бажова, 48)

E-mail: elena_pasechnyuk@mail.ru

Pasechnyuk Elena Yur'evna

Student, South Ural State Humanitarian
Pedagogical University (48 Bazhova street,
Chelyabinsk, Russia)

Образец цитирования:

Назаренко, Н. Н. Растительность окрестностей озера Ай-Сортынглор (Белоярский район, ХМАО – Югра) / Н. Н. Назаренко, Е. Ю. Пасечнюк // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 112–125. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-10.

БОРЕАЛЬНЫЕ СОСНЯКИ ЭРОЗИОННО-ДЕНУДАЦИОННЫХ РАВНИН В ГРАНИЦАХ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Аннотация.

Актуальность и цели. Сосняки бореальные достаточно редки на территории области. В ландшафтах эрозионно-денудационных равнин они отмечены только в пределах останцово-водораздельного типа местности. Цель данной работы – обнаружение данных о современном состоянии и приуроченности к элементам рельефа бореальных сосняков эрозионно-денудационных равнин в границах Пензенской области.

Материалы и методы. Сбор материала осуществлялся на пробных площадях размером 100 м². Всего было сделано более 90 описаний. Классификация растительности осуществлялась по доминантному принципу с учетом ценологических групп видов. Для оценки основных экологических параметров полученные описания были обработаны по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова.

Результаты. Отличительной чертой бореальных сосняков эрозионно-денудационных равнин является высокое участие в напочвенном покрове бореальных кустарничков и вечнозеленых травянистых растений, невысокое обилие зеленых мхов и участие с высоким постоянством (в 70 описаниях из 91) и небольшим обилием (0,5–10 %) *Convallaria majalis* – неморального вида, а также видов луговой и степной ЭЦГ. По экологическим характеристикам *Pineta boreo-herbosa* занимают наиболее увлажненные (от влажно-лесолуговых до сыро-лесолуговых), кислые и бедные по обобщенному солевому режиму и богатству азотом почвы, относительно устойчивого увлажнения. Группу бореальных сосняков образуют следующие ассоциации *Pinetum equisetum-moliniosum*, *Pinetum molinosum*, *Pinetum myrtillosum*, *Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrtillosum*, *Pinetum herbosum*.

Выводы. Бореальные сосняки отмечены только в пределах останцово-водораздельного типа местности. В значительной степени они изменены хозяйственной деятельностью: рубками, выпасом, а также достаточно частыми пожарами. Доминантами напочвенного покрова являются *Molinia caerulea*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Equisetum sylvaticum*. Отличительной чертой бореальных сосняков эрозионно-денудационных равнин является высокое участие в напочвенном покрове бореальных кустарничков и вечнозеленых травянистых растений, невысокое обилие зеленых мхов и участие *Convallaria majalis* – неморального вида, а также видов луговой и степной ЭЦГ.

Ключевые слова: эрозионно-денудационные равнины, бореальные сосняки, синтаксономия.

BOREAL PINE FORESTS OF EROSION-DENUDATION PLAIN WITHIN THE PENZA REGION

Abstract.

Background. Boreal pine forests are quite rare in the region. In the landscapes of erosion-denudation plains, they are noted only within the outlier-watershed terrain type. The purpose of this work is to publish data on the current state and confinement of erosion-denudation plains within the Penza region to the relief elements of boreal pine forests.

Materials and methods. The collection of material was carried out on test areas measuring 100 m². In total, more than 90 descriptions were made. The vegetation was classified according to the dominant principle, taking into account coenotic groups of species. To assess the main environmental parameters, the obtained descriptions were processed according to the environmental scales of D. N. Tsyganov.

Results. A distinctive feature of boreal pine forests of erosion-denudation plains is the high participation in the soil cover of boreal shrubs and evergreen herbaceous plants, a low abundance of green mosses and participation with high constancy (in 70 descriptions of 91) and a small abundance (0,5–10 %) of *Convallaria majalis* – nemoral species, as well as meadow and steppe ECG species. According to the ecological characteristics, *Pineta boreo-herbosa* are the most moistened (from wet-meadow and wet-meadow), acidic and poor in generalized salt regime and nitrogen rich soil, relatively stable moisture. The following associations of *Pinetum equisetumoliniosum*, *Pinetum molinosum*, *Pinetum myrtillosum*, *Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrtillosum*, *Pinetum herbosum* form a group of boreal pine forests.

Conclusions. Boreal pine forests are noted only within the outlier-watershed terrain type. They are changed by economic activities: felling, grazing, and also quite frequent fires. Ground cover dominants are *Molinia caerulea*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Equisetum sylvaticum*. A distinctive feature of boreal pine forests of erosion-denudation plains is the high participation in the soil cover of boreal shrubs and evergreen herbaceous plants, the low abundance of green mosses and the participation of *Convallaria majalis*, a non-moral species, as well as meadow and steppe ECG species.

Keywords: erosion-denudation plains, boreal pine forests, syntaxonomy.

Введение

В пределах Пензенской области эрозионно-денудационные равнины занимают восточную часть области. Особенности литогенной основы этой территории области являются: большая амплитуда высот, легкопроницаемые породы палеогена, глубокое залегание грунтовых вод, широкое распространение лессовидных и солифлюкционных четвертичных отложений). Поэтому основными процессами ландшафтоформирования здесь являются эрозионные, суффозионные и реже солифлюкционные [1, 2].

В ландшафтах эрозионно-денудационных равнин преобладают сосновые леса, на их долю приходится свыше 40 % лесопокрытой площади, из них до 60 % – искусственные культуры разного возраста.

Сосновые леса с доминированием в травяно-кустарниковом ярусе видов бореальной эколого-ценотической группы (ЭЦГ) – *Pineta boreo-herbosa* сосняки бореальные – достаточно редки на территории области. В ландшафтах эрозионно-денудационных равнин они отмечены только в пределах останцово-водораздельного типа местности, который характеризуется наибольшими высотами рельефа и прослеживается на денудационной поверхности выравнивания олигоценного возраста с изолированными участками междуречий на высоте 290–320 м. Осевая часть и верхние коренные склоны сложены доледниковыми эоплейстоценовыми делювиально-лессоидными отложениями (суглинки и супеси), которые окаймляют выступы коренных пород палеогена (кремнеземные бескарбонатные легкопроницаемые породы – пески, опоки, песчаники, диатомиты). Почвы светло-серые, серые, темно-серые, с глубоким залеганием грунтовых вод.

Цель данной работы – обнаружение данных о современном состоянии и приуроченности к элементам рельефа бореальных сосняков эрозионно-денудационных равнин в границах Пензенской области.

Методы исследований

Сбор материала осуществлялся на пробных площадях (ПП) размером 100 (10 × 10) м². Всего было сделано более 90 описаний.

Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову [3].

Классификация растительности осуществлялась по доминантному принципу с учетом ценотических групп видов. По доминантам древостоя выделяли формации. Группы ассоциаций выделяли по преобладанию в составе травяно-кустарничкового яруса восьми ЭЦГ: неморальная (Nm), бореальная (Br), нитрофильная (Nt), олиготрофная (Og), боровая (Pn), степная (St), лугово-опушечная (Md), водно-болотная (Wt).

Для оценки основных экологических параметров полученные описания были обработаны по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова [4].

Ординацию геоботанических площадок проводили методом непрямого градиентного анализа – анализа соответствий с удаленным трендом (Detrended Correspondence Analysis (DCA)) [5].

Результаты и обсуждение

Растительные сообщества, относящиеся к группе ассоциаций *Pineta boreo-herbosa*, отмечены только в пределах останцово-водораздельного типа местности. В значительной степени они изменены хозяйственной деятельностью: рубками, выпасом, а также достаточно частыми пожарами. В древесном ярусе, как правило, помимо *Pinus sylvestris* встречаются *Betula pendula* или *B. pubescens* с разным участием, изредка *Alnus glutinosa*. На более возвышенных участках может формироваться второй древесный ярус из *Tilia cordata* (сомкнутость до 0,5). Подлесок выражен слабо или отсутствует совсем.

В травяно-кустарниковом покрове бореальных сосняков абсолютными доминантами являются виды бореальной ЭЦГ как по числу видов, так и их обилию (табл. 1).

Таблица 1

Видовое разнообразие и высококонстантные виды

Pineta boreo-herbosa

Группа ассоциаций	<i>Pineta boreo-herbosa</i> (P-Br)		
Число ПП	91		
Число видов:			
общее/в ярусе С	99 / 90		
деревья	10		
кустарники	10		
травы	74		
мхи и лишайники	5		
Среднее число на 100 м ² /в ярусе С	16,3 ± 0,5 / 12,9 ± 0,5		
ЭЦГ	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>в</i>
Br	7,3 ± 0,3	5,8 ± 0,2	82,3 ± 1,5
Md	1,5 ± 0,1	1,5 ± 0,1	2,6 ± 0,3
Nm	4,2 ± 0,2	2,7 ± 0,2	10,0 ± 1,3
Nt	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,9 ± 0,5
Olg			
Pn	2,2 ± 0,2	2,1 ± 0,2	3,6 ± 0,4
St	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,5 ± 0,1
Wt	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,0
Высококонстантные виды ¹ :	<i>Pinus sylvestris</i>		
	<i>Convallaria majalis</i>		
	<i>Sorbus aucuparia</i>		
	<i>Vaccinium myrtillus</i>		
	<i>Calamagrostis arundinacea</i>		
	<i>Betula pendula</i>		

Примечание: *a* – среднее число видов на ПП во всех ярусах; *б* – среднее число видов на ПП в ярусе С; *в* – доля видов в ярусе С с учетом обилия в среднем по ПП.

ЭЦГ: Nm – неморальная, Br – бореальная, Nt – нитрофильная, Olg – олиготрофная, Pn – боровая, St – степная, Md – лугово-опушечная, Wt – водно-болотная.

¹ – константность видов рассчитана без учета ярусов; полужирным шрифтом выделены преобладающие ЭЦГ с учетом обилия видов.

Индикаторами этой группы ассоциаций являются *Molinia caerulea*, *Lycopodium annotinum* и *Lycopodium clavatum* (индикаторные значения невысокие, около 30 %).

Доминантами напочвенного покрова являются *Molinia caerulea*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Equisetum sylvaticum*. С высоким постоянством встречаются (класс постоянства – 4 и 5): *Pinus sylvestris*, *Convallaria majalis*, *Sorbus aucuparia*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Betula pendula*.

Отличительной чертой бореальных сосняков эрозивно-денудационных равнин является высокое участие в напочвенном покрове бореальных кустарничков и вечнозеленых травянистых растений, невысокое обилие зеленых мхов и участие с высоким постоянством (в 70 описаниях из 91) и небольшим обилием (0,5–10 %) *Convallaria majalis* – неморального вида, а также видов луговой и степной ЭЦГ (*Fragaria vesca*, *Potentilla erecta*, *Angelica sylvestris*, *Sanguisorba officinalis* и др.).

В составе бореальных сосняков отмечено произрастание редких для области видов – *Daphne mezereum*, *Dactylorhiza maculata*, *Lilium martagon*, *Lycopodium annotinum* и *clavatum*, *Pulsatilla patens*.

По экологическим характеристикам *Pineta boreo-herbosa* занимают наиболее увлажненные (от влажно-лесолуговых до сыро-лесолуговых), кислые и бедные по обобщенному солевому режиму и богатству азотом почвы, относительно устойчивого увлажнения (табл. 2).

Таблица 2

Балловые значения геоботанических описаний *Pineta boreo-herbosa* по основным факторам среды

Показатели	Факторы среды					
	Hd	Tr	Nt	Rc	Lc	fH
Среднее значение	13,9	4,9	4,7	5,9	4,3	3,6
Min	12,93	4,38	4,1	5,07	3,51	2,79
Max	14,79	5,54	5,44	7	5,07	5,61

Примечание. Факторы среды: Hd – шкала увлажнения почв; Rc – шкала кислотности почв; Tr – шкала обобщенного солевого режима; Nt – шкала богатства почв азотом; Lc – шкала освещенности-затенения; fH – шкала переменности увлажнения.

Группу бореальных сосняков образуют следующие ассоциации: *Pinetum equisetum-moliniosum*, *Pinetum moliniosum*, *Pinetum myrtillosum*, *Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrtillosum*, *Pinetum herbosum*.

Выделенные ассоциации достаточно четко разделяются в области экологического пространства по основным факторам среды (по шкалам Цыганова, 1983): сообщества с доминированием *Molinia caerulea* занимают наиболее увлажненные местообитания (рис. 1).

Результат ординации 91 геоботанического описания бореальных сосняков в трех первых осях DCA (рис. 2) показал, что с первой осью DCA высоко коррелируют увлажнение почвы ($r = 0,71$), обеспеченность почвы азотом ($r = -0,63$), освещенность ($r = -0,51$), со второй осью корреляции со всеми факторами среды слабые (r не превышает 0,26), с третьей осью наиболее сильная корреляция с фактором кислотности почвы ($r = -0,39$). Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей имеет достаточно высокое значение – 65,3 %, т.е. первые две оси ординации воспроизводили более половины от общего варьирования в исходных данных, что свидетельствует о достаточно высоком качестве ординации [5]. Для третьей оси DCA коэффициент детерминации равен 7,6 %.

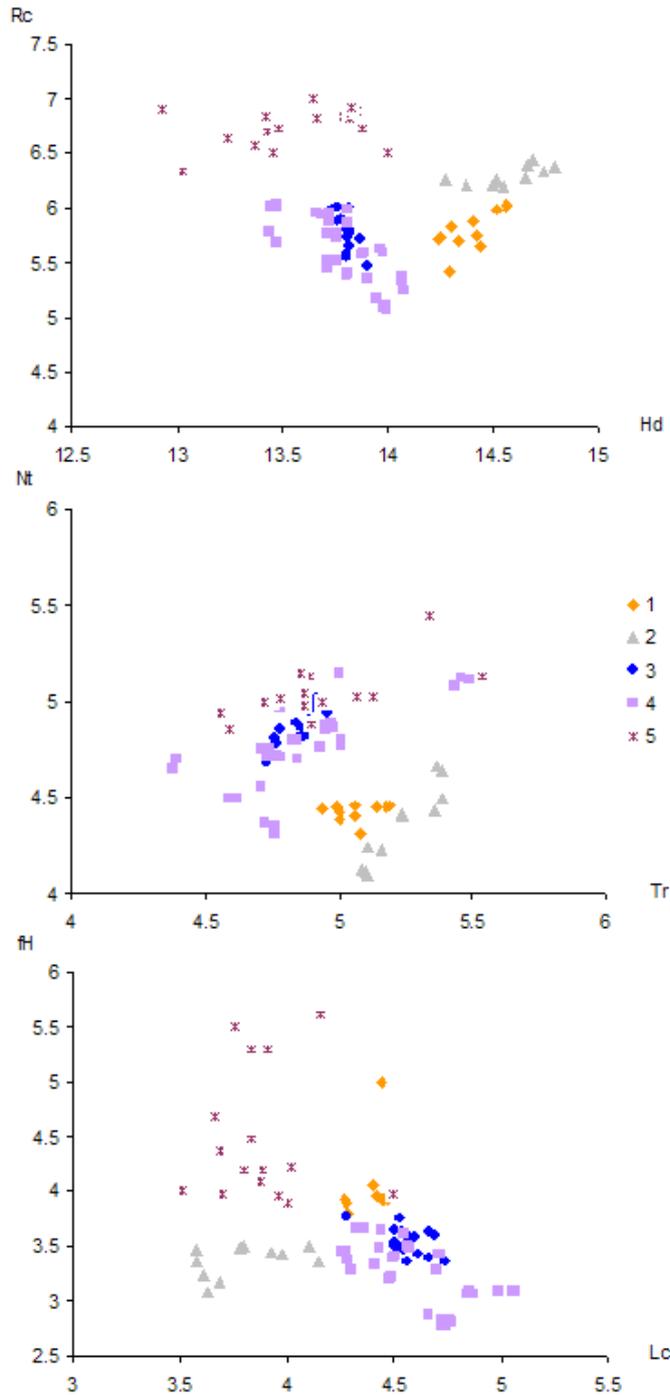


Рис. 1. Экологическое пространство ассоциаций бореальных сосняков.
 Ассоциации: 1 – *Pinetum equiseti-moliniosum*; 2 – *Pinetum moliniosum*;
 3 – *Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrtillosum*;
 4 – *Pinetum myrtillosum*; 5 – *Pinetum herbosum*

Факторы среды: Hd – шкала увлажнения почв; Rc – шкала кислотности почв;
 Tr – шкала обобщенного солевого режима; Nt – шкала богатства почв азотом;
 Lc – шкала освещенности-затенения; fH – шкала переменности увлажнения

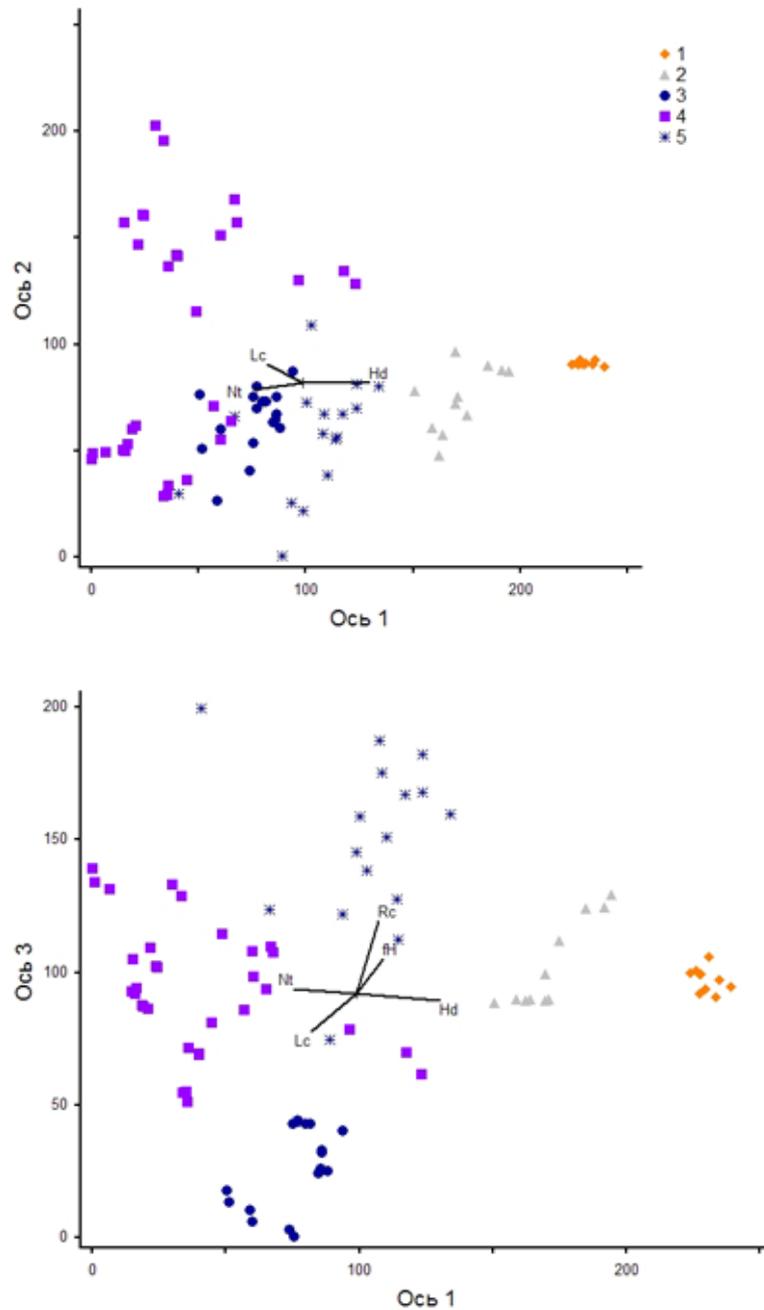


Рис. 2. Положение геоботанических описаний ассоциаций бореальных сосняков в первых трех осях DCA вместе с векторами экологических факторов.
Ассоциации: 1 – *Pinetum equiseti-moliniosum*; 2 – *Pinetum moliniosum*; 3 – *Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrttiliosum*; 4 – *Pinetum myrttiliosum*; 5 – *Pinetum herbosum*

Результаты кластерного анализа (рис. 3) показали разделение на низком уровне сходства совокупности всех бореальных сосняков.

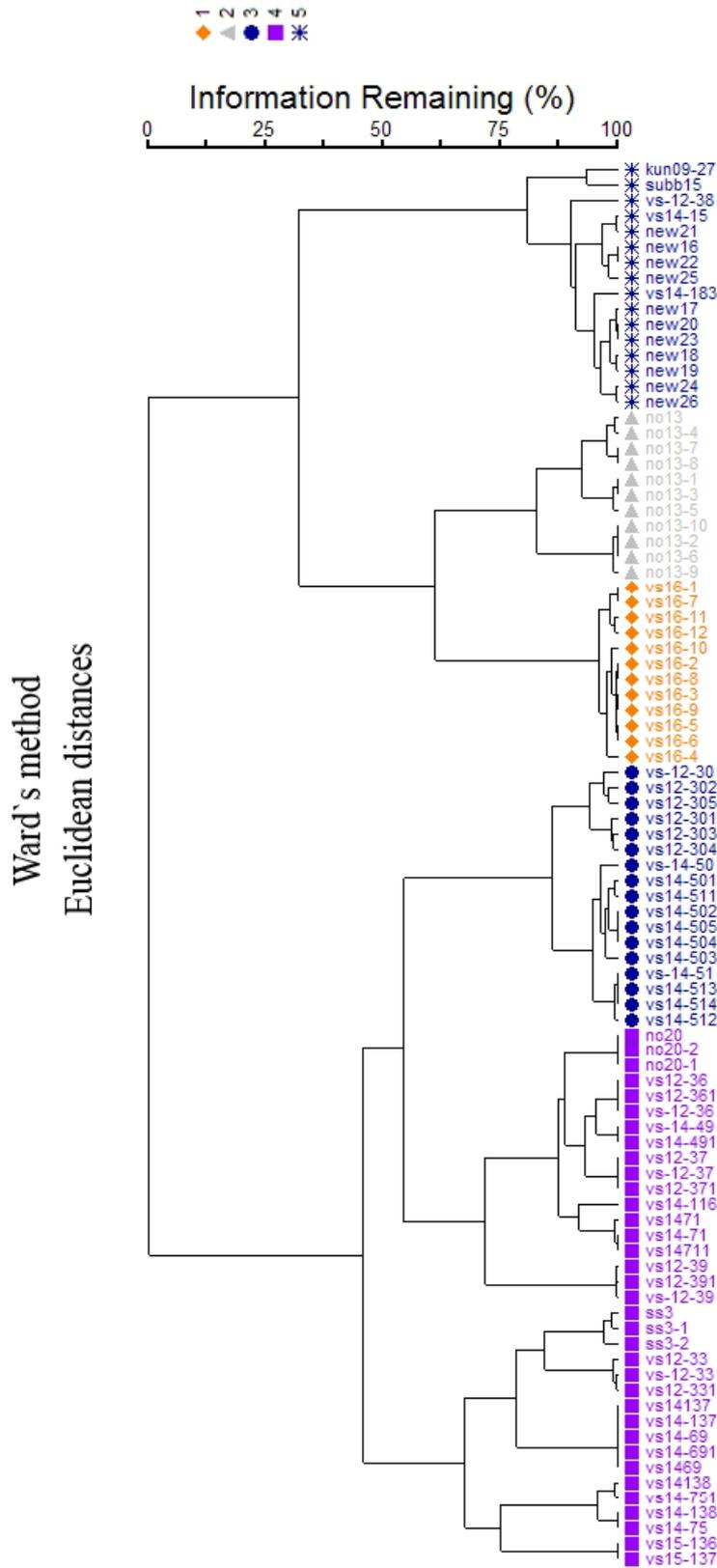


Рис. 3. Дендрограмма сходства геоботанических описаний бореальных сосняков.
 Ассоциации: 1 – *Pinetum equiseti-moliniosum*; 2 – *Pinetum molinosum*; 3 – *Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrtillosum*;
 4 – *Pinetum myrtillosum*; 5 – *Pinetum herbosum*

Асс. *Pinetum molinosum* и *Pinetum equisetum-moliniosum* занимают наиболее увлажненные местообитания, сообщества ассоциаций приурочены к окраинам болот (см. рис. 1, табл. 3). Древесный ярус образован *Pinus sylvestris* либо с участием *Betula pendula* и *Alnus glutinosa* (асс. *Pinetum molinosum*) или *Betula pubescens* и *Tilia cordata*, которые образуют второй древесный ярус (асс. *Pinetum equisetum-moliniosum*). Сомкнутость древостоя составляет соответственно 0,4–0,8 и 0,4–0,7. Подлесок отсутствует или слабо выражен (ОПП не более 15 %) из *Frangula alnus* и *Sorbus aucuparia*.

В травяно-кустарничковом ярусе асс. *Pinetum equisetum-moliniosum* (ОПП 70–95 %) содоминируют *Molinia caerulea* (среднее обилие 35 %) и *Equisetum sylvaticum* (среднее обилие 25 %), участие других видов не превышает 10 %. Моховой покров отсутствует. Видовое богатство – 17–25 видов на 100 м².

Травяно-кустарничковый ярус асс. *Pinetum molinosum* более разрежен (ОПП 35–50 %). Абсолютным доминантом является *Molinia caerulea* (среднее обилие 35 %), участие других видов не превышает 5 %. Моховой покров отсутствует. Видовое богатство – 9–17 видов на 100 м².

Для сообществ с доминированием в травостое *Molinia caerulea* характерно присутствие редкого для области вида – *Lycopodium annotinum*.

Асс. *Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrttilosum* и *Pinetum myrttilosum* (см. рис. 1, табл. 3) имеют близкие балловые экологические показатели по всем факторам среды, занимают выровненные и пологие приводораздельные поверхности между суффозионными западными формами рельефа.

Древесный ярус образован *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*, редко образуется второй древесный ярус из *Tilia cordata* (сомкнутость 0,4–0,7). Подлесок сообществ асс. *Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrttilosum* разреженный (ОПП 0,1–0,3) и образован *Frangula alnus* и *Sorbus aucuparia*. В подлеске сообществ асс. *Pinetum myrttilosum* помимо отмеченных видов встречаются неморальные кустарники и подрост широколиственных видов: *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Acer platanoides*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*. Проективное покрытие варьирует в широких пределах 0,1–0,8.

В травяно-кустарничковом ярусе асс. *Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrttilosum* (ОПП 70–95 %) содоминируют *Vaccinium myrtillus* (среднее обилие 30 %) и *Calamagrostis arundinacea* (среднее обилие 25 %), участие других видов не превышает 1 %. Встречается редкий для области вид: *Lycopodium clavatum*.

Моховой покров отсутствует, встречаются отдельными пятнами *Pleurozium schreberi* и по микрозападинам – *Sphagnum girgensohnii*.

Видовое богатство невысокое: 8–16 видов на 100 м².

В травяно-кустарничковом ярусе асс. *Pinetum myrttilosum* (ОПП 40–70 %) доминирует *Vaccinium myrtillus*, высококонстантны с невысоким обилием (не более 5 %) *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, изредка встречаются редкие для области виды: *Lycopodium clavatum*, *Lilium martagon* и *Pulsatilla patens* (с обилием до 5 %). Отмечаются иматурные особи *Tilia cordata*, значительно реже *Populus tremula*, *Euonymus verrucosa*, *Corylus avellana*, *Acer platanoides*.

Таблица 3

Сравнительная характеристика ассоциаций бореальных сосняков (*Pineta boreo-herbosa*)

Ассоциация	<i>Pinetum equisetum-moliniosum</i>	<i>Pinetum molinosum</i>	<i>Pinetum calamagrostidosomyrtillosum</i>	<i>Pinetum myrtillosum</i>	<i>Pinetum herbosum</i>
Количество ПП	12	11	17	35	16
Число видов:					
общее/в ярусе С	29 / 25	19 / 15	28 / 25	70 / 66	36 / 28
деревья	5	3	4	9	7
кустарники	1	1	1	8	6
травы	23	15	21	50	21
мхи и лишайники			2	3	3
Среднее число видов на 100 м ² / в ярусе С	21,5 ± 0,8 / 17,9 ± 0,9	12,9 ± 0,7 / 10,5 ± 0,5	14,4 ± 0,6 / 12,2 ± 0,6	18,3 ± 0,5 / 15,0 ± 0,4	11,1 ± 1,2 / 6,8 ± 1,1
Ср. покрытие яр. А, %	60	60	55	55	55
Ср. покрытие яр. В, %	12	0,3	20	25	15
Ср. покрытие яр. С, %	85	40	60	60	8
Ср. покрытие яр. Д, %			<1	<1; 40	3
Состав древостоя					
I ярус	8С2Бп, ед.Оч	10С, 7С3Б	7С3Бп	10С, ед. Б	10С, 8С2Б
II ярус		ед. Лп		редко 10Лп	
Уникальные виды:	<i>Dactylorhiza maculata</i> <i>Daphne mezereum</i> <i>Athyrium filix-femina</i>				
Индикаторные виды*	<i>Lycorodium aptotritum</i> <i>Athyrium filix-femina</i> (индикаторные значения >80 %)	<i>Sanguisorba officinalis</i> (индикаторное значение 40 %)	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (индикаторное значение 76 %)	<i>Convallaria majalis</i> (индикаторное значение 58 %)	<i>Solidago virgaurea</i> (индикаторное значение 31 %)

Примечание. Виды деревьев: С – *Pinus sylvestris*; Бп – *Betula pubescens*; Б – *B. pendula*; Д – *Quercus robur*; Ос – *Populus tremula*; Оч – *Alnus glutinosa*. * Виды расположены по убыванию индикаторных значений.

Замоховелость изменяется в широких пределах: в сообществах с под-
ростом широколиственных видов он отсутствует, в сообществах с разрежен-
ным травостоем – хорошо развит (ОПП 60–90 %), преобладают *Pleurozium*
schreberi и *Polytrichum commune*, с меньшим обилием встречается также
Dicranum scoparium.

Для сообществ этой ассоциации характерно самое высокое флористи-
ческое богатство среди всех бореальных сосняков – 71 вид, при этом средняя
видовая насыщенность во всех выделенных ассоциациях группы сходная.

Асс. *Pinetum herbosum* занимает наименее кислые местообитания сре-
ди бореальных сосняков (см. рис. 1). Сообщества ассоциации формируются
после пожаров или сплошных рубок бореальных сосняков.

Древесный ярус образован *Pinus sylvestris* иногда с участием *Betula pen-
dula* (сомкнутость 0,5–0,8).

Подлесок, как правило, разреженный (ОПП 0,03–0,2), присутствуют
бореальные виды: *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula*, отмеча-
ется инвазия мезофитных: *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylo-
steum*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata* и боровых: *Chamaecytisus ruthenicus* де-
ревьев и кустарников.

В очень разреженном травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 2–30 %) от-
мечены виды практически всех выделенных ЭЦГ, при этом абсолютными
доминантами остаются виды бореальной группы, но отмечается участие не-
моральных, боровых и лугово-степных ЭЦГ. С высоким постоянством встре-
чаются: *Calamagrostis arundinacea* и *Convallaria majalis*. Характерен имма-
турный подрост *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*.

Моховой ярус отмечается редко (ОПП 40 %), тогда он образован *Pleu-
rozium schreberi*. Как правило, сохраняются мелкие куртины зеленых мхов,
образованные помимо отмеченного вида *Dicranum scoparium* и *D. polysetum*.

Число видов на ПП колеблется в широких пределах в зависимости от
степени нарушенности: от 3 до 21 на 100 м².

Исходя из эколого-флористической классификации бореальные сосня-
ки отнесены нами к:

Классу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939

Порядку *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957

Союзу *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962

Сообщества с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Moli-
nia caerulea* отнесены к ассоциации *Molinio caeruleae* – *Pinetum sylvestris*
(Schmid. 1936) em Mat. 1973, с доминированием *Vaccinium myrtillus* – *Dicrano-
Pinetum sylvestris* Preising et Knapp ex Oberdorfer 1957 (табл. 4).

Выделенные ассоциации имеют сходство с ассоциациями, описанными
в Брянской области [6–9], но отличаются слабым развитием мохового покро-
ва и большим разнообразием неморальных видов в травостое.

Согласно доминантной классификации отмеченные бореальные сосня-
ки следует относить к *Pinetum myrtillosum* – соснякам черничниковым и
Pineta molinosum – соснякам молиниевым.

По типу лесорастительных условий рассматриваемые бореальные со-
сняки относятся к А₃ – влажный бор и А₄ – сырой бор.

Таблица 4

Ассоциация *Molinio caeruleae* – *Pinetum sylvestris*,
ассоциация *Dicrano-Pinetum sylvestris*

Ассоциация	<i>Molinio – Pinetum</i>	<i>Dicrano-Pinetum</i>
1	2	3
Древесный ярус: сомкнутость крон (%)	60	55
Кустарниковый ярус: сомкнутость крон (%)	6	20
Травяно-кустарничковый ярус: покрытие (%)	60	60
Ярус наземных мхов: покрытие (%)		10 (90)
Число описаний	23	52
Д.в. ассоциации <i>Molinio – Pinetum sylvestris</i>		
<i>Pinus sylvestris</i>	V ²⁻⁴	V ²⁻⁴
<i>Molinia caerulea</i>	V ³	I
<i>Polytrichum commune</i>		I
Д.в. ассоциации <i>Dicrano-Pinetum sylvestris</i>		
<i>Pinus sylvestris</i>		V ²⁻⁴
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	II	IV ⁺¹
<i>Melampyrum pratense</i>		II
Д.в. союза <i>Dicrano-Pinion</i> , порядка <i>Pinetalia</i> и класса <i>Vaccinio-Piceetea</i>		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	IV ¹⁻²	V ²⁻³
<i>Lycopodium annotinum</i>	V ⁺²	
<i>Pteridium aquilinum</i>		III ⁺¹
<i>Orthilia secunda</i>		III ⁺¹
<i>Chimaphila umbellata</i>		III ⁺
<i>Lycopodium clavatum</i>	II	II
<i>Pleurozium schreberi</i>		III ⁺⁵
<i>Dicranum scoparium</i>		II
<i>Trientalis europaea</i>	III ⁺	I
<i>Sphagnum girgensohnii</i>		I
Д.в. класса <i>Quercus-Fagetea</i>		
<i>Convallaria majalis</i>	IV ⁺¹	V ⁺²
<i>Sorbus aucuparia</i> C	III ²	V ¹⁻³
<i>Tilia cordata</i> A	I	II
<i>Euonymus verrucosa</i>		II
<i>Maianthemum bifolium</i>	III ⁺	I
<i>Equisetum sylvaticum</i>	III ⁺³	I
<i>Corylus avellana</i> B		I
<i>Quercus robur</i> B		I
<i>Acer platanoides</i> C		I
<i>Athyrium filix-femina</i>	II	
<i>Daphne mezereum</i>		I

1	2	3
<i>Dryopteris carthusiana</i>	II	I
<i>Dryopteris filix-mas</i>		I
<i>Epipactis helleborine</i>		I
<i>Lathyrus vernus</i>		I
<i>Melampyrum nemorosum</i>		I
<i>Melica nutans</i>		I
<i>Pulmonaria obscura</i>		I
<i>Stellaria holostea</i>		I
Д.в. класса <i>Pulsatillo-Pinetea</i>		
<i>Carex ericetorum</i>		II
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>		I
<i>Pulsatilla patens</i>		I
<i>Genista tinctoria</i>		I
<i>Stachys officinalis</i>	II	I
Д.в. класса <i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i>		
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	III ²	IV ⁺³
<i>Rubus saxatilis</i>	IV ⁺	III ⁺²
<i>Brachypodium pinnatum</i>		II
<i>Hieracium umbellatum</i>	III ⁺	II
Д.в. класса <i>Alnetea glutinosae</i>		
<i>Betula pubescens</i> A, B	III ²	I
<i>Frangula alnus</i> B	II	II
<i>Frangula alnus</i> C	II	III ⁺³
<i>Alnus glutinosa</i> A	I	
<i>Padus avium</i> B		I
Сопутствующие виды		
<i>Betula pendula</i> A	II	IV ²⁻³
<i>Betula pendula</i> B, C		I
<i>Potentilla erecta</i>	V ⁺¹	II
<i>Carex vaginata</i>	III ⁺¹	II
<i>Fragaria vesca</i>		III ⁺¹
<i>Populus tremula</i> B, C		I
<i>Agrostis tenuis</i>		I
<i>Angelica sylvestris</i>	II	I
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	II	
<i>Calamagrostis epigeios</i>		I
<i>Carex montana</i>		I
<i>Carex pallescens</i>	III ¹⁻²	
<i>Cirsium helenioides</i>	III ⁺	

Окончание табл. 4

1	2	3
<i>Crepis sibirica</i>	II	
<i>Dactylis glomerata</i>		I
<i>Dactylorhiza maculata</i>	II	
<i>Equisetum arvense</i>		I
<i>Erodium cicutarium</i>		I
<i>Galium palustre</i>	III ⁺	
<i>Laserpitium prutenicum</i>		I
<i>Pimpinella saxifraga</i>		I
<i>Platanthera bifolia</i>		I
<i>Poa angustifolia</i>		I
<i>Poa palustris</i>	II	
<i>Polygonatum odoratum</i>		I
<i>Potentilla goldbachii</i>		I
<i>Pulmonaria angustifolia</i>		I
<i>Pyrola rotundifolia</i>	II	I
<i>Rosa majalis</i>		I
<i>Rubus idaeus</i>		I
<i>Sanguisorba officinalis</i>	III ⁺	I
<i>Selinum carvifolia</i>		I
<i>Serratula tinctoria</i>	I	
<i>Steris viscaria</i>		I
<i>Stellaria graminea</i>		I

Примечание. Единично встречены: *Campanula persicifolia* – +; *Dactylorhiza fuchsii* – +; *Dracocephalum ruyschiana* – +; *Galium boreale* – +; *Geranium sylvaticum* – +; *Lysimachia vulgaris* – +; *Lilium martagon*.

Заключение

Растительные сообщества, относящиеся к группе ассоциаций *Pineta boreo-herbosa*, в ландшафтах эрозионно-денудационных равнин в границах Пензенской области отмечены только в пределах останцово-водораздельного типа местности. В значительной степени они изменены хозяйственной деятельностью: рубками, выпасом, а также достаточно частыми пожарами.

В травяно-кустарничковом покрове бореальных сосняков абсолютными доминантами являются виды бореальной ЭЦГ как по числу видов, так и их обилию.

Доминантами напочвенного покрова являются *Molinia caerulea*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Equisetum sylvaticum*.

Отличительной чертой бореальных сосняков эрозионно-денудационных равнин является высокое участие в напочвенном покрове бореальных кустарничков и вечнозеленых травянистых растений, невысокое обилие зеленых мхов и участие с высоким постоянством (в 70 описаниях из 91) и не-

большим обилием (0,5–10 %) *Convallaria majalis* – неморального вида, а также видов луговой и степной ЭЦГ.

В составе бореальных сосняков отмечено произрастание редких для области видов – *Daphne mezereum*, *Dactylorhiza maculata*, *Lilium martagon*, *Lycopodium annotinum* и *clavatum*, *Pulsatilla patens*.

По экологическим характеристикам ***Pineta boreo-herbosa*** занимают наиболее увлажненные (от влажно-лесолуговых до сыро-лесолуговых), кислые и бедные по обобщенному солевому режиму и богатству азотом почвы, относительно устойчивого увлажнения.

Асс. ***Pinetum molinosum*** и ***Pinetum equisetum-molinosum*** занимают наиболее увлажненные местообитания, сообщества ассоциаций приурочены к окраинам болот.

Асс. ***Pinetum calamagrostidoso arundinacii-myrtillosum*** и ***Pinetum myrtillosum*** имеют близкие балловые экологические показатели по всем факторам среды, занимают выровненные и пологие приводораздельные поверхности между суффозионными западными формами рельефа.

Для сообществ ассоциации ***Pinetum myrtillosum*** характерно самое высокое флористическое богатство среди всех бореальных сосняков – 71 вид, при этом средняя видовая насыщенность во всех выделенных ассоциациях группы сходная.

Асс. ***Pinetum herbosum*** занимает наименее кислые местообитания среди бореальных сосняков. Сообщества ассоциации формируются после пожаров или сплошных рубок бореальных сосняков.

Библиографический список

1. **Артемова, С. Н.** Формирование ландшафтов северной лесостепи (на примере Пензенской области) / С. Н. Артемова, Н. А. Леонова // *Фундаментальные исследования*. – 2014. – № 11 (10). – С. 2180–2184.
2. **Artemova, S.** Forest-steppe landscape organization of Eastern Europe (for example Penza region) / S. Artemova, N. Leonova // *Journal of Wetlands Biodiversity*. – 2014. – Vol. 4. – P. 147–152.
3. **Черепанов, С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – Санкт-Петербург : Мир и семья, 1995. – 992 с.
4. **Цыганов, Д. Н.** Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – Москва : Наука, 1983. – 196 с.
5. **Hill, M. O.** Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique / M. O. Hill, N. G. Gauch // *Vegetatio*. – 1980. – Vol. 42. – P. 47–58.
6. **Морозова, О. В.** Леса заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского полесья (синтаксономическая характеристика) / О. В. Морозова. – Брянск, 1999. – 98 с.
7. **Булохов, А. Д.** Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России / А. Д. Булохов, А. И. Соломещ. – Брянск : Изд-во БГУ, 2003. – 359 с.
8. **Семенищенков, Ю. А.** Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья / Ю. А. Семенищенков. – Брянск : РИО БГУ, 2009. – 400 с.
9. **Султанова, Н. Г.** Лесная растительность Алатырского участка заповедника «Присурский» / Н. Г. Султанова // *Научные труды государственного природного заповедника «Присурский»*. – Чебоксары, 2006. – Т. 16. – 60 с.

References

1. Artemova S. N., Leonova N. A. *Fundamental'nye issledovaniya* [Fundamental research]. 2014, no. 11 (10), pp. 2180–2184. [In Russian]
2. Artemova S., Leonova N. *Journal of Wetlands Biodiversity*. 2014, vol. 4, pp. 147–152.
3. Cherepanov S. K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshogo SSSR)* [Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR)]. Saint-Petersburg: Mir i sem'ya, 1995, 992 p. [In Russian]
4. Tsyganov D. N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynno-shirokolistvennykh lesov* [Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow: Nauka, 1983, 196 p. [In Russian]
5. Hill M. O., Gauch H. G. *Vegetatio*. 1980, vol. 42, pp. 47–58.
6. Morozova O. V. *Lesy zapovednika «Bryanskiy les» i Nerusso-Desnyanskogo poles'ya (sintaksonomicheskaya kharakteristika)* [Forests of the Bryansk Forest Reserve and Nerusso-Desnyansk Woodland (syntaxonomic characteristic)]. Bryansk, 1999, 98 p. [In Russian]
7. Bulokhov A. D., Solomeshch A. I. *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya lesov Yuzhnogo Nechernozem'ya Rossii* [Ecological and floristic classification of forests of the Southern Non-Chernozem region of Russia]. Bryansk: Izd-vo BGU, 2003, 359 p. [In Russian]
8. Semenishchenkov Yu. A. *Fitotsenoticheskoe raznoobrazie Sudost'-Desnyanskogo mezhdurech'ya* [Phytocenotic diversity of Sudost-Desnyansk interfluve]. Bryansk: RIO BGU, 2009, 400 p. [In Russian]
9. Sultanova N. G. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Prisurskiy»* [Proceedings of the Prisursky State Nature Reserve]. Cheboksary, 2006, vol. 16, 60 p. [In Russian]

Леонова Наталья Алексеевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра общей биологии и биохимии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: na_leonova@mail.ru

Leonova Natal'ya Alekseevna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of general
biology and biochemistry, Penza State
University (40, Krasnaya street, Penza,
Russia)

Образец цитирования:

Леонова, Н. А. Бореальные сосняки эрозионно-денудационных равнин в границах Пензенской области / Н. А. Леонова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 4 (28). – С. 126–141. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-4-11.

Уважаемые читатели!

Для гарантированного и своевременного получения журнала **«Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки»** рекомендуем вам оформить подписку.

Журнал выходит 4 раза в год по тематике • биология.

Стоимость одного номера журнала – 500 руб. 00 коп.

Для оформления подписки через редакцию необходимо заполнить и отправить заявку в редакцию журнала: тел./факс (841-2) 36-84-87; E-mail: VolgaVuz@mail.ru

Подписку можно оформить по объединенному каталогу «Пресса России», тематические разделы: «Научно-технические издания. Известия РАН. Известия вузов», «Природа. Мир животных и растений. Экология», «Химия. Нефтехимия. Нефтегазовая промышленность». Подписной индекс – 70238.

ЗАЯВКА

Прошу оформить подписку на журнал «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» на 20__ г.

№ 1 – _____ шт., № 2 – _____ шт., № 3 – _____ шт., № 4 – _____ шт.

Наименование организации (полное) _____

ИНН _____ КПП _____

Почтовый индекс _____

Республика, край, область _____

Город (населенный пункт) _____

Улица _____ Дом _____

Корпус _____ Офис _____

ФИО ответственного _____

Должность _____

Тел. _____ Факс _____ E-mail _____

Руководитель предприятия _____

(подпись)

(ФИО)

Дата «___» _____ 20__ г.