



# ВЕСТНИК

Института биологии Коми НЦ УрО РАН

2018  
№ 1 (203)

ВЕСТНИК ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ КОМИ НЦ УрО РАН 2018 № 1 (203)

Лицензия № 19-32 от 26.11.96 КР № 0033 от 03.03.97

Учредитель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук  
Адрес издателя: г. Сыктывкар, ГСП-2, 167982, ул. Коммунистическая, д. 28  
Тел.: (8212) 24-11-19; факс: (8212) 24-01-63  
E-mail: [directorat@ib.komisc.ru](mailto:directorat@ib.komisc.ru); <http://ib.komisc.ru>

Компьютерный набор. Подписано в печать 30.12.2017. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>8</sub>. Печать офсетная.  
Усл. печ. л. 7.5. Уч.-изд.л. 7.5. Тираж 170.

Отпечатано в патентно-информационной группе Института биологии Коми НЦ УрО РАН.  
г. Сыктывкар, ГСП-2, 167982, ул. Коммунистическая, д. 28

Журнал включен в базу данных цитирования РИНЦ  
Распространяется бесплатно

## В номере

### ОБЗОР

Сизоненко Т.А. Современные представления о структуре эктомикоризных ассоциаций ... 2

### НАУЧНЫЕ СТАТЬИ

Кочанов С.К., Минеев О.Ю., Минеев Ю.Н., Накул Г.Л.  
Экология сизой чайки (*Larus canus heinei* Homeyer, 1853) на европейском северо-востоке России ..... 15

Селиванова Н.П., Естафьев А.А., Велегжанинов И.О., Шадрин Д.М., Пылина Я.И.  
Генетический полиморфизм пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) на территории Республики Коми по данным ISSR-анализа ..... 22

Рафиков Р.Р. Фенетическое разнообразие популяций верховки обыкновенной *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) крупных речных систем европейского северо-востока России ..... 30

Мигловец М.Н., Загирова С.В., Гончарова Н.Н., Михайлов О.А.  
Суммарная эмиссия метана на крупнобугристом болоте крайнесеверной тайги в теплый период года ..... 34

Сенькина С.Н. Водный потенциал ассимиляционного аппарата хвойных как мера активности и состояния воды в растениях ..... 39

Щемелинина Т.Н., Анчугова Е.М., Гуркина А.Н., Лаптева Е.М.  
Моделирование разложения нефтепродуктов в почве с помощью микробных консорциумов ..... 45

### ХРОНИКА, СОБЫТИЯ, ФАКТЫ

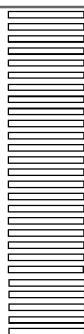
Кузнецова Е.Г. Исмаил Сыддыкович Хантимер. 120 лет со дня рождения ..... 51

Плюснина С.Н., Загирова С.В. Геннадий Михайлович Козубов. 90 лет со дня рождения ..... 53

Кочанов С.К., Селиванова Н.П., Королев А.Н. Ученый. Учитель. Человек. Памяти Алексея Александровича Естафьева ..... 58

С 2016 г. издается четыре раза в год.

Издается  
с 1996 г.



Главный редактор: д.б.н. С.В. Дегтева

Заместители главного редактора: д.б.н. Е.В. Шамрикова, чл.-корр. РАН А.А. Москалев

Ответственный секретарь: Л.Я. Огородовая

Редакционная коллегия: д.т.н. Т.Я. Ашихмина, д.б.н. В.В. Володин, д.б.н. Т.К. Головки, д.б.н. М.М. Долгин, к.б.н. В.В. Елсаков, д.б.н. С.В. Загирова, д.б.н. В.Г. Зайнуллин, к.б.н. К.С. Зайнуллина, к.б.н. А.Б. Захаров, к.х.н. Б.М. Кондратенко, к.б.н. С.К. Кочанов, д.б.н. А.Г. Кудяшева, к.б.н. Е.М. Лаптева, к.б.н. Е.Н. Патова, к.б.н. И.Ф. Чадин, к.б.н. Т.П. Шубина, к.б.н. И.И. Шуктомова

Компьютерный дизайн и стилистика: Р.А. Микушев

Компьютерное макетирование и корректура: Е.А. Волкова

УДК 581.557.24

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРЕ ЭКТОМИКОРИЗНЫХ АССОЦИАЦИЙ****Т.А. Сизоненко***Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар  
E-mail: [tvor.83@mail.ru](mailto:tvor.83@mail.ru)*

**Аннотация.** В обзоре представлены основные результаты классических и современных исследований структуры эктомикориз. Рассмотрены морфо-анатомическое строение, основные функции эктомикориз. Также изложена проблема влияния эктомикориз на состав сообщества и сукцессионные процессы.

**Ключевые слова:** эктомикориза, микобионт, особенности морфо-анатомической структуры, функции микориз, сукцессии микориз

**Введение**

Тесная физиологическая, структурная и экологическая связь с грибами-микоризообразователями с формированием особых структур – эктомикориз – дает деревьям возможность доминировать в растительном покрове на обширных площадях бореальной зоны и является важной как для отдельных особей, так и для экосистем в целом. Направления исследований, посвященные эктомикоризам, весьма разнообразны. Микоризы изучают практически во всех разделах биологии на разных уровнях – начиная от молекулярного и заканчивая экосистемным. В данном обзоре представлена часть имеющихся в литературе сведений об основных функциях микориз, морфо-анатомической структуре, составе сообществ грибов-микоризообразователей и сукцессионных процессах.

**Общие сведения о микоризных симбиозах**

Термин «микориза» ввел А.В. Frank в 1885 г. для обозначения морфолого-анатомических структур, возникающих в корнях высших растений при их сожительстве с грибами (Frank, 2005). Он же разделил микоризы на эндо- и эктомикоризы в зависимости от того, где в корне растения концентрируются гифы гриба. Согласно И.В. Каратыгину (1993), микориза – это эволюционно сложившаяся между корнями высших растений и грибами, а также нередко с прокариотами, трофоценогическая, структурно оформленная ассоциация, в которой перечисленные организмы воспроизводятся и сосуществуют в физиологически и экологически взаимозависимом состоянии и в отношениях, называемых мутуалистическим симбиозом. Различают семь типов микориз: арбускулярная, эктомикориза, эктэндомикориза, арбутоидная, монотропидная, эрикоидная и орхидная микориза. Наиболее древним типом симбиоза считают арбускулярные микоризы, возникновение которых относят ко времени выхода растений на сушу (450-500 млн. лет назад) (Cairney, 2000).

Микоризы характерны для большинства современных филогенетических групп растений. Они образуются у 82% наземных растений, найдены у некоторых водных растений (Brundrett, 2002). Гаметофиты у псилотовых и плауновидных, а также спорофиты плауновидных являются облигатными микотрофами (Каратыгин, 1993). В литературе описаны микоризы спорофитов и гаметофитов папоротниковидных растений (Symbiotic fungal..., 2000). Показано, что в ассоциации с грибами вступают около 90% хвощевидных, образуя при этом арбускулярные микоризы (Vesicular-arbuscular..., 1985). Давно известно (Каратыгин, 1993), что микоризы образуют все голосеменные, а также подавляющая часть однодольных (75%) и двудольных (90%) цветковых растений. В целом, микориза как биологическое явление обнаружена более чем у 250 тыс. видов растений нашей планеты. Из них 200 тыс. видов формируют арбускулярные микоризы, для 6 тыс. характерны эктомикоризы, около 35 тыс. видов образуют орхидные микоризы и более чем у 3 тыс. видов обнаружены эрикоидные микоризы. По последним данным (Mycorrhizal ecology..., 2015; Tedersoo, 2017), на Земле насчитывается около 50 тыс. видов растений, не образующих микоризу.

Интенсивность микоризообразования в пределах одной таксономической группы может меняться в зависимости от условий произрастания растения. Например, водные растения часто являются безмикоризными, но при понижении уровня влажности вступают в симбиотические отношения с грибами.

На суше немикоризные растения преобладают в переувлажненных и нарушенных местообитаниях. Пионерные растения обычно безмикоризны, а микотрофными они становятся позже, когда восстанавливается поврежденный мицелий (Brundrett, 1991). Растения в агроценозах обычно колонизированы микобионтами в меньшей степени, чем в природных местообитаниях. Как правило,

безмикоризное состояние у растений коррелирует с травянистой жизненной формой, наличием большого числа корневых волосков и укороченным жизненным циклом, когда микориза не успевает сформироваться или невыгодна растению (Каратыгин, 1993).

Практически все древесные растения являются облигатно микотрофными в связи с замедленным по сравнению с травами метаболизмом (Каратыгин, 1993). Среди деревьев и кустарников полностью безмикоризны только виды семейства Proteaceae, распространенные в южном полушарии. Для этих растений характерны «щетковидные» корни – плотные скопления латеральных корней до 2 см в длину. Среди трав микоризы не выявлены у первичноводных растений (семейства частуховые, шейхцериевые и рдестовые), насекомоядных, растений-паразитов и полупаразитов. Многие эпифиты не образуют микоризы, однако у некоторых из них отмечены арбускулярные, орхидные или эрикоидные микоризы (Brundrett, 2002). Галофиты также обычно не вступают в симбиоз с грибами, однако для некоторых видов данной экологической группы в литературе описано образование арбускулярных микориз (Brundrett, 1991). Среди покрытосеменных немикоризное состояние преобладает у представителей семейств Brassicaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Commelinaceae, Papaveraceae и Polygonaceae. Ранее также отмечалось безмикоризное состояние у 74% видов семейства Сурегасеае. Однако в настоящее время у многих видов рода Carex обнаружены арбускулярные микоризы, а некоторые представители рода Kobresia образуют эктомикоризы (Specialized cheating..., 2003; Muthukumar, 2004; Ammarellou, 2008; Веселкин, 2014).

Безмикоризность растений связана с действием комплекса факторов окружающей среды, а также с физиологическими и биохимическими особенностями растений. Например, вторичные метаболиты крестоцветных подавляют образование микоризы не только у представителей этого семейства, но и у видов, растущих по соседству. Эти вещества часто бывают летучими и обладают фунгицидной, антибиотической, аллелопатической и инсектицидной активностью (Differences in glucosinolate..., 2000). Однако во многих случаях причины отсутствия микориз у растений до сих пор неизвестны.

Микоризы представлены во всех биомах земного шара. Распределения разных типов микориз в различных эколого-фитоценологических условиях зависит от того, какие растения преобладают на данных конкретных территориях. Так, эрикоидные микоризы, которые образуются у кустарничков, преобладают в сообществах тундровой зоны, в которых кустарнички обычно являются доминирующей жизненной формой. В лесах умеренных широт, а также в некоторых тропических

лесных массивах доминируют эктомикоризы, образующиеся у древесных растений. В луговых сообществах умеренной зоны, саваннах, пустынях и тропических лесах соответственно наибольшая доля среди микориз приходится на арбускулярные микоризы трав. В целом, в растительных сообществах практически всех природных зон обычно представлен полный спектр форм и типов микориз (Селиванов, 1981; Мухин, 2004).

#### Фито- и микобионты эктомикориз

В историческом плане возникновение эктомикориз ученые относят к карбону-триасу (345-225 млн. лет до н.э.) и связывают с появлением древних голосеменных растений и формированием лесных почв современного облика (Каратыгин, 1993). В настоящее время растения, образующие эктомикоризы, доминируют в растительном покрове бореальной зоны (семейство Pinaceae), в подзоне хвойно-широколиственных лесов и зоне тропических лесов (виды семейства Fagaceae). Эктомикоризы характерны для всех видов семейства Dipterocarpaceae (Taylor, 2005) и для тропических видов подсемейства цезальпиниевые семейства бобовые (Alexander, 1989). Данный тип микоризного симбиоза обнаружен у некоторых покрытосеменных кустарничков (виды родов Dryas и Helianthemum) и трав – *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre и *Kobresia myosuroides* (Vill.) Friori. Некоторые растения обладают способностью факультативно образовывать и эктомикоризы, и арбускулярные микоризы. Это представители семейства Myrtaceae (Jones, 1998) и Salicaceae (Lodge, 1990), а также ряд видов семейства Dipterocarpaceae. Считается, что факультативная форма образования эктомикориз связана с травянистой или кустарниковой формой жизни, а также способностью к фиксации азота (Tedersoo, 2017).

Эктомикоризы характеризуются высоким разнообразием грибных симбионтов. В настоящее время для этого типа микориз обнаружено около 25 тыс. видов грибов, в основном базидио- и аскомицетов (Rinaldi, 2008). С тех пор, как начали применять более современные методы исследования, количество информации о видовой принадлежности грибов стало возрастать. Ранее показателем эктомикоризного статуса считалось присутствие плодовых тел. В дальнейшем стали использовать морфологический анализ эктомикориз (Agerer, 1987-2012), а затем и молекулярные методы.

В первых молекулярных исследованиях (Mitochondrial DNA..., 1991; Henrion, 1992; Gardes, 1993; Inter- and intraspecific..., 1997) для определения грибного симбионта использовали метод анализа полиморфизма длины рестрикционных фрагментов (RFLP) в применении к участку внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) неиз-

вестных микориз. Однако сравнение рестрикционных профилей, полученных в разных исследованиях, было сопряжено с трудностями из-за неточной оценки размера фрагмента и значительной внутривидовой изменчивости. Более высокая точность в оценке размера может быть достигнута путем мечения концевых фрагментов и их определения с помощью автоматического секвенатора. Был предложен метод TRFLP, который также упрощает полученные профили и дает возможность анализа смеси эктомикоризных грибов. Метод TRFLP был применен для изучения эктомикоризных грибов в почве (Dickie, 2002; Koide, 2005), однако было выявлено, что он может приводить к возникновению артефактов при исследовании сложных сообществ (Avis, 2006).

Отдельные таксоны или генотипы грибов можно исследовать с использованием специфичных ДНК-зондов (Marmeisse, 1992; Bruns, 1993). Однако в настоящее время это направление развивается медленно, несмотря на его перспективность, показанную на примере изучения бактериальных сообществ (High-density microarray..., 2002).

Далее основным инструментом исследователей эктомикориз стал непосредственный анализ последовательности ДНК. Выделив ДНК из гербарных образцов известных видов грибов, T. Bruns с соавторами (A sequence database..., 1998) создали базу данных для последовательностей небольшого участка митохондриальной рРНК большой субъединицы 80 родов гименомицетов, являющихся широко распространенными эктомикоризными родами грибов. Филогенетические исследования с использованием ядерной рРНК большой субъединицы позволили создать обширную базу данных по эктомикоризным и сапротрофным базидиомицетам (One hundred..., 2002). Накопление последовательностей ITS по данным филогенетических и экологических работ способствовало более точному выявлению многих групп эктомикоризных грибов. Обновляемый набор последовательностей ITS эктомикоризных грибов из гербариев содержит база данных UNITE (<http://unite.ut.ee>) (UNITE: a database..., 2005).

Благодаря использованию молекулярных методов стало возможным решение многих таксономических проблем, связанных с основными родами грибов. Так, например, была пересмотрена филогения рода *Rhizopogon*, образующего подземные плодовые тела (Biology of the ectomycorrhizal..., 2002), сделан филогенетический анализ рода *Sebacina*, некоторые представители которого помимо образования эктомикориз участвуют в симбиозах с вересковыми (Culturing and direct..., 2003) и орхидными (Symbiotic germination..., 2002), а также с печеночными мхами (Heterobasidiomycetes..., 2003). С помощью методов, основанных на изучении ДНК, было выявлено боль-

шое количество таксонов, ранее не отмеченных в качестве эктомикоризных. Среди них можно выделить порядок *Sebacinales*, принадлежащий к гетеробазидиомицетам (*Sebacinales: a hitherto...*, 2004), и ряд гомобазидиомицетов с ресупинантными плодовыми телами, среди которых особенно выделяются роды *Tomentella* и *Tomentellopsis* (*Diversity...*, 2000).

Применение молекулярных методов позволило выяснить филогенетическое положение аскомицетных грибов, которые также являются эктомикоризными. Например, была определена филогения космополитного, часто доминантного эктомикоризного аскомицета *Cenococcium geophilum* Fr., функции которого не выяснены до конца до настоящего времени, хотя известно, что встречаемость этого вида увеличивается в эктомикоризном сообществе в засушливых условиях (Pigott, 1982). К аскомицетным эктомикоризным грибам относятся представители порядка *Pezizales*. Наиболее известны из них трюфели (род *Tuber*), которых насчитывается более 100 видов и некоторые из них имеют высокую пищевую ценность (Pacioni, 1999). В результате молекулярных исследований эктомикоризных окончаний в Северной Европе к списку предполагаемых симбионтов эктомикориз недавно были добавлены роды *Geopora*, *Trichophaea*, *Helvella*, *Pachyphloeus*, *Peziza* и *Sarcosphaera* (*Molecular and morphological...*, 2006). Продолжаются молекулярные исследования в том числе и методами высокопродуктивного секвенирования по выделению грибов из почвы и стареющих частей эктомикоризных корней, хотя они содержат большое количество химер и артефактных последовательностей рДНК, которые не могут быть секвенированы методом Сэнгера (*Genomics...*, 2016).

Считается, что растение-партнер в эктомикоризном симбиозе обладает низким уровнем специфичности, поскольку один вид растений может быть ассоциирован с тысячами видов грибов. Это необходимо для увеличения вероятности встречи растения с подходящим партнером-симбионтом. Кроме того, ассоциация с видами грибов, различными по своей физиологии, может обеспечить растениям доступ к более широкому набору питательных элементов в почве (Molina, 1992). Поэтому примеров высокоспецифичного симбиоза в природе немного. Одним из таких примеров среди растений-партнеров является род *Alnus*, виды которого вступают в симбиотические отношения не более чем с 40 видами грибов (*Revisiting ectomycorrhizal...*, 2009). Со стороны микобионтов такая специфичность обнаружена у некоторых видов рода *Lactarius*. *Lactarius salmonicolor* R. Heim & Leclair вступает в микоризные ассоциации только с *Abies alba* Mill., *L. deterrimus* Groger – с *Picea abies*, *L. blennius* (Fr.) Fr. – с *Fagus sylvatica* L., *L. quietus* (Fr.) Fr. – с *Quercus*

*robur* L. (Oberwinkler, 1999). Виды семейства Suillaceae образуют микоризы только с растениями семейства Pinaceae. Так, *Suillus pungens* Thiers & A.H. Sm. встречается исключительно с двумя видами североамериканских сосен – *Pinus maricata* D. Don и *P. radiata* D. Don, при этом микобионт образует большое количество плодовых тел, занимая малую часть эктомикоризного корня (Gardes, 1996). Возможные преимущества и недостатки симбиоза с участием видов семейства Suillaceae нуждаются в дальнейшем изучении. Предположение, что такая специфичность, возможно, связана с потреблением углерода, не доказано, и даже, наоборот, опровергается научными исследованиями (Rhizorogon..., 1999). Давно известно (Лобанов, 1971), что пионерные виды древесных растений (роды *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Populus* и *Salix*) более специфичны по отношению к микобионтам, чем растения поздних стадий сукцессии (*Abies*, *Fagus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Qercus*). Вероятно, это связано с усилением развития грибного мицелия в отсутствие конкуренции со стороны других видов грибов (Molina, 1992).

#### Формирование эктомикоризы и ее структура

Основные фундаментальные представления о морфо-анатомической структуре микориз растений были сформулированы исследователями в 70-90-х гг. XX в. Почти все растения, формирующие эктомикоризы, относятся к многолетним древесным жизненным формам. Эктомикоризы формируются на корнях последнего порядка, обозначаемых как сосущие или поглощающие корни, иногда – на ростовых корнях медленного роста (Лобанов, 1971; Селиванов, 1981). У микоризных корней отсутствуют корневые волоски, они утолщены, ветвятся, иначе окрашены, нежели безмикоризные или проводящие корни, на поверхности таких корней имеются гифальные образования различной структуры (Шемаханова, 1962; Лобанов, 1971; Селиванов, 1981). Эктомикоризный корень характеризуется наличием трех структурных составляющих: грибного чехла на поверхности корня, гиф, растущих внутрь между клетками коры корня – сети Гартига, и системы растущих наружу гиф – свободного мицелия, которая соединяется с почвой и плодовыми телами грибов, образующих эктомикоризы (рис. 1-3).

Анатомические черты строения чехла и отходящего от него грибного мицелия стабильны на уровне рода гриба. Данные признаки широко используют для характеристики эктомикориз (Agerer, 1987-2012; A manual of concise..., 1998). Отличительной особенностью эктомикоризы является отсутствие внутриклеточных гифальных образований, а их наличие указывает уже на другой тип микориз, называемый эктэндомикоризами. Однако большинство микобионтов эктомикориз способно образовывать внутриклеточные

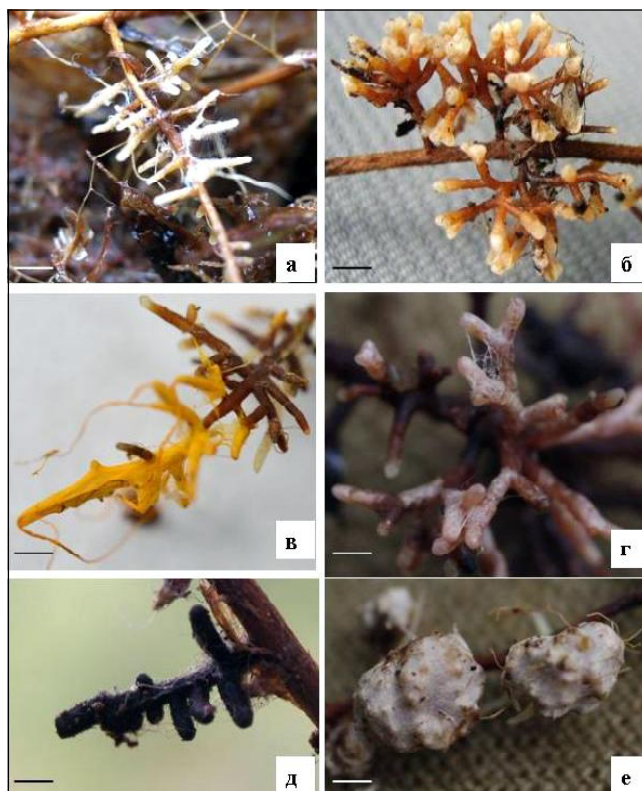


Рис. 1. Внешнее строение эктомикоризных корневых окончаний *Picea obovata* Ledeb. (а, в, д) и *Pinus sylvestris* L. (б, г, е). Бары соответствуют 3 мм (а), 2 мм (б), 2.5 мм (в), 1 мм (д), 2.7 мм (е) (фото автора).

структуры в стареющих корневых окончаниях, и в этом случае гриб будет себя вести как слабый патоген.

У взрослых деревьев в естественных условиях короткие корни первого, второго и последующих порядков, обладающие ограниченным ростом, образуются сезонно, на оси длинных корней неограниченного роста (рис. 2). Эти боковые корни могут быть колонизированы из сети Гартига или из внутреннего слоя чехла длинного корня. В этих случаях колонизирующий гриб будет тем же, что и у родительского корня. Если боковой корень образуется из безмикоризной части длинного корня или у сеянца, возникает возможность колонизации из спор в почве другими видами грибов. Эти явления изучаются в экспериментальных условиях, где сеянцы колонизируют обычно кон-

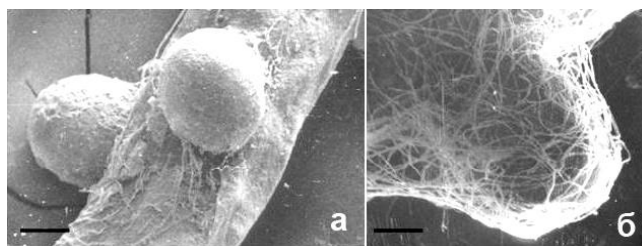


Рис. 2. Поверхность микоризных корневых окончаний *Picea obovata* Ledeb. Бары соответствуют 0.03 мм (а), 0.016 мм (б) (фото А. И. Патова).

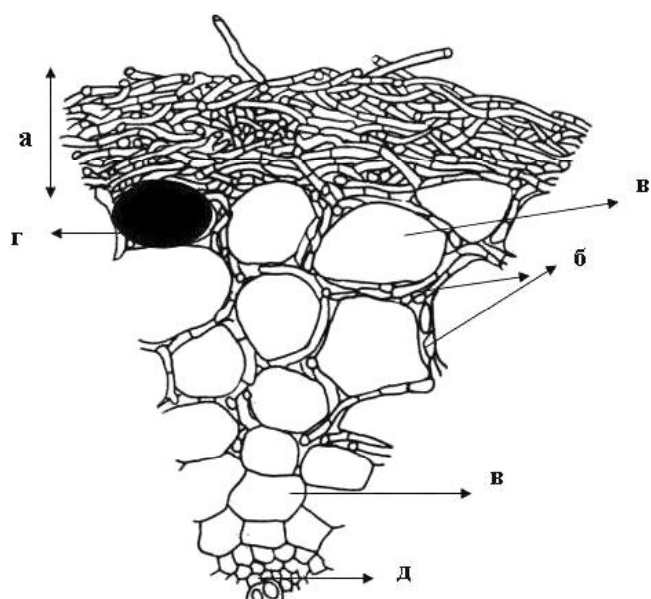


Рис. 3. Схема внутреннего строения эктомикоризы: а – грибной чехол, б – сеть Гартига, в – клетки коры, г – танниновая клетка, д – клетки проводящего цилиндра (из: Селиванов, 1981, с дополнениями).

кретным видом гриба (*Ontogeny of Eucalyptus...*, 1987; Horan, 1990; Malajczuk, 1990).

При контакте с корневыми волосками эктомикоризные гифы способны изменять направление роста в сторону корневой поверхности и частично обволакивать волоски (Massicotte, 1989).

Многие виды деревьев, имеющие микоризные окончания, формируют сложные округлые структуры, в которых микоризы с индивидуальными грибными чехлами объединены под общим чехлом. Эти образования называют клубеньковыми микоризами. Они обнаружены у сосен, псевдотсуги, эвкалиптов и пихты Дугласа (рис. 1е, 4е). Их функция до конца не ясна, однако существует предположение, что они играют запасающую роль (Dell, 1990). Кроме того, были получены косвенные доказательства вероятности азотфиксации в таких системах (Paul, 2007).

Зона контакта между симбионтами играет ключевую роль в функционировании эктомикориз. В этой зоне гифы, проникающие между клетками оси корня, образуют сеть Гартига (рис. 3). Проникновение начинается обычно из внутренней части чехла, иногда оно происходит даже до формирования чехла, как только гифы достигнут поверхности корня (Nylund, 1982).

У большинства покрытосеменных внедрение ограничивается ризодермальным слоем, образуя «ризодермальную» сеть Гартига (Godbout, 1983). Примером могут служить микоризы представителей родов *Alnus*, *Eucalyptus* и *Betula* (рис. 4в). В этом типе различают две разновидности: «параризодермальная» сеть Гартига, где происходит частичное окружение клеток ризодермы, и «периризодермальная», где гифы окружают клетку

полностью (Godbout, 1983). У голосеменных сеть Гартига окружает несколько слоев коровых клеток, иногда достигая эндодермы (рис. 4б). Часть периферических клеток может отмирать в результате отделения их друг друга гифами гриба и нарушения плазмодесменных контактов между клетками (Чумак, 1981; *A structural study...*, 1983). Такие клетки носят название «танниновых» (Gronbach, 1986), их высокое количество указывает на низкую жизнеспособность микоризы (Веселкин, 2004). Коровая сеть Гартига встречается у некоторых покрытосеменных: *Cistus* (Giovannetti, 1982), *Dryas* (Alexander, 1981) и *Populus*. Радиальная элонгация ризодермальных клеток характерна только для микориз с ризодермальной сетью Гартига, что увеличивает площадь поверхности контактной зоны между симбионтами. В случае коровой сети Гартига это достигается за счет большего числа клеток коры, окруженных гифами гриба.

Сеть Гартига образует обширную зону контакта между грибом и растением, но ее биомасса довольно мала по сравнению с наружным чехлом. Она занимает примерно 2-3% от общего объема эктомикоризных корней (Веселкин, 2015), тогда как грибной чехол оценивают в 12-40% объема колонизированного корня (*Mycorrhizal role...*, 1982; Ostonen, 2003; Сизоненко, 2012; Веселкин, 2015).

Один из важных признаков строения грибных чехлов – тип их сложения (Доминик, 1963; Селиванов, 1981; Agerer, 1987-2012). В отечественных работах исследователи часто используют классификацию И.А. Селиванова (1981), основанную на анатомическом строении грибного чехла. Он выделил 20 подтипов грибных чехлов плектенхиматического, псевдопаренхиматического, двойного (комбинированного) и бесструктурного сложения. R. Agerer разработал общепризнанную классификацию эктомикориз, основанную на стабильных, легко распознаваемых признаках грибного чехла и ассоциированных с ним мицелиальных структур (Agerer, 1987-2012; <http://deemy.de>). В классификации учитывается цвет, морфология корня и свободного мицелия. Такой анализ, или «морфотипирование» дополняют сведения об анатомическом строении грибного чехла. Последнее консервативно и зависит от грибного симбионта. Выделяют две основные разновидности структуры: плектенхиматическая (прозенхиматическая), когда в чехле обособлены отдельные гифы (рис. 3), и псевдопаренхиматическая, когда отдельные гифы неразличимы из-за потери ими исходной формы (рис. 4г, д).

R. Agerer выделяет девять типов плектенхиматической (А-И) и семь типов псевдопаренхиматической (Л-С) структуры. Некоторые наиболее важные типы микориз описаны в «Colour atlas of ectomycorrhizae» и могут быть использованы

для идентификации микобионта (Agerer, 1987-2012). Например, один из наиболее часто встречающихся в Европе типов эктомикориз у *Picea abies* (L.) Н. Karst образует гриб *Russula ochroleuca* Fr. Его идентификация возможна на основании таких анатомических признаков, как наличие ярких желто-зеленых участков и угловатых клеток чехла, содержащих желтые гранулы.

Помимо грибного чехла, играющего основную роль в контроле транспорта веществ между симбионтами, и сети Гартига существуют структуры, называемые ризоморфами, функция которых заключается в увеличении площади колонизированного корня, прилегающей к почве. R. Agerer выделяет шесть типов ризоморф с разным строением и типом «разведывательных» стратегий. Им написана обзорная работа, посвященная взаимосвязи между таксономическим положением эктомикоризных грибов, структурными особенностями чехлов, ризоморф и мицелиальных систем (Agerer, 2006). Вопросы, касающиеся свободного мицелия, все более привлекают внимание исследователей, однако его биомасса, вероятно, недооценивается в силу отсутствия надежных методик ее количественного определения. Исследователи оценивают продукцию свободного мицелия в почве от 10-15 до 90-2000 г/м<sup>2</sup>/год (Estimation..., 2001; Mycorrhizal hyphal..., 2006; Measuring external..., 2006), что сопоставимо с данными по продукции мицелия в эктомикоризных корнях – от 10-30 до 600 г/м<sup>2</sup>/год (Fogel, 1979; Mycorrhizal role..., 1982; Nilsson, 2003). В частности, для леса из сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea abies* (L.) Н. Karst) общая масса эктомикоризного мицелия, включающая свободный мицелий и грибные чехлы, была определена как 700-900 кг/га (Estimation of..., 2001). Однако в целом вопрос остается открытым. Необходимо проведение исследований в почвах разного типа и разных растительных сообществах, поскольку особенности микоризообразования в большей степени связаны со средовыми условиями, чем с видовой принадлежностью деревьев (Веселкин, 2013).

Оценить биомассу собственно эктомикоризных корней и долю мицелия в них также довольно сложно, поскольку это физиологически наиболее активная и быстро обновляющаяся часть корневой системы растения. Продолжительность жизни и функционирования микоризных корней разными авторами оценивается по-разному. У ели старение клеток коровой паренхимы в районе сети Гартига начинается в течение двух-трех дней с момента контакта гриба и корня растения. Сроки функционирования коротких корней определяются отрезком времени, в течение которого меристема продолжает формировать новые клетки в дистальной части корня. Стареющие клетки меристемы наблюдали в возрасте 20-85 дней (Dow-

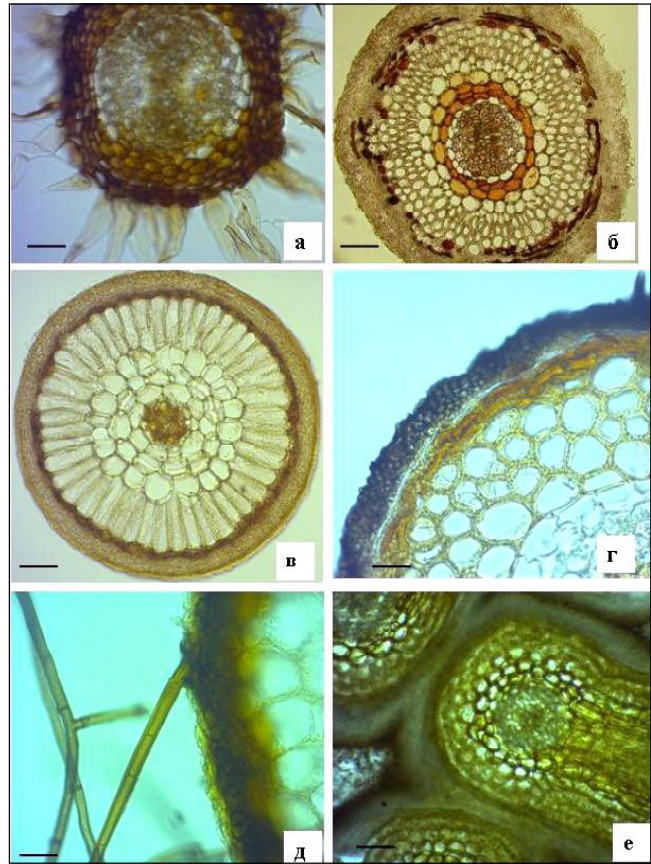


Рис. 4. Внутреннее строение корней древесных растений (бары): а – безмикоризный корень *Pinus sylvestris* L. с корневыми волосками (10 мкм); б – эктомикориза *Larix sibirica* Ledeb. с «коровой» сетью Гартига (10 мкм); в – эктомикориза *Betula pubescens* Ehrh. с «ризомаральной» сетью Гартига (10 мкм); г – эктомикориза *Picea obovata* Ledeb., грибной чехол образован *Tomentella* sp. (20 мкм); д – эктомикориза *Picea obovata* Ledeb., грибной чехол и гифы образованы *Cenococcum geophilum* Fr. (20 мкм); е – «клубеньковая» эктомикориза *Pinus sibirica* Du Tour (10 мкм) (фото автора).

nes, 1992). Однако некоторые стареющие меристемы могут давать повторные вспышки роста, приводящие к формированию новой коры. Так появляются четковидные микоризы (Thomson, 1990). Для *Picea abies* (L.) Н. Karst А.Я. Орлов (1957) показал, что тонкие корни сохраняют свою жизнеспособность в среднем более трех лет, максимальный их возраст – восемь лет (Орлов, 1971). К.С. Бобковой было установлено, что средний возраст тонких корней *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* в чернично-зеленомошных типах леса северной тайги составлял около четырех лет, в менее благоприятных условиях сфагновых лесов – не более трех лет (Бобкова, 1987). Сходные данные были получены при использовании метки <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> у тонких корней *Pinus taeda* L.: период оборота тонких корней составлял около четырех лет (Separation of root..., 1999; Impacts of fine..., 2003). Таким образом, контактные зоны симбионтов в эктомикоризных окончаниях функционируют в пределах нескольких дней или недель,



а продолжительность жизни всей структуры может составлять годы.

#### Основные функции микориз

Основная схема взаимоотношений грибов и растений сводится к следующему: растения снабжают грибы углеводами, а те в свою очередь обеспечивают водное и минеральное питание фитобионтов. От растения к микобионту поступает от 10 до 20% общего количества ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода (John, 1983; In situ..., 2002). В корни углеводы обычно транспортируются из листьев в виде сахарозы, которую микобионты микориз не способны усваивать. На цитоплазматической мембране клеток корня сахароза подвергается гидролизу до фруктозы и глюкозы инвертазами растения (Salzer, 1991; Carbohydrate metabolism..., 2001). Грибы способствуют снабжению растений фосфором и азотом (Шемаханова, 1962; Селиванов, 1981).

Помимо отмеченных выше функций, в многочисленных исследованиях показаны регуляция микоризой фотосинтеза растения (Nylund, 1989), повышение сбалансированности содержания микроэлементов (Шемаханова, 1962; Thomas, 1983), снижение поступления металлов в побеги растений (Wilkinson, 1995), улучшение водоснабжения и повышение засухоустойчивости растения (Шемаханова, 1962; Pigott, 1982), возрастание устойчивости к патогенным организмам (Ritter, 1989).

#### Ризосферная функция микориз

Микориза – это структура, в которой помимо собственно корня растения и микобионта большую роль играют различные ассоциированные с ней организмы. Экссудаты корней содержат большое количество низкомолекулярных органических соединений (аминокислоты, сахара, органические кислоты), привлекающих в корневую зону различные микроорганизмы и создающих в прикорневой зоне специфические условия обитания. Термин «ризосфера» впервые употребил L. Hiltner (Hiltner, 1904 – цит. по: Мирчинк, 1976), заметив резкое увеличение численности микроорганизмов в этой зоне (численность бактерий и грибов увеличивается в ризосфере в 5-20 раз, актиномицетов – в 2-12 раз). Кроме того, ризосфера отличается от окружающей почвы по физико-химическим параметрам: более низкий pH, водный потенциал, повышенная концентрация CO<sub>2</sub> и растворимых углеводов (Garbaye, 1991). Поскольку в микоризе корневая система связана с мицелием почвенных грибов, в 1970-х гг. было предложено использовать понятие «микоризосфера» (Rambelli, 1973 – цит. по: Добровольская, 2002). Микоризосфера состоит из корня, гиф микобионта, ассоциированных с ними микроорганизмов и почвы. Она может быть представлена

как совокупность зон вокруг микоризного корня, которая включает в себя прилегающую почву (микоризосферная почва) и поверхность микоризного корня (микоризоплана) (Микромицеты-колонизаторы..., 2000). Поскольку в образовании микоризосферы принимает участие микобионт, эта зона отличается от ризосферы по своим физическим, химическим и микробиологическим характеристикам в основном за счет образования экстратрикаральных гиф микоризных грибов, которые распространяются в почве на достаточно большие расстояния (Graham, 1988). Микробное сообщество осуществляет процессы перевода сложных питательных веществ в доступное для их поглощения состояние. Ризосферные микроорганизмы играют главную роль в защите от корневых патогенов, участвуют в поддержании структуры почвы и удержании воды и питательных веществ (Varea, 2002). Колонизация микобионтом изменяет метаболизм корней растения-хозяина, а следовательно, количество и состав корневых экссудатов, выделяемых в почву. Грибы-микоризообразователи уменьшают приток корневых экссудатов в ризосферу путем отбора углеводов из клеток корней до того, как они достигнут почвы. В ходе обмена веществами между симбионтами микориз происходит изменение состава сахаров, аминокислот и других органических соединений в корневых экссудатах (Laherte, 1990). Углеводы растения частично переходят в специфичные для грибов соединения, такие как трегалоза, манит, арабит (Soderstrom, 1988).

Микоризосферные сообщества сложны по видовому составу, включают представителей почти всех царств. Взаимодействия микориз с микробными сообществами вызывают большой интерес, так как некоторые микроорганизмы, ассоциированные с микоризой, способны дополнять и поддерживать ее функции, например, азотфиксирующие и растворяющие фосфат бактерии. Поэтому в настоящее время микоризу воспринимают не как симбиоз двух партнеров – гриба и растения, а как мультитрофный симбиотический комплекс, включающий также сопутствующие организмы (Ectomycorrhizal symbiosis..., 2005).

Выделяют пять основных категорий организмов в микоризосфере (Garbaye, 1991).

1. Сапротрофы, которые могут использовать широкий диапазон сложных органических соединений (лигнины, белки, гликопротеины, целлюлоза и др. полисахариды). Они не отличаются от организмов, живущих в почве, могут обитать в лесной подстилке, но более многочисленны в микоризосфере. Обычно они не конкурируют между собой в связи с большой пищевой приспособленностью и не зависят от корня. Однако некоторые из них могут производить антибиотики и/или быстро занимать экологическую нишу в микоризосфере.

2. Специализированные микоризосферные организмы, которые используют простые органические соединения (сахара, аминокислоты, органические кислоты), выделяемые растением и его микобионтом, и поэтому конкурируют между собой. К данным организмам относят некоторые грибы, ризобактерии типа флуоресцентных псевдомонад, бацилл, азоспирилл и др. Некоторые из этих организмов способны усваивать атмосферный азот.

3. Болезнетворные микроорганизмы корня. Эти организмы строго биотрофны, проникают через ткани корня и характеризуются сложными взаимоотношениями, так как их жизненный цикл проходит снаружи и частично внутри корня. Они являются причиной повреждения корней, изменяя их абсорбирующую функцию, и находятся в конкуренции с другими микоризосферными организмами. В данную группу включают некоторые бактерии, но главным образом грибы родов *Phytium*, *Fusarium* и *Rhizoctonia*, являющиеся патогенами.

4. Симбионты корня – это биотрофные микроорганизмы с жизненным циклом внутри и вне корня. Они выгодны растению, так как усваивают атмосферный азот, доставляют воду, минеральные и ростовые вещества подобно микоризным грибам. Симбионты корня являются специализированными микроорганизмами, использующими простые молекулы, которыми их обеспечивает растение. Отличаются высокой конкуренцией.

5. Хищники. Данная группа включает различные организмы (простейшие, нематоды, клещи, коллемболы и другие насекомые), которые питаются микроорганизмами, уменьшая их численность.

Микоризосфера оказывает влияние на структуру почвы и на микро-, и на макроскопическом уровне. Некоторые эктомикоризные грибы могут образовывать экстраметрические разветвленные мицелиальные тяжи, которые пронизывают почву и лесную подстилку на расстоянии до 40 см и более. Другие формируют плотные мицелиальные маты в лесной подстилке (Bowen, 1994). Эти структуры способны значительно изменять условия местообитания и активность микроорганизмов почвы и лесной подстилки благодаря наличию комплекса экзоферментов и разнообразных вторичных метаболитов. Корни и грибы-микоризообразователи также участвуют в переносе веществ на значительные расстояния в вертикальном и горизонтальном направлениях.

Мнения разных исследователей по поводу присутствия в микоризосфере тех или иных физиологических групп бактерий довольно противоречивы. Некоторые исследователи считают, что на разных стадиях сукцессии функционируют разные микроорганизмы, участвующие как в дест-

рукции растительных остатков, так и в процессах, связанных с круговоротом азота, углерода и других элементов в биоценозах. Кроме того, один и тот же организм способен участвовать в разных физиологических, часто противоположных по направленности процессах – аммонификации и азотфиксации, нитрификации и денитрификации, поэтому разделение бактериальных сообществ по принципу физиологических групп в микоризосфере не имеет смысла (Добровольская, 2002).

### Сукцессии эктомикориз

#### и сообществ эктомикоризных грибов

В природных условиях существуют различия между группами грибов, способных колонизировать корни деревьев в пионерных или нарушенных местообитаниях, и группами микобионтов, колонизирующих сеянцы в ненарушенных лесных сообществах. Важной чертой биологии грибов, колонизирующих растения в нарушенных местообитаниях, является способность образовывать микоризы из спор. S. Visser (Visser, 1995) изучала смену морфотипов эктомикориз на корнях, а также образование грибами плодовых тел в разновозрастных лесах из *Pinus banksiana* Lamb. (6, 41, 65 и 121 год), возникших в результате естественного возобновления сосняков после пожаров. Ею показано, что грибы начальных стадий сукцессии, например, *Thelephora terrestris* Ehrh., в ходе развития лесного сообщества сменялись, но не замещались полностью видами, более характерными для поздних стадий сукцессии (виды родов *Cortinarius*, *Lactarius*, *Russula* и *Tricholoma*). Кроме того, были обнаружены виды грибов, не являющиеся доминантами ни на одной из стадий, например, *Inocybe* spp., *Suillus brevipes* (Peck) Kuntze, *Cenococcum geophilum* Fr. Выявлено, что структура грибных сообществ усложняется в период с шестого по 41 год сукцессии. При этом полного исчезновения каких-либо видов и замещения их другими не происходит. Далее с возрастом структура и видовой состав сообществ эктомикоризных грибов стабилизируются. Наибольшее разнообразие эктомикоризных грибов отмечено в древостоях в возрасте 20-40 лет, когда запас лесной подстилки максимален (Last, 1987). В связи с этим создаются наиболее благоприятные условия для плодоношения эктомикоризных грибов (Species richness..., 2002). Для молодняков характерна быстрая (5-10 лет) смена доминирующих видов-симбиотрофов (Шубин, 2000). С возрастом продуктивность сообщества снижается и уменьшается видовое разнообразие и активность плодоношения микобионтов.

Все морфотипы микориз, обладающие высоким обилием в сообществе возрастом 41 год, присутствовали и в сообществах возраста 65 и 112 лет. S. Visser считает, что наиболее вероятной

причиной изменений в составе грибных сообществ является изменение характера распределения углерода по мере развития деревьев *Pinus banksiana* Lamb., хотя микоризные корни этого дерева находятся преимущественно в минеральной почве под органическим горизонтом (Visser, 1995).

На примере сосновых лесов Северной Америки было показано, что сеянцы сосны, вырастающие после лесного пожара, были колонизированы исключительно грибами видов семейства Suillaceae (*Rhizopogon subcaerulescens* A.H. Sm., *R. ochraceorubens* A.H. Sm. и *Suillus pungens* Thiers & A.H. Sm.). Сеянцы того же возраста в лесном сообществе, не затронутом пожаром, состояли в симбиозе с большим числом видов грибов, среди которых наиболее часто встречались виды родов *Russula* и *Amanita* (A sequence database..., 1998). Полученные данные свидетельствуют о том, что грибы семейства Suillaceae способны сохраняться в виде спор после пожара и колонизировать корни, что затем было подтверждено экспериментально (Taylor, 1999).

Существуют работы, показывающие, что нет связи между частотой встречаемости и обилием плодовых тел и эктомикориз. Так, в исследовании M. Gardes и T. Bruns (Gardes, 1996) показано, что в сообществах из *Pinus muricata* несмотря на доминирование в эктомикоризных корневых окончаниях видов родов *Russula*, *Boletus* и *Tomentella* их плодовые тела не были обнаружены в течение четырехлетнего периода наблюдений. *Suillus pungens* Thiers & A.H. Sm., образуя большое количество плодовых тел в том же фитоненозе, в эктомикоризах присутствовал в незначительном количестве. Причины таких несоответствий выяснены не до конца. В данной работе предполагают, что *Suillus pungens* несмотря на низкое обилие в эктомикоризах формирует большое количество плодовых тел благодаря наиболее эффективному транспорту углерода между растением и грибом, поскольку является узкоспециализированным видом для этого вида сосны.

Предположительной причиной изменений видового состава грибных сообществ эктомикориз в сукцессиях является изменение количества углерода, поступающего к микобионту от растения. Для образования большого количества плодовых тел и развитой мицелиальной сети требуется достаточно большое количество углерода, поэтому грибы поздних стадий сукцессии, такие как *Lactarius pubescens* Fr., не способны колонизировать стерильные сеянцы первого года жизни (Gibson, 1988). В ненарушенных сообществах грибы поздних стадий сукцессии могут образовывать микоризы у сеянцев, но только вблизи старых деревьев, микоризованных этими видами посредством мицелиальных тяжей (Шубин, 1990; Bowen, 1994).

Исследования круговорота углерода в разных участках корневой системы стали теоретически возможны при использовании метки  $^{14}\text{CO}_2$ , но на данный момент такие работы не опубликованы и вопросы, связанные с перемещением углерода в микоризах, остаются открытыми.

### Заключение

Облигатная микотрофность – важнейшее биологическое и экологическое свойство древесных растений, которое позволяет им доминировать на огромных пространствах лесной зоны. Микобионты эктомикориз, обладая высокой биомассой и высоким уровнем видовой разнообразия, являются доминирующей группой организмов в лесных почвах. Вступление в симбиотические взаимодействия позволяет фито- и микобионтам эктомикориз эффективно преодолевать действие многих лимитирующих факторов, что расширяет адаптивные возможности партнеров, позволяет им осваивать разнообразные местообитания, занимать ключевые позиции в сообществах.

В настоящее время в рамках направления, изучающего эктомикоризы, можно выделить ряд более специализированных областей исследований (по: Веселкин, 2013).

1. Установление микоризного статуса видов растений, потенциально способных к формированию эктомикоризы.

2. Идентификация (визуально) состава эктомикоризных грибов, биогеография грибов.

3. Идентификация (молекулярно-генетическими методами) состава эктомикоризных грибов на корнях растений или в почве, изучение экологии и структуры сообществ эктомикоризных грибов.

4. Изучение физиологических, генетических, регуляторных, сигнальных механизмов, лежащих в основе формирования эктомикоризного симбиоза.

5. Изучение уровней и механизмов устойчивости эктомикоризных растений к неблагоприятным экологическим условиям, в том числе антропогенным.

6. Изучение ценотических и экосистемных эффектов, сопровождающих формирование эктомикориз: определение роли эктомикоризных взаимодействий в создании первичной и вторичной продукции в экосистемах, в процессах деструкции и дыхания, в круговоротах биогенных элементов, в формировании состава фитоценозов.

7. Изучение механизмов регуляции эффективности симбиоза – поиск оптимальных сочетаний видов симбионтов и условий их культивирования в различных прикладных целях.

Выражаю благодарность ведущему инженеру-электронику отдела лесобиологических проблем Севера А.И. Патову за техническое обеспечение работы на электронном микроскопе и сделанные фотографии.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобкова, К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока / К. С. Бобкова. – Ленинград : Наука, 1987. – 156 с.
- Веселкин, Д. В. Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината / Д. В. Веселкин // Экология. – 2004. – № 2. – С. 90–98.
- Веселкин, Д. В. Морфологическая изменчивость и адаптивное значение эктомикориз хвойных (*Pinaceae* Lindl.) : дис. ... доктора биологических наук : защищена 23.04.2013 / Д. В. Веселкин. – Екатеринбург : ИЭРиЖ Уро РАН, 2013. – 489 с.
- Веселкин, Д. В. Соотношение объемов гриба и древесных тканей в эктомикоризных корнях хвойных / Д. В. Веселкин // Лесоведение. – 2015. – № 2. – С. 140–146.
- Веселкин, Д. В. Способность к микоризообразованию видов рода *Carex* (Cyperaceae): анализ опубликованных данных / Д. В. Веселкин, М. А. Конопленко, А. А. Бетехтина // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 4 (16). – С. 26–35.
- Добровольская, Т. Г. Структура бактериальных сообществ почв / Т. Г. Добровольская ; отв. ред. Д. Г. Звягинцев. – Москва : Академкнига, 2002. – 280 с.
- Доминик, Т. Классификация микориз / Т. Доминик // Микориза растений / под ред. Н. В. Лобанова. – Москва : Издательство сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов, 1963. – С. 245–261.
- Каратыгин, И. В. Коэволюция грибов и растений / И. В. Каратыгин ; отв. ред. Н. С. Голубкова. – Санкт-Петербург : Гидрометиздат, 1993. – 115 с.
- Лобанов, Н. В. Микотрофность древесных растений / Н. В. Лобанов. – Москва : Лесная промышленность, 1971. – 216 с.
- Микромицеты-колонизаторы микоризосферы *Picea abies* (L.) Karst. / Н. Д. Нугаева, Е. В. Лебедева, Д. М. Иванов, Е. Г. Веденяпина, А. Е. Коваленко // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность : труды международной конференции, 24–28 апреля 2000 г., Санкт-Петербург. – Санкт-Петербург, 2000. – С. 216–219.
- Мирчинк, Т. Г. Почвенная микология / Т. Г. Мирчинк ; ред. М. В. Горленко, Д. Г. Звягинцев. – Москва : МГУ, 1976. – 206 с.
- Мухин, В. А. Эволюционное и экологическое значение микоризных ассоциаций / В. А. Мухин, Д. В. Веселкин // Ученые записки НТГСПА: материалы VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» / отв. ред. Т. В. Жуйкова. – Нижний Тагил, 2004. – С. 86–94.
- Орлов, А. Я. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Link) в естественных условиях / А. Я. Орлов // Ботанический журнал. – 1957. – Т. 42, № 8. – С. 1172–1181.
- Орлов, А. Я. Почвенная экология сосны / А. Я. Орлов, С. П. Кошельков ; отв. ред. В. Н. Мина. – Москва : Наука, 1971. – 324 с.
- Селиванов, И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И. А. Селиванов ; отв. ред. Т. А. Работнов. – Москва : Наука, 1981. – 232 с.
- Сизоненко, Т. А. Сезонная динамика строения эктомикориз *Picea obovata* в средней тайге / Т. А. Сизоненко, С. В. Загирова // Экология. – 2012. – № 2. – С. 102–105.
- Чумак, Н. Ф. Микоризы, образуемые грибами рода *Suillus* у сосны обыкновенной / Н. Ф. Чумак // Микология и фитопатология. – 1981. – Т. 15, вып. 3. – С. 202–207.
- Шемаханова, Н. М. Микотрофия древесных пород / Н. М. Шемаханова ; отв. ред. Е. Н. Мишустин. – Москва : АН СССР, 1962. – 375 с.
- Шубин, В. И. Макромицеты-симбиотрофы лесных фитоценозов таежной зоны и их использование / В. И. Шубин ; отв. ред. Б. А. Томилин. – Ленинград : Наука, 1990. – 197 с.
- Шубин, В. И. Об особенностях пространственного и временного появления базидиом макромицетов-симбиотрофов / В. И. Шубин // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность : труды международной конференции, 24–28 апреля 2000 г., Санкт-Петербург. – Санкт-Петербург, 2000. – С. 279–281.
- A manual of concise description of North American ectomycorrhizae / D. Goodman, D. Durall, T. Trofymow, S. Berch // Mycorrhiza. – 1998. – Vol. 8. – P. 57–59.
- A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis / T. D. Bruns, T. M. Szaro, M. Gardes, K. W. Cullings, J. J. Pan, D. L. Taylor, T. R. Horton, A. Kretzer, M. Li, Y. Garbelotto // Molecular Ecology. – 1998. – Vol. 7. – P. 257–272.
- A structural study of the interaction between the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* and *Pinus strobus* roots / Y. Piche, R. L. Peterson, M. J. Howarth, J. A. Fortin // Canadian Journal of Botany. – 1983. – Vol. 61, N 4. – P. 1185–1193.
- Agerer, R. Colour atlas of ectomycorrhizae / R. Agerer ; ed. R. Agerer. – Einhorn-Verlag, Schwabisch Gmund. – 1987–2012. – Vol. 1–15.
- Agerer, R. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae / R. Agerer // Mycological Progress. – 2006. – Vol. 5. – P. 67–107.
- Alexander, I. J. Light microscopy of ectomycorrhizas using glycol methacrylate / I. J. Alexander, W. L. Bigg // Transaction of the British Mycological Society. – 1981. – Vol. 77. – P. 425–429.
- Alexander, I. J. Mycorrhizas in tropical forests / I. J. Alexander // Mineral Nutrients in tropical forest and savanna ecosystems / ed. J. Proctor. – Oxford : Blackwell Scientific Publications, 1989. – P. 169–188.
- Ammarellou, A. Mycorrhiza between *Kobresia bellardii* (All.) Degel and *Terfezia boudieri* Chatin / A. Ammarellou, H. Saremi // Turkish Journal of Botany. – 2008. – Vol. 32 (1). – P. 17–23.
- Anatomical aspects of field ectomycorrhizas on *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) and *Kobresia bellardii* (Cyperaceae) / H. B. Massicotte, L. H. Melville, R. L. Peterson, D. L. Luo-ma // Mycorrhiza. – 1998. – Vol. 7. – P. 287–292.
- Avis, P. G. A «dirty» business: testing the limitations of terminal restriction fragment length polymorphism (TRFLP) analysis of soil fungi / P. G. Avis, I. A. Dickie, G. M. Mueller // Molecular Ecology. – 2006. – Vol. 15. – P. 873–882.
- Barea, J.-M. Mycorrhizosphere interaction to improve plant fitness and soil quality / J.-M. Barea, R. Azcon, C. Azcon-Aguilar // Antonie van Leeuwenhoek. – 2002. – Vol. 81. – P. 343–351.
- Biology of the ectomycorrhizal genus *Rhizopogon*. VI. Re-examination of infrageneric relationships inferred from phylogenetic analyses of ITS sequences / L. C. Grubisha, J. M. Trappe, R. Molina, J. W. Spatafora // Mycologia. – 2002. – Vol. 94. – P. 607–619.
- Bowen, G. D. The ecology of ectomycorrhiza formation and functioning / G. D. Bowen // Plant and Soil. – 1994. – Vol. 159. – P. 61–67.
- Brundrett, M. C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants / M. C. Brundrett // New Phytologist. – 2002. – Vol. 154. – P. 275–304.

- Brundrett, M. C. Mycorrhizas in natural ecosystems / M. C. Brundrett // *Advances in Ecological Research*. – 1991. – Vol. 21. – P. 171–313.
- Bruns, T. D. Host specificity in ectomycorrhizal communities: what do exceptions tell us? / T. D. Bruns, M. I. Bidartondo, D. L. Taylor // *Integrative and Comparative Biology*. – 2002. – Vol. 42. – P. 352–359.
- Bruns, T. D. Molecular tools for the identification of ectomycorrhizal fungi-taxon specific oligonucleotide probes for suilloid fungi / T. D. Bruns, M. Gardes // *Molecular Ecology*. – 1993. – Vol. 2. – P. 233–242.
- Cairney, J. W. G. Evolution of mycorrhiza systems / J. W. G. Cairney // *Naturwissenschaften*. – 2000. – Vol. 87. – P. 467–475.
- Culturing and direct DNA extraction find different fungi from the same ericoid mycorrhizal roots / T. R. Allen, T. Millar, S. M. Berch, M. L. Berbee // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 160. – P. 255–272.
- Dell, B. Ectomycorrhiza formation in Eucalyptus. V. A tuberculate ectomycorrhiza of Eucalyptus pilularis / B. Dell, N. Malajczuk, G. T. Thompson // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 114. – P. 633–640.
- Dickie, I. A. Influences of established trees on mycorrhizas, nutrition, and growth of *Quercus rubra* seedlings / I. A. Dickie, R. T. Koide, K. C. Steiner // *Ecological Monographs*. – 2002. – Vol. 72. – P. 505–521.
- Differences in glucosinolate patterns and arbuscular mycorrhizal status of glucosinolate containing species / H. Vierheilig, R. Bennett, G. Kiddle, M. Kaldorf, J. Ludwig-Muller // *New Phytologist*. – 2000. – Vol. 146. – P. 343–352.
- Diversity and abundance of resupinate theleporoid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forest / U. Koljalg, A. Dahlerg, A. F. S. Taylor, E. Larsson, N. Hallenberg, J. Stenlid, K. H. Larsson, P. M. Fransson, O. Karen, L. Jonsson // *Molecular Ecology*. – 2000. – Vol. 9. – P. 1985–1996.
- Downes, G. M. A study of ageing of spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] ectomycorrhizas. I. Morphological and cellular changes in mycorrhizas formed by *Tylospora fibrillosa* Burt. Donk and *Paxillus involutus* Batsch. ex Fr. Fr. / G. M. Downes, I. J. Alexander, J. W. G. Cairney // *New Phytologist*. – 1992. – Vol. 122. – P. 141–152.
- Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads / P. Frey-Klett, M. Chavatte, M.-L. Clause, S. Courrier, C. Le Roux, J. Raaijmakers, M.-G. Martinotti, J.-C. Pierrat, J. Garbaye // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 165. – P. 317–328.
- Fogel, R. Fungal and arboreal biomass in a western Oregon Douglas-fir ecosystem: distribution patterns and turnover / R. Fogel, G. Hunt // *Canadian Journal of Forest Research*. 1979. – Vol. 9, N 2. – P. 245–256.
- Frank, A. B. On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with belowground fungi (an English translation of A.B. Frank's classic paper of 1885) / A. B. Frank, J. M. Trappe. // *Mycorrhiza*. – 2005. – Vol. 15. – P. 267–275.
- Garbaye, J. Biological interaction in the mycorrhizosphere / J. Garbaye // *Experientia*. – 1991. – Vol. 47. – P. 370–375.
- Carbohydrate metabolism in ectomycorrhizas: gene expression, monosaccharide transport and metabolic control / U. Nehls, S. Mikolajewski, E. Magel, R. Hampp // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 150. – P. 533–541.
- Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field / H. Wallander, L. O. Nilsson, D. Hagerberg, E. Baath // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 151. – P. 753–760.
- Gardes, M. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views / M. Gardes, T. D. Bruns // *Canadian Journal of Botany*. – 1996. – Vol. 74. – P. 1572–1583.
- Gardes, M. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes: application to the identification of mycorrhizae and rusts / M. Gardes, T. D. Bruns // *Molecular Ecology*. – 1993. – Vol. 2. – P. 113–118.
- Genomics and metagenomics technologies to recover ribosomal DNA and single-copy genes from old fruit-body and ectomycorrhiza specimens / L. Tedersoo, I. Liiv, P. A. Kivistik, S. Anslan, U. Koljalg, M. Bahram // *MycKeys*. – 2016. – Vol. 13. – P. 1–20.
- Gibson, F. Experimental study of establishment of ectomycorrhizas in different regions of birch root systems / F. Gibson, J. W. Deacon // *Transactions of the British Mycological Society*. – 1988. – Vol. 91. – P. 239–251.
- Giovannetti, G. Mycorrhizal synthesis between *Cistaceae* and *Tuberaceae* / G. Giovannetti, A. Fontana // *New Phytologist*. – 1982. – Vol. 92. – P. 533–537.
- Godbout, C. Morphological features of synthesized ectomycorrhizae of *Alnus crispa* and *A. rugosa* / C. Godbout, J. A. Fortin // *New Phytologist*. – 1983. – Vol. 94. – P. 249–262.
- Graham, J. H. Interactions of mycorrhizal fungi with soilborne plant pathogens and other organisms: an introduction / J. H. Graham // *Phytopathology*. – 1988. – Vol. 78. – P. 365–366.
- Gronbach, E. Charakterisierung und Inventur der Fichtenmykorrhizen im Hoglwald und deren Reaktionen auf saure Beregnung / E. Gronbach, R. Agerer // *Forstwissenschaftliche Centralblatt*. – 1986. – Bd. 105. – P. 329–335.
- Henrion, B. Rapid identification of genetic variation of ectomycorrhizal fungi by amplification of ribosomal RNA genes / B. Henrion, F. Le Tacon, F. Martin // *New Phytologist*. – 1992. – Vol. 122. – P. 289–298.
- Heterobasidiomycetes form symbiotic associations with hepatics: Jungermanniales have sebacinoid mycobionts while *Aneurina pinguis* (*Metzgeriales*) is associated with a *Tulasnella* species / I. Kottke, A. Beiter, M. Weiss, I. Haug, F. Oberwinkler, M. Nebel // *Mycological Research*. – 2003. – Vol. 107. – P. 957–968.
- High-density microarray of small-subunit ribosomal DNA probes / K. H. Wilson, W. J. Wilson, J. L. Radosevich, T. Z. DeSantis, V. S. Viswanatahan, T. A. Kuczumarski [et al.] // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2002. – Vol. 68 (5). – P. 2535–2541.
- Horan, D. P. Chemotropism: the key to ectomycorrhizal formation? / D. P. Horan, G. A. Chilvers // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 116. – P. 451–458.
- Horton, T. R. Ectomycorrhizal, vesicular-arbuscular and dark septate fungal colonization of bishop pine (*Pinus muricata*) seedlings in the first 5 months of growth after wildfire / T. R. Horton, E. Cazares, T. D. Bruns // *Mycorrhiza*. – 1998. – Vol. 8. – P. 11–18.
- Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential / R. Matamala, M. A. Gonzalez-Meler, J. D. Jastrow, R. Norby, W. H. Schlesinger // *Science*. – 2003. – Vol. 302. – P. 1385–1387.
- In situ (CO<sub>2</sub>)-C-13 pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil / D. Johnson, J. R. Leake, N. Ostle, P. Ineson, D. J. Read // *New Phytologist*. – 2002. – Vol. 153. – P. 575–585.
- Inter- and intraspecific variation in the ITS region of rDNA of ectomycorrhizal fungi in Fennoscandia as detected by endonuclease analysis / O. Karen, N. Hogberg, A. Dahlberg, L. Jonsson, J. E. Nylund // *New Phytologist*. – 1997. – Vol. 136. – P. 313–325.
- John, T. V. The role of mycorrhizae in plant ecology / T. V. John, D. C. Coleman // *Canadian Journal of Botany*. – 1983. – Vol. 61. – P. 1005–1014.

- Jones, M. D. A comparison of arbuscular and ectomycorrhizal *Eucalyptus coccifera*: growth response, phosphorus uptake efficiency and external hyphal production / M. D. Jones, D. M. Durall, P. B. Tinker // *New Phytologist*. – 1998. – Vol. 140. – P. 125–134.
- Koide, R. T. Contrasting belowground views of an ectomycorrhizal fungal community / R. T. Koide, B. Xu, J. Sharda // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 166. – P. 251–262.
- Laheuerte, F. Root exudates of maize, pine and beech seedlings influenced by mycorrhizal and bacterial inoculation / F. Laheuerte, C. Leyval, J. Berthelin // *Symbiosis*. – 1990. – Vol. 9. – P. 111–116.
- Last, F. T. Successions of sheathing mycorrhizal fungi / F. T. Last, J. Dighton, P. A. Mason // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1987. – Vol. 2. – P. 157–161.
- Lodge, D. J. Negative associations among VA-mycorrhizal fungi and some ectomycorrhizal fungi inhabiting the same root system / D. J. Lodge, T. R. Wentworth // *Oikos*. – 1990. – Vol. 57. – P. 347–356.
- Malajczuk, N. Infectivity of pine and eucalypt isolates of *Pisolithus tinctorius* on the roots of *Eucalyptus urophylla* in vitro / N. Malajczuk, F. Lapeyrie, J. Garbaye // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 114. – P. 627–631.
- Marmeisse, R. DNA probes for species and strain identification in ectomycorrhizal fungus *Hebeloma* / R. Marmeisse, J. C. Debaud, L. A. Casselton // *Mycological Research*. – 1992. – Vol. 96. – P. 161–165.
- Massicotte, H. B. Ontogeny of *Alnus rubra* – *Alpova diplophloeus* ectomycorrhizae. I. Light microscopy and scanning electron microscopy / H. B. Massicotte, R. L. Peterson, L. H. Melville // *Canadian Journal of Botany*. – 1989. – Vol. 67. – P. 191–200.
- Measuring external mycelia production of ectomycorrhizal fungi in the field: the soil matrix matters / J. J. Hendricks, R. J. Mitchell, K. A. Kuehn, S. D. Pecot, S. E. Sims // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 171, N 1. – P. 179 – 186.
- Mitochondrial DNA polymorphisms in *Laccaria bicolor*, *L. laccata*, *L. proxima*, *L. amethystina* / M. Gardes, G. M. Mueller, J. A. Fortin, B. R. Kropp // *Mycological Research*. – 1991. – Vol. 95. – P. 206–216.
- Molecular and morphological diversity of pezizalean ectomycorrhiza / L. Tedersoo, K. Hansen, B. A. Perry, R. Kjoller // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 170. – P. 581–596.
- Molina, R. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications / R. Molina, H. B. Massicotte, J. M. Trappe // *Mycorrhizal functioning, an integrative plant-fungal process* / ed. by M. F. Allen. – New York : Routledge, Chapman and Hall, 1992. – P. 357–423.
- Muthukumar, T. Mycorrhiza in sedges – an overview / T. Muthukumar, K. Udaiyan, P. Shanmughavel // *Mycorrhiza*. – 2004. – Vol. 14. – P. 65–77.
- Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future / M. G. A. van der Heijden, F. M. Martin, M.-A. Selosse, I. R. Sanders // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 205. – P. 1406–1423.
- Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter / D. L. Godbold, M. R. Hoosbeek, M. Lukac, M. F. Cotrufo, I. A. Janssens, R. Ceulemans, A. Polle, E. J. Velthorst, G. Scarascia-Mugnozza, P. De Angelis, F. Miglietta, A. Peressotti // *Plant and Soil*. – 2006. – Vol. 281. – P. 15–24.
- Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington / K. A. Vogt, C. C. Grier, C. E. Meier, R. L. Edmonds // *Ecology*. – 1982. – Vol. 63. – P. 370–380.
- Nilsson, L. O. Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization / L. O. Nilsson, H. Wallander // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 158, N 2. – P. 409–416.
- Nylund, J. E. Effects of ectomycorrhiza on host growth and carbon balance in a semi-hydroponic cultivation system / J. E. Nylund, H. Wallander // *New Phytologist*. – 1989. – Vol. 112. – P. 389–398.
- Nylund, J. E. Structure and physiology of ectomycorrhizae. I. The process of mycorrhiza formation in *Norway spruce* in vitro / J. E. Nylund, T. Unestam // *New Phytologist*. – 1982. – Vol. 91. – P. 63–79.
- Oberwinkler, F. Evolution of functional groups in basidiomycetes (fungi) / F. Oberwinkler // *Biodiversity and ecosystem function* / ed.: E. D. Schulze, H. A. Mooney. – Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. – 1999. – P. 143–179.
- One hundred and seventeen clades of euagarics / J. M. Moncalvo, R. Vilgalys, S. A. Readhead, J. E. Johnson, T. Y. James, M. C. Aime, V. Hofstetter, S. J. W. Verduin, E. Larsson, T. J. Baroni, R. G. Thorn, S. Jacobsson, H. Clemençon, O. K. Miller Jr // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2002. – Vol. 23. – P. 357–400.
- Ontogeny of *Eucalyptus pilularis* – *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae. II. Transmission electron microscopy / H. B. Massicotte, R. L. Peterson, C. A. Ackerley, A. E. Ashford // *Canadian Journal of Botany*. – 1987. – Vol. 65. – P. 1940–1947.
- Ostonen, I. Proportion of fungal mantle, cortex and stele of ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karst. in different soils and site conditions / I. Ostonen, K. Lohmus // *Plant and Soil*. – 2003. – Vol. 257. – P. 435–442.
- Pacioni, G. *Tuber* / G. Pacioni, O. Comandini // *Ectomycorrhizal Fungi: key genera in profile* / ed. J. W. G. Cairney, S. M. Chambers. – Berlin : Springer, 1999. – P. 163–186.
- Paul, L. R. Nitrogen fixation associated with *Suillus tomentosus* tuberculate ectomycorrhizae on *Pinus contorta* var. *latifolia* / L. R. Paul, B. K. Chapman, C. P. Chanway // *Annals of Botany*. – 2007. – Vol. 99. – P. 1101–1109.
- Pigott, C. D. Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils / C. D. Pigott // *New Phytologist*. – 1982. – Vol. 92. – P. 295–304.
- Rambelli, A. The rhizosphere of mycorrhizae / A. Rambelli // *Ectomycorrhizae* / ed. G. L. Marksand, T. T. Kozlowski. – New York : Academic Press, 1973. – P. 299–343.
- Revisiting ectomycorrhizal fungi of *Alnus*: differential host specificity, diversity and determinants of the fungal community / L. Tedersoo, T. Suvi, T. Jairus, I. Ostonen, S. Polme // *New Phytologist*. – 2009. – Vol. 182. – P. 727–735.
- Rhizopogon / R. Molina, J. M. Trappe, L. C. Grubisha, J. W. Spatafora // *Ectomycorrhizal fungi key genera in profile* / ed. by J. W. G. Cairney, S. M. Chambers. – Berlin : Springer, 1999. – P. 129–161.
- Rinaldi, A. C. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff / A. C. Rinaldi, O. Comandini, T. W. Kuyper // *Fungal Diversity*. – 2008. – Vol. 33. – P. 1–45.
- Ritter, T. Vitality and ageing of the ectomycorrhizae of damaged and undamaged trees / T. Ritter, I. Kottke, F. Oberwinkler // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. – 1989. – Vol. 28. – P. 415–419.
- Salzer, P. Sucrose utilization of the ectomycorrhizal fungi *Amanita muscaria* and *Hebeloma crustuliniforme* depends on the cell wall-bound invertase activity of their host *Picea abies* / P. Salzer, A. Hager // *Botanica Acta*. – 1991. – Vol. 104. – P. 439–445.
- Sebaciniales: a hitherto overlooked cosm of heterobasidiomycetes with a broad mycorrhizal potential / M. Weiss,

M. A. Selosse, K. H. Rexer, A. Urban, F. Oberwinkler // *Mycological Research*. – 2004. – Vol. 180. – P. 1003–1010.

Separation of root respiration from total soil respiration using carbon-13 labeling during Free-Air Carbon Dioxide Enrichment (FACE) / J. A. Andrews, K. G. Harrison, R. Matamala, W. H. Schlesinger // *Soil Science Society of American Journal*. – 1999. – Vol. 63. – P. 1429–1435.

Soderstrom, B. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. IV. Qualitative analysis of carbohydrate contents of mycelium interconnecting host plants / B. Soderstrom, R. D. Finlay, D. J. Read // *New Phytologist*. – 1988. – Vol. 109. – P. 163–166.

Specialized cheating of the ectomycorrhizal symbiosis by an epiparasitic liverwort / M. I. Bidartondo, T. D. Bruns, M. Weiss, C. Sergio, D. J. Read // *Proceedings of the Royal Society A : Mathematical, Physical & Engineering Sciences*. – 2003. – Vol. 270. – P. 835–842.

Species richness, abundance and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. / J. E. Smith, R. Molina, M. M. P. Huso, D. L. Luoma, D. McKay, M. A. Castellano, T. Lebel, Y. Valachovic // *Canadian Journal of Botany*. – 2002. – Vol. 80. – P. 186–204.

Symbiotic fungal associations in «lower» land plants / D. J. Read, J. G. Duckett, R. Fransis, R. Ligrone, A. Russell // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. – 2000. – Vol. 335. – P. 815–831.

Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebacina* spp. / S. L. McKendrick, J. R. Leake, D. L. Taylor, D. J. Read // *New Phytologist*. – 2002. – Vol. 154. – P. 233–247.

Taylor, D. L. Population, habitat and genetic correlates of mycorrhizal specialization in the cheating orchids *Corallorhiza maculata* and *C. mertensiana* / D. L. Taylor, T. D. Bruns // *Molecular Ecology*. – 1999. – Vol. 8. – P. 1719–1732.

Taylor, A. F. S. The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world / A. F. S. Taylor, I. J. Alexander // *Mycologist*. – 2005. – Vol. 19. – P. 102–112.

Tedersoo, L. Evolution of ectomycorrhizal symbiosis in plants / L. Tedersoo, M. Brundrett // *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis, Ecological Studies*. – 2017. Vol. 230. – P. 407–467.

Thomas, G. W. Growth response of sitka spruce seedlings to mycorrhizal inoculation / G. W. Thomas, R. M. Jackson // *New Phytologist*. – 1983. – Vol. 95. – P. 223–229.

Thomson, B. D. Mycorrhizas formed by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* on subterranean clover in relation to soluble carbohydrate concentrations in roots / B. D. Thomson, A. D. Robson, L. K. Abbott // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 114. – P. 217–225.

Vesicular-arbuscular mycorrhizas in *Equisetum* / R. E. Koske, C. F. Friese, P. D. Olexia, R. L. Hauke // *Transactions of the British Mycological Society*. – 1985. – Vol. 85, N 2. – P. 350–353.

Visser, S. Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine following wildfire / S. Visser // *New Phytologist*. – 1995. – Vol. 129. – P. 389–401.

UNITE: a database providing web-based methods for the molecular identification of ectomycorrhizal fungi / U. Koljalg, K.-H. Larsson, K. Abarenkov, R.H. Nilsson, I. J. Alexander, U. Eberhardt, S. Erland, K. Hoiland, R. Kjøller, E. Larsson [et al.] // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 166. – P. 1063–1068.

Wilkinson, D. M. Metal resistance in trees: the role of mycorrhizae / D. M. Wilkinson, N. M. Dickinson // *Oikos*. – 1995. – Vol. 72 (2). – P. 298–300.

## MODERN CONCEPTS OF THE STRUCTURE OF ECTOMYCORRHIZAL ASSOCIATIONS

T.A. Sizonenko

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

**Summary.** The review presents main classic and modern results of studies of ectomycorrhizal structure. Interest in symbiotic issues grows every year and covers a number of areas of scientific knowledge. Mycorrhiza, being one of the most important symbioses on the Earth, is a specific structure occurring as a result of plant-fungus interaction. This review contains brief general description of mycorrhizal symbiosis with a special attention to the functioning of forest ecosystems in the North. During the time elapsed since the opening of mycorrhiza by A. B. Frank in 1885, important scientific achievements dealing with this phenomenon have been made. Mycorrhizas occur in all plant associations and strongly affect the ecosystems. In the boreal zone, ectomycorrhizas are an integral part of plant dominants and edificators involving the plants into the system with joint turnover of nutrients. Mycorrhizal fungi are a part of wide range of interactions between soil organisms of various taxonomic and trophic groups, uniting the main kingdoms of living organisms. Mycorrhizal fungi, being the absolutely dependent on plants, have an advantage over the saprotrophs in mobilizing phosphorus, nitrogen and other elements and soil organics that are rare and poor in the soil. Classification of mycorrhizas was made using traditional molecular methods. Morpho-anatomic structure and composition of mycorrhizal phyto- and mycobionts were also studied. The review is also devoted to the problem of ectomycorrhizal influence on the structure of plant communities and the vegetation dynamics that are actively developed due to the development of modern molecular approaches.

**Key words:** ectomycorrhiza, mycobiont, morpho-anatomical structure, mycorrhizal functions, mycorrhizal successions

## НАУЧНЫЕ СТАТЬИ

УДК: 598.24.8(470.1)

**ЭКОЛОГИЯ СИЗОЙ ЧАЙКИ (*LARUS CANUS HEINEI* HOMEYER, 1853)  
НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ****С.К. Кочанов, О.Ю. Минеев, Ю.Н. Минеев, Г.Л. Накул**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар

E-mail: [kochanov@ib.komisc.ru](mailto:kochanov@ib.komisc.ru)

**Аннотация.** Изучены современное распространение, биотопическое распределение, биология размножения и сезонные миграции сизой чайки на европейском северо-востоке России. Установлено, что северная граница распространения вида в Малоземельской тундре проходит по приморским тундрам п-ова Канин, среднего течения р. Индиги и через низовья р. Вельт, побережья Сенгейского пролива идет к нижнему течению р. Неруты и устью р. Печоры. В Большеземельской тундре отмечены гнездования вида в среднем течении рек Черной и Море-Ю в окрестностях г. Воркуты. В предгорьях Урала гнездовой ареал сизой чайки доходит до среднего течения р. Усы. Показана приуроченность вида к речным и озерным местообитаниям. Учеты численности и плотности населения вида показывают, что его наибольшая численность отмечена в таежной зоне, на северном пределе распространения характер распространения сизой чайки имеет очаговый характер. Прослежены сроки размножения и сезонных миграций вида.

**Ключевые слова:** сизая чайка, распространение, миграция, биология размножения

**Введение**

Сизая чайка (*Larus canus heinei* Homeyer, 1853) – один из многочисленных видов чайковых птиц. Наиболее полные сведения об экологии и распространении сизой чайки получены во второй половине XIX в. (Brown, 1876, 1877; Seebhom, 1876, 1880, 1901) и значительно дополнены в XX в. (Дмоховский, 1933, Сдобников, 1937; Паровщиков, 1941; Гладков, 1951; Михеев, 1953; Успенский, 1965). К настоящему времени накоплены новые данные о распределении, численности и экологии размножения сизой чайки на европейском северо-востоке России (Кочанов, 1986, 1992, 1999; Бианки, 1987; Морозов, 1987; Амосов, 2000, Нейфельд, 2000; Минеев, 2009, 2012, 2016; Накул, 2008).

В статье представлены оригинальные материалы о современном распространении, размножении, сезонных миграциях, питании, численности и биотопическом распределении сизой чайки на территории европейского северо-востока России, полученные авторами с 1979 по 2016 г.

**Материал и методы**

Сбор материала проводили в бассейне р. Вычегды (1979-1983 и 1988-1991 гг., 2008-2016 гг.), на р. Ижме (1985 г.), в низовьях (2000, 2009) и среднем течении р. Печоры (1985-1987 гг.), на р. Косью (1986 и 1989 гг.) и в Воркутинском районе Республики Коми (1989-1990 гг., 2015 г.). Исследования также выполнены в Малоземельской тундре: в июне-августе 2002 г. – на островах и побережье Коровинской губы; в июне-августе 2003 г. – в районе Колоколковой губы; в июне-августе 2001 и 2004 гг. – в бассейне р. Вельт. В 2005-2008 гг. исследована территория Больше-

земельской тундры (бассейны рек Черной и Коротыхи, район Вашуткиных озер), Приполярного и Полярного Урала.

Данные об окольцованных с 1970 по 2005 г. и добытых в Республике Коми особях сизой чайки предоставлены Центром кольцевания птиц Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Данные кольцевания обработаны с использованием программы Arc View 3.2.

Определение численности сизой чайки проводили по общепринятым методам полевых исследований (Успенский, 1960; Равкин, 1967). Протяженность учетных маршрутов варьировала от 2.5 до 40.0 км и зависела от величины и конфигурации местообитания. В общей сложности проанализировано более 150 местообитаний, общая длина наземных маршрутных учетов составила 750 км, водных – более 2000 км. Ввиду отсутствия единой методики учета птиц в различных по качественным показателям местообитаниях населенных пунктов нами использовано несколько методов учета. В районах многоэтажной застройки города и в поселках городского типа птиц подсчитывали на маршрутах с учетом ширины улиц и дворовых территорий, соблюдая соответствующие рекомендации (Луговой, 1974; Новиков, 1953). На участках, имеющих ограниченную площадь (парки, лесопарки, скверы, городские кладбища, загородные свалки), использован метод абсолютного учета птиц на всей площади местообитания (Новиков, 1953).

**Статус.** Гнездящийся перелетный вид (см. фото).

**Подвидовая систематика.** Птицы, обитающие на исследуемой территории, относятся к подвиду *Larus canus heinei*.

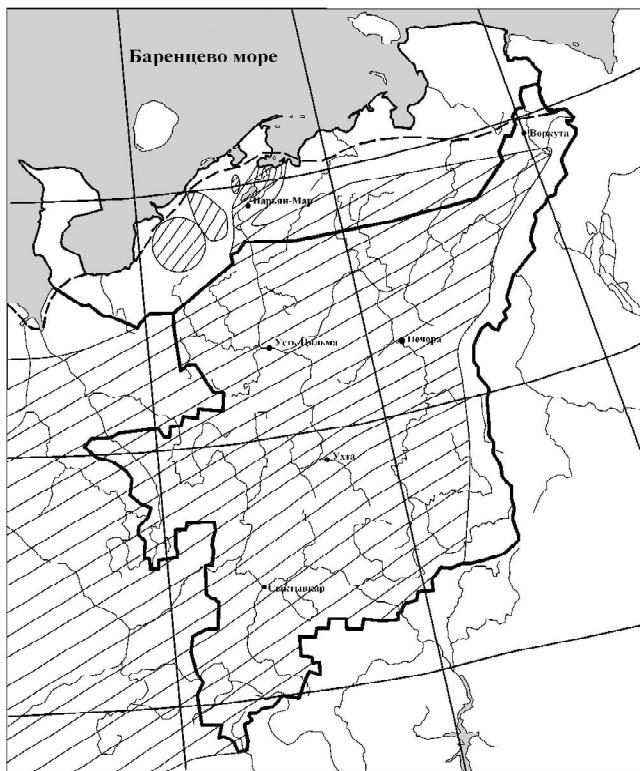




Гнездящаяся пара *Larus canus heinei*, май 2010 г., р. Сысола (фото Г.Л. Накула).

**Распространение.** Северная граница гнездования проходит по приморским тундрам п-ова Канин (Дементьев, 1951). В Малоземельской тундре северная граница гнездования сизой чайки идет от среднего течения р. Индиги (Минеев, 2000) через низовья р. Вельт, побережье Сенгейского пролива (Минеев, 1982) к нижнему течению р. Неруты и к устью р. Печоры (рис. 1).

Негнездящихся особей встречали вплоть до побережья Баренцева моря. Основные районы размножения представлены локальными очагами, расположенными в бассейнах рек Индиги, Вельт, Неруты, Черной, междуречий Сулы, Сой-




--- северная граница гнездового ареала  
 - основные области гнездования

Рис. 1. Ареал сизой чайки на европейском северо-востоке России.

мы и Печоры. По Н.А. Остроумову (1972) сизая чайка гнездилась по всему бассейну Печоры, но в верховьях, в полосе сплошных хвойных лесов, где нет озер, редка, зато в лесотундре многочисленна. В настоящее время в Большеземельской тундре отмечены места гнездования вида в среднем течении рек Черной и Море-Ю (Минеев, 1982), окрестностях г. Воркуты (Минеев, 2008). В предгорьях Урала гнездовой ареал *L. canus heinei* ранее доходил до верховьев р. Щугора (Естафьев, 1982). Сегодня на Северном и Приполярном Урале это обычный пролетный и редкий гнездящийся вид (Нейфельд, 2000; Кочанов, 2009, 2011, 2012). Одиночные пары гнездятся на речных галечных островах по Печоре, Илычу и его притокам Пырсью и Кожимью в пределах равнинного и предгорного районов. В верховьях Илыча сизая чайка гнездится на небольших болотных озерках, где устраивает гнезда на плавучих торфяных островках (Нейфельд, 2000). Севернее чайки зарегистрированы до предгорных частей долин рек Щугора, Большой и Малой Сыни, Вангыра, Косью, Лемвы, Большой и Малой Усы, Кары с притоками. Самая северная находка негнездящихся птиц этого вида (три особи) отмечена на р. Каре у 68° с.ш. (Н.П. Селиванова, личное сообщение). В горах этот вид гнездится достаточно редко вследствие отсутствия пригодных мест для гнездования и из-за резких перепадов уровня воды в реках в период дождей и резких потеплений. Единственное гнездо сизой чайки с тремя яйцами нами обнаружено в 2005 г. в долине р. Балбанью на оз. Грубепендиты на высоте 865 м над ур.м.

**Миграции.** Весенние миграции вида на территории Малоземельской тундры изучены мало. Известно, что на побережье Сенгейского пролива мигрирующие особи прилетали 25 мая (Минеев, 1982). Начало весенней миграции в районе Средней губы (Коровинская губа) зарегистрировано с 6 июля, в Печорской губе – с 30 июля (Минеев, 2003). Под Воркутой прилет и массовый пролет отмечен 24 мая–11 июня (Морозов, 1987).

В таежной зоне на р. Ижме сизых чаек наблюдали 9 мая, в верховье р. Печоры – 19-29 мая (Естафьев, 1982). На р. Косью мигрирующие стаи отмечены 7-9 июня. В долине Вычегды и Сысолы весной первые птицы зарегистрированы с начала апреля. Пролет шел парами, небольшими группами (по пять-шесть особей) и стаями (по 20-300 особей) по долинам рек, реже вдоль железнодорожных линий и газопроводов. Отмечены случаи пассивной миграции чаек, использующих течение рек. Средняя дата прилета на р. Вычегду составляет 10 апреля, самая ранняя – 4 апреля, самая поздняя – 27 апреля. Массовый пролет чаек проходил в две волны: 6-10 и 27-30 мая.

Летние кочевки *Larus canus heinei* в тундре отмечены в конце июня–начале июля. В период летней миграции (6-9 июля) первыми летели не-

половозрелые (двух-трехлетние) птицы стаями по 10-30 особей, затем 12-21 августа молодые. Для летних миграций сизой чайки характерны крупные скопления от 20 до 300 особей (Минеев, 2003). В устье р. Вельт первые неразмножающиеся птицы зарегистрированы 28 июля (Накул, 2004). Вторично они отмечены 5 августа, после чего наблюдали устойчивый пролет кочующих особей. В дельте р. Печоры летние миграции наблюдали с 19 июня. В Коровинской губе чайки (12-300 особей) концентрировались на островах и болотистых участках окружающей тундры. Эти скопления представлены птицами разных возрастов – от двух-трехлетних и старше. В нижнем течении р. Печоры 10-12 августа на отрезке русла между г. Нарьян-Маром и с. Щельяюром (Ижемский район Республики Коми) отмечена кочевка взрослых и молодых птиц, которые двигались вверх по реке (Минеев, 2003).

Осенний отлет в Малоземельской тундре (в районе оз. Урдюжское) проходил 11-26 сентября. Массовое передвижение небольших групп (по две-три особи) и стай (по 20-25 особей) отмечено с 24 сентября по 4 октября (Минеев, 1982). На средней Печоре отлет птиц зарегистрирован во второй декаде сентября (Естафьев, 1982). В низовьях р. Сысолы отлет птиц наблюдали с конца июля. Наиболее активно птицы летели в сентябре – начале октября. На осеннем пролете в районе с. Выльгорт чайки отмечены 23 августа – 1 сентября. Массовый пролет проходил 26 августа – 7 сентября, окончание пролета зарегистрировано с 3 сентября по 7 октября (Данилова, 2012). Пролет завершался перед ледоставом. Самые поздние встречи чаек зарегистрированы 7 ноября в районе г. Сыктывкара. По данным Е.Н. Тепловой (1957), сизая чайка в районе Печоро-Илычского заповедника в 50-е гг. XX столетия на пролете встречалась изредка. В настоящее время в верховьях р. Печоры это обычный пролетный и редкий гнездящийся вид (Нейфельд, 2000).

Места зимовки гнездящихся в Республике Коми сизых чаек расположены в Западной и Восточной Европе (Бельгия, Великобритания, Голландия, Дания, Польша, Швеция и Норвегия). Окольцованные птицы добыты в низовьях Сысолы и Выми, в верховьях Мезени, в низовьях Сюзью, Ижмы и Пижмы, на средней Печоре и в бассейне Усы (рис. 2).

Направления пролетов сизых чаек относительно хорошо изучены с помощью кольцевания лишь в некоторых регионах. Установлено, что из Кандалакшского залива Белого моря часть мурманской популяции разлетается по трем основным направлениям.

Самый мощный миграционный поток имеет юго-западное направление, к берегам Балтийского и Северного морей, в Данию. Второе направление – восточное, к вершинам Онежского и Двинского заливов и далее – Черному морю.

Третий, северный, поток мигрантов направляется к оз. Имандра, затем поворачивает на запад и юго-запад, попадая в Ботнический залив Балтийского моря. Двигаясь вдоль его побережий на юг, птицы соединяются с юго-западным потоком мигрантов (Юдин, 2002). Можно предположить, что часть сизых чаек, мигрирующих через Республику Коми, следует этими путями вдоль побережья в юго-западном направлении к местам зимовок в Западной Европе и Скандинавии, о чем свидетельствуют возвраты колец.

**Местообитания.** В зоне тундры сизые чайки придерживались преимущественно крупных озер с сырыми или частично сухими берегами, поросшими ивняками (54,5% встреч), реже отмечены на мелких озерах (18,2%) и реках (9%) (Минеев, 1982). Гнездовые станции разнообразны: осоковые низинные болота; сырые берега мелководных озер; заболоченные и сильно увлажненные ивняково-крупноерниковые, кустарничково-зеленомошные и осоково-сфагновые тундры, окружающие озера; холмистые и низинные мелкоерниковые и ерnikово-кустарничковые тундры. В таежной зоне для гнездования птицы предпочитали поймы рек с развитой системой стариц и озера, припойменные верховые болота. Колониально чайки гнездились на песчаных речных островах, берегах крупных рек и озер. С 80-х гг. XX в. сизая чайка активно осваивает антропогенные ландшафты и в настоящее время довольно обычна на гнездовании в агроландшафтах, на окраинах населенных пунктов и многочисленна на городских свалках.

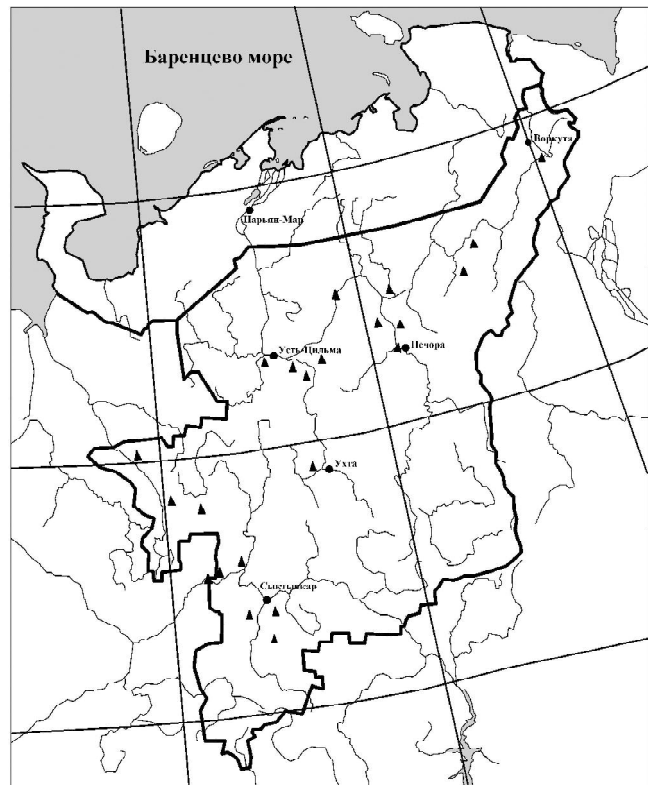


Рис. 2. Места добычи окольцованных сизых чаек на территории Республики Коми.

Во время кочевок птицы скапливались на морском побережье и островах заливов. На руслах крупных рек сизая чайка обычно предпочитала песчано-илистые отмели, песчаные острова с ивняками.

**Численность.** На западе Малоземельской тундры в бассейне р. Индиги плотность населения вида была равна 0.3 особи/км<sup>2</sup> (Минеев, 2000), р. Вельт – 0.8. На реках встречаемость чаек наиболее высока в верхнем течении р. Вельт (21 особь/10 км), в нижнем течении этот показатель уменьшился до 7.6 особи/10 км. В тундрах бассейна р. Неруты средняя плотность населения сизой чайки составила 0.5 особи/км<sup>2</sup>. В дельте р. Печоры в 1987 г. плотность населения чаек в пойменных ивняках колебалась от четырех до 11, в среднем 8.5 особи/км<sup>2</sup> (Кочанов, 1999), встречаемость вида на русле р. Печоре – 8.3 особи/10 км. Плотность населения сизой чайки в тундровых местообитаниях центральной части Малоземельской тундры неодинакова. В холмистой мохово-кустарничковой тундре она составила 1.04 особи/км<sup>2</sup>, в холмистой мелкоерниковой тундре – 0.56, в холмистой ерниково-кустарничковой тундре – 0.45 и низинной кустарничково-мохово-лишайниковой тундре – 0.11 особи/км<sup>2</sup>. В Большеземельской тундре в бассейне р. Черной встречаемость сизой чайки на разных участках реки составила в среднем 4 особи/10 км русла, в верховьях р. Коротаихи (правый приток р. Сядейю) – 13.7. В бассейне р. Большой Роговой плотность населения птиц достигала 0.4-0.6 особи/км<sup>2</sup>, в низовье р. Черной – 0.4 (Минеев, 1982), в районе Вашуткиных озер – 0.31. Относительная численность вида в верхнем течении Воркуты – 10.6, среднем течении – 20.4, нижнем – 12 и в среднем составила 14.3 особи/10 км. В среднем течении Усы этот показатель составил 11 особей/10 км (Минеев, 2016).

В таежной зоне в поймах рек плотность населения и встречаемость чаек на руслах была выше, чем в тундре. В низовье р. Печоры близ с. Усть-Цильмы в пойменных местообитаниях плотность населения птиц составила 3-9 особей/км<sup>2</sup>, на сельскохозяйственных территориях – 3, в селе – 7. На руслах рек Ерсы, Созьвы и Харьяги (притоки нижней Печоры) встречаемость чайки варьировала от 0.4 (р. Ерса) до 22.6 (р. Харьяга) особи/10 км, плотность населения на припойменных болотах достигала 10.7 особи/10 км<sup>2</sup>. Наиболее многочисленной сизая чайка была на руслах р. Вычегды (в Корткеросском районе встречаемость чаек на русле реки была равна 34.4 особи/10 км) и р. Сысолы (Сысольский район – 67.02 особи/10 км учетного маршрута). Плотность населения в поймах рек составила 9 особей/км<sup>2</sup>, на пойменных лугах – 12, мохово-кустарничковом болоте – 2, на опушках елово-березового леса – 0.3, в пригородах г. Сыктывкара – 6, а в пределах его застроенной части – 1.5 особи/км<sup>2</sup>.

Значительно более низкий показатель плотности населения в таежной зоне характерен для бассейна средней и верхней Печоры. Плотность птиц на злаковых лугах бассейна средней Печоры была 0.4, на разнотравных лугах – 0.6, на р. Ижме – 0.4 особи/км<sup>2</sup>. В пойме реки у г. Печоры плотность чаек составила 6, а в самом городе – 3 особи/км<sup>2</sup>. В Приуралье в верховьях рек Илыча и Большой Сыни встречали 0.18 и 0.10 особи на 10 км маршрута (Естафьев, 1981). В пойме р. Косью плотность была 2.5, на ерниковых болотах – 8.0, на сельскохозяйственных угодьях окрестностей г. Инты – 1.5, в пригородных иво-лугах – 11.0, в городе – 2.5 особи/км<sup>2</sup> (Кочанов, 1999).

**Размножение.** Сизая чайка – диффузно-гнездящийся факультативно-колониальный вид. В большинстве случаев гнездится отдельными парами, реже небольшими колониями, насчитывающими от трех-четырёх до 42 пар. В тундре чайки гнездились преимущественно отдельными парами, в таежной зоне – разреженными колониями на островах и берегах средней Вычегды. Нередко отмечали совместное гнездование сизых чаек с речными крачками. На р. Вычегде возле сел Важкурья и Визябож в смешанных колониях найдено 45 гнезд сизой чайки. На р. Сыsole в районе санатория «Лозым» всего три сизые чайки гнездились совместно с речными крачками. Обычно гнезда размещались на плоской поверхности и осоковых кочках среди болот, на увлажненных моховых участках и полуостровках озер. Гнезда находили на песке, под кустами ивы (n = 42), в развилке кустов и на стволах древовидных ив на высоте 20 см (n = 1), под сосной (n = 1), в корнях плавника (n = 2). Нередко одиночные гнезда встречали на старых гнилых столбах или в ветвях древовидной ивы на высотах не более 2 м над водой.

Гнездовой материал включал в основном предметы, которые чаще встречались около гнезда. В поймах рек птицы выстилали гнезда различными веточками, щепками, корой. Лоток строили из сухой травы (осоки, хвощ, злаки). На мелиорированных торфяниках в качестве гнездового материала чайки использовали палочки, корешки, оставшиеся после механической обработки торфа, на верховых болотах – веточки карликовой березы, багульника, кассандры, мхи, сухие травы.

В тундре гнезда (n = 3) имели в среднем размер 31.7×26.3, диаметр лотка 16.5 и глубину лотка 4.3 см. В бассейне р. Сысолы средний размер гнезд (n = 33) был следующим: диаметр гнезда – 30 см, диаметр лотка – 17, высота гнезда – 8, глубина лотка – 4.5 см. В колониях птиц на средней Вычегде размеры гнезд (n = 3) имели в среднем диаметр 27.1, высоту – 11; диаметр лотка 17.8 и глубину лотка 5.4 см.

В Малоземельской тундре в верховьях р. Вельт и в дельте р. Печоры чайки приступали к размножению в начале июня. Первая кладка сизой чайки была найдена 12 июня в верхнем течении реки, до конца июня гнезда были найдены также и в среднем течении р. Вельт. У побережья Баренцева моря на южных Чаечных островах Колоколковой губы кладки были обнаружены в первой декаде июля (Минеев, 2008). В дельте р. Печоры около г. Нарьян-Мара начало откладки яиц отмечено 15 июня. Под г. Воркутой слабонасиженные яйца найдены 14 и 27 июня (Минеев, 2008), в окрестностях г. Инты – 1 и 6 июня. В подзоне средней тайги – в бассейнах рек Вычегды и Сысолы – к откладке первых яиц птицы приступали в первой декаде мая, массовые кладки отмечены с середины мая и последние – к началу июня. Тем не менее, кладки со слабонасиженными яйцами находили и в середине июня; они, вероятно, были повторными.

Как правило, кладки состояли из двух-трех яиц. В тундре размеры яиц были 54.0-63.0×40.5-42.0 мм (Кочанов, 1999). По окраске фона яйца преобладали светло-буро-оливковые тона с пятнистым или пятнисто-линейным рисунком скорлупы. В низовьях р. Сысолы средний размер кладки (n = 37) составлял 2.64 яйца. Размер яиц (n = 66) был 59.48±0.35×41.62±0.19 мм. По окраске фона яйца преобладают оливково-серые (30%), темно-песочные (28%) и зеленовато-серые (24%) тона, реже дымчатые (13%) и буровато-серые (5%). Рисунок скорлупы пятнистый (56%) или пятнисто-линейный (44%). Локализация рисунка чаще на тупом конце (81%), в остальных случаях рисунок распределялся равномерно (17%) или преобладал на остром конце яйца (2%). Элементы глубокого рисунка обычно светло-серого цвета, поверхностного – темно-бурого, редко черного. Густота рисунка варьировала от 5 до 35% площади яйца. В среднем течении р. Вычегды средний размер кладки в колонии составлял 2.3 яйца; размеры яиц (n = 7) в среднем были 58.6×42 мм. Яйца имели светлую серо-зеленую окраску с мелкими коричневыми пятнами.

Вылупление первых птенцов в Малоземельской тундре приурочено к началу июля (среднее течение р. Вельт), первые лётные молодые особи отмечены в середине августа (Минеев, 2005). Под г. Нарьян-Маром 20 июля наблюдали птенцов, возраст которых был около 7-10 дней. В районе г. Воркуты птенцов, достигающих размеров родителей, находили 20 июля (Минеев, 2008). Сетки отмечены В.В. Морозовым (1987) 17-21 августа. Севернее г. Инты вылупление птенцов в одном гнезде наблюдали 26 июня–1 июля. Первые лётные птенцы здесь зарегистрированы 28 июля. Вылупление птенцов на водоемах в пределах средней тайги отмечали в начале июня. Первых птенцов наблюдали 3 июня, массовое вылупление чаек происходило 10-15 июня. Лётных птенцов на сред-

ней Вычегде и Сыsole регистрировали к концу первой декады июля. Массовое поднятие молодых птиц на крыло отмечено во второй половине июля.

После вылупления птенцы три-четыре дня держались в гнезде, после чего родители уводили их к ближайшему водоему, где птенцы скрывались в прибрежной растительности. Нередко выводки объединялись в отдельные группы.

**Питание.** В дельте р. Печоры сизая чайка в качестве мест кормления преимущественно использовала хорошо прогреваемые песчаные отмели. На озерах в дельте чайки кормились парами или поодиночке, местами добывая рыбу из рыболовных сетей. В исследованных желудках сизой чайки (n = 4) отмечены кости рыб и водные насекомые.

В верхнем и среднем течении р. Вельт у гнезда чаек найдены погадки, содержащие шерсть и кости мышевидных грызунов (лемминги, полевки), а также кости рыб. На побережье Баренцева моря кормовые скопления чаек (до восьми особей) обычны на отмелях после окончания отлива. Птицы кормились морскими беспозвоночными (крабы, моллюски) и молодью рыбы, которых они добывали в полосе прибоя. В устье р. Вельт и на мелководьях оз. Торавэй птицы вылавливали преимущественно молодь камбалы.

В таежной зоне весной основу питания чаек составляли мелкие грызуны, выталкиваемые весенним половодьем из почвы, почвенные беспозвоночные, собираемые чайками на отмелях и сельскохозяйственных полях.

### Заключение

В результате многолетних исследований установлены современное распространение, особенности размножения, численность и территориальное распределение сизой чайки на европейском северо-востоке России. Северная граница распространения вида на западе региона проходит по южным кустарниковым тундрам, на востоке в предгорьях Урала вид отмечен до среднего течения р. Кары. Места обитания вида разнообразны: в таежной зоне птицы тяготеют к речным и озерным биотопам, болотам, в тундровой зоне – к увлажненным ивняково-крупноерниковым, кустарничково-зеленомошным и осоково-сфагновым тундрам, расположенным у водоемов. Плотность населения вида наиболее высока в таежной зоне, на северном пределе ареала распространения сизой чайки имеет очаговый характер. Сизая чайка – диффузно-гнездящийся факультативно-колониальный вид. В таежной зоне гнездится отдельными парами, колониями, включающими от трех-четырех до 42 пар, в тундровой зоне преимущественно отдельными парами. Сроки миграций и гнездования в связи с большим широтным градиентом региона имеют значительные различия. На северном пределе гнездования чай-

ки прилетают в конце мая–начале июня и приступают к размножению в середине июня, на юге – в долине Сысолы – прилет птиц отмечен в начале апреля, а к размножению они приступают уже в первой декаде мая.

ЛИТЕРАТУРА

Амосов, П. Н. О случаях гнездования сизой чайки *Larus canus* в Архангельской области / П. Н. Амосов, Н. И. Аскокова // Русский орнитологический журнал. – 2000. – Экспресс-выпуск № 104. – С. 10–11.

Бианки, В. В. Материалы к познанию птиц района дельты Печоры (Неворобьиные) / В. В. Бианки, Ю. В. Краснов // Орнитология. – 1987. – Вып. 22. – С. 148–155.

Гладков, Н. А. Птицы Тиманской тундры / Н. А. Гладков // Труды Государственного зоологического музея МГУ. – 1951. – Т. 7. – С. 15–89.

Данилова, Е. В. Миграции ржанкообразных птиц в бассейне р. Сысола (Республика Коми) в 2008–2010 гг. / Е. В. Данилова // Русский орнитологический журнал. – 2012. – Т. 21, экспресс-выпуск № 826. – С. 3163–3172.

Дементьев, Г. П. Отряд Чайки (Lariformes) / Г. П. Дементьев // Птицы Советского Союза / под общ. ред. Г. П. Дементьева, М. А. Гладкова. – Москва, 1951. – Т. 3. – С. 373–603.

Естафьев, А. А. Современное состояние, распределение и охрана авифауны таежной зоны бассейна р. Печоры / А. А. Естафьев ; Серия препринтов «Научные доклады» / редкол.: М. П. Рощевский, Е. П. Калинин, И. В. Забоева, В. П. Подоплелов, Н. Н. Рочев, М. В. Фишман. – Сыктывкар : Коми филиал АН СССР, 1981. – Вып. 68. – 54 с.

Естафьев, А. А. Сроки прилета, размножения и отлета гнездящихся птиц таежной зоны бассейна реки Печоры / А. А. Естафьев // Фауна Урала и прилегающих территорий : сборник научных трудов / редкол.: М. И. Брауде, А. Г. Малеева, Л. А. Малоземова, Г. П. Приезжев, Л. Я. Топоркова. – Свердловск, 1982. – Вып. 10. – С. 25–34.

Кочанов, С. К. Летнее население птиц г. Ухта и его окрестностей / С. К. Кочанов // Изучение птиц СССР и их охрана и рациональное использование : тезисы докладов I съезда Всесоюзного орнитологического общества и IX Всесоюзной орнитологической конференции. – Ленинград, 1986. – Ч. 1. – С. 330.

Кочанов, С. К. Орнитофауна городов Республики Коми / С. К. Кочанов // Сер. препринтов «Науч. докл.» / редкол.: М. П. Рощевский, Н. И. Тимонин, Э. Н. Новожилова, А. Е. Ванеев, В. А. Головкин, Н. А. Громов, В. А. Дедеев, Г. В. Канев, Г. А. Князев, А. В. Кучин, Н. А. Манов, А. Д. Напалков, Э. А. Савельева, А. И. Таскаев, М. В. Фишман, Н. П. Юшкин. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН. – 1992. – Вып. 302. – 36 с.

Кочанов, С. К. *Larus canus*, сизая чайка / С. К. Кочанов // Фауна европейского северо-востока России. Птицы / отв. ред. А. А. Естафьев. – Санкт-Петербург : Наука, 1999. – Т. 1, ч. 2. – С. 31–34.

Кочанов, С. К. Орнитофауна Печорского Урала и Приуралья / С. К. Кочанов, Н. П. Селиванова // Вестник Челябинского государственного педагогического университета. – 2009. – № 9. – С. 329–340.

Кочанов, С. К. Структура орнитофауны верхней Печоры / С. К. Кочанов, Н. П. Селиванова // Поволжский экологический журнал. – 2011. – № 3. – С. 336–343.

Кочанов, С. К. Современное состояние и динамика фауны птиц северной части Урала (западный макросклон) / С. К. Кочанов, Н. П. Селиванова // Горные

экосистемы и их компоненты : материалы IV международной конференции, посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А. К. Темботова и 80-летию Абхазского гос. ун-та. – Нальчик, 2012. – С. 104–105.

Луговой, А. Е. О проведении учетов птиц в городе / А. Е. Луговой, М. И. Майхрук // География и экология наземных позвоночных. – Владимир, 1974. – Вып. 2. – С. 53–59.

Минеев, О. Ю. К фауне птиц бассейна реки Индига / О. Ю. Минеев, Ю. Н. Минеев, С. А. Рыжов // Русский орнитологический журнал. – 2000. – Экспресс-выпуск № 115. – С. 18–23.

Минеев, Ю. Н. Околоводные птицы тундр европейского северо-востока СССР / Ю. Н. Минеев // Фауна и экология птиц и млекопитающих европейского северо-востока СССР : сборник научных трудов / отв. ред. И. В. Забоева. – Сыктывкар, 1982. – С. 29–39. (Труды Коми филиала АН СССР ; № 51).

Минеев, Ю. Н. Динамика летней миграции чайковых птиц в дельте Печоры и Печорской губе / Ю. Н. Минеев, О. Ю. Минеев, Г. Л. Накул // Русский орнитологический журнал. – 2003. – Т. 12, экспресс-выпуск № 248. – С. 1450–1457.

Минеев, Ю. Н. Распределение и численность чайковых птиц в Малоземельской тундре / Ю. Н. Минеев, Г. Л. Накул // Вестник Поморского университета. – 2005. – № 1 (7)/205. – С. 84–91.

Минеев, Ю. Н. Птицы прибрежно-морских экосистем Баренцева моря / Ю. Н. Минеев, О. Ю. Минеев // Север : Арктический вектор социально-экологических исследований / отв. ред. В. Н. Лаженцев. – Сыктывкар, 2008. – С. 258–281.

Минеев, Ю. Н. Птицы Малоземельской тундры и дельты р. Печоры / Ю. Н. Минеев, О. Ю. Минеев ; отв. ред. А. И. Шепель. – Санкт-Петербург, 2009. – 264 с.

Минеев, Ю. Н. Птицы Большеземельской тундры и Югорского полуострова / Ю. Н. Минеев, О. Ю. Минеев ; отв. ред. А. И. Шепель. – Санкт-Петербург, 2012. – 384 с.

Минеев, О. Ю. Птицы бассейна реки Воркуты и среднего течения реки Усы (Большеземельская тундра) / О. Ю. Минеев, Ю. Н. Минеев // Русский орнитологический журнал. – 2016. – Т. 25, № 1264. – С. 997–1012.

Михеев, А. В. Материалы к изучению перелетов птиц СССР / А. В. Михеев // Ученые записки Московского государственного педагогического института. – Москва, 1953. – Т. 74. – С. 13–146.

Морозов, В. В. Новые данные по фауне и распределению птиц на востоке Большеземельской тундры / В. В. Морозов // Орнитология. – 1987. – Вып. 2. – С. 134–147.

Накул, Г. Л. Летние перемещения чайковых птиц на побережье Баренцева моря (устье р. Вельт) / Г. Л. Накул // Миграция животных на европейском северо-востоке России : сборник научных трудов / отв. ред. А. А. Естафьев. – Сыктывкар, 2004. – С. 46–53. (Труды Коми НЦ УрО РАН ; № 175).

Накул, Г. Л. Современное состояние численности и размещения чайковых птиц в Малоземельской тундре / Г. Л. Накул // Север : Арктический вектор социально-экологических исследований / отв. ред. В. Н. Лаженцев. – Сыктывкар, 2008. – С. 276–280.

Нейфельд, Н. Д. Птицы юго-восточной части Республики Коми / Н. Д. Нейфельд, В. В. Теплов // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири : сборник статей / отв. ред. В. К. Рябицев. – Екатеринбург, 2000. – С. 132–154.

Новиков, Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г. А. Новиков. – Москва, 1953. – 502 с.

Паровщиков, В. Я. Систематический список птиц г. Архангельска и его окрестностей / В. Я. Паровщиков // Природа и соц. хоз-во. – 1941. – Вып. 8, ч. 2. – С. 355–366.

Портенко, Л. А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала / Л. А. Портенко ; отв. ред. Е. Н. Павловский. – Москва, 1937. – 240 с.

Равкин, Ю. С. К методике учета птиц лесных ландшафтов / Ю. С. Равкин // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (северо-восточная часть) : сборник статей / отв. ред. А. А. Максимов. – Новосибирск : Наука, 1967. – С. 66–75.

Сдобников, В. М. Распределение млекопитающих и птиц по типам местообитаний в Большеземельской тундре и на Ямале / В. М. Сдобников. – Ленинград, 1937. – 85 с. – (Труды Всесоюзного Арктического института ; т. 92).

Теплова, Е. Н. Птицы района Печоро-Илычского заповедника / Е. Н. Теплова // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника / Отв. ред. О. И. Семенов-Тянь-Шанский. – Сыктывкар : Коми книжное издательство, 1957. – Вып. 6. – С. 5–115.

Успенский, С. М. Количественный учет наземных птиц в тундре / С. М. Успенский // Орнитология. – 1960. – Вып. 3. – С. 55–70.

Успенский, С. М. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и их охрана / С. М. Успенский // Охрана природы и озеленение. – 1960. – Вып. 2. – С. 47–53.

Юдин, К. А. Ржанкообразные Charadriiformes. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae / К. А. Юдин, Л. В. Фирсова // Фауна России и сопредельных стран. Птицы. – Санкт-Петербург, 2002. – Ч. 1, т. 2, вып. 2. – 667 с.

Seebhom, H. Notes on the birds of the Lower Pechora / H. Seebhom, J. A. Harvie Brown // Ibis. Separ. – 1876. – P. 1–90.

Seebhom, H. Siberia in Europe. A visit to the valley of the Pechora, in North-East Russia / H. Seebhom. – L., 1880. – 311 p.

Seebhom, H. Birds of Siberia. A record of a naturalist visits to the valleys of the Pechora and Yenisei / H. Seebhom. – L., 1901. – 514 p.

Brown, J. A. Harvie. Sketch of the ornithology of the Lower Pechora / J. A. Harvie Brown // Proc. Nat. Hist. Soc. of Glasgow. – 1876. – January 25th. – P. 44–56.

Brown, J. A. Harvie. On the distribution of birds in North Russia / J. A. Harvie Brown // Ann. a. Mag. Natur. Hist. – 1877. – Vol. 19, N 112. – Ser. 4th. – P. 277–290.

## ECOLOGY OF COMMON GULL (*LARUS CANUS HEINEI*) ON THE EUROPEAN NORTH-EAST OF RUSSIA

S.K. Kochanov, O.Yu. Mineev, Yu.N. Mineev, G.L. Nakul

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktывkar*

*Key words:* common gull, distribution, migration, breeding biology

*Summary.* The data for this article was gathered in the taiga zone of the Komi Republic, in Nenets Autonomous District and in Northern, Subpolar and Polar Urals during 1979–2016.

Current distribution, breeding borders and migration of subspecies of common gull *Larus canus heinei* was studied in the European North-East of Russia. Gull's migration is held mostly through the main river basins. Principal wintering areas are located in Northern, Eastern and Western Europe. Counts of gull population number and density were conducted from taiga zone to costal tundra. Population density of common gull in taiga zone was 0.3–7 ind./km<sup>2</sup> and in tundra zone – 0.1–1 ind./km<sup>2</sup>.

The main breeding zones are related with certain habitats associated with lake-river complexes. Concentration of nesting gulls in colonies is connected with rich feeding resources. Birds prefer to nest mainly in separate pairs in tundra, but in taiga, they prefer to nest in incompact colonies on sandy islands and river banks. Breeding season for common gull in tundra starts in the beginning of June and ends in August and in taiga – in the beginning of May till July. There are two or three eggs in the nest. Insects and rodents are the main feeding base for gulls in tundra. Soil insects in waste deposits and invertebrates on sandy river banks are the feeding base for the birds in taiga.

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПЕНОЧКИ-ТЕНЬКОВКИ (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA*) НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ ПО ДАННЫМ ISSR-АНАЛИЗА

Н.П. Селиванова, А.А. Естафьев, И.О. Вележанинов, Д.М. Шадрин, Я.И. Пылина  
 Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
 Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар  
 E-mail: [selivanova@ib.komisc.ru](mailto:selivanova@ib.komisc.ru)

**Аннотация.** В силу особенностей расположения территории Республики Коми на стыке Европы и Азии характер орнитофауны данного региона определяют европейские и сибирские виды птиц. Пограничный эффект отчетливо проявляется на подвидовом уровне. На территории между Тиманским кряжем и западным макросклоном Урала около 20 видов птиц представлены европейскими и сибирскими формами. Один из них – пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*). Географическая неоднородность в распределении форм на территории региона была показана на основании данных акустического и морфологического анализа. Считается, что Республика Коми расположена в зоне перекрытия ареалов и возможной гибридизации восточно-европейской (*Ph. c. abietinus*) и сибирской (*Ph. c. tristis*) теньковок. Генетический полиморфизм теньковки на территории Республики Коми до настоящего времени остается практически не изученным. Авторами исследована внутривидовая изменчивость теньковки на основании результатов ISSR-анализа 17 образцов тканей птиц из разных частей Республики Коми. Проведенный анализ не выявил географических закономерностей дифференциации генетического разнообразия ни в широтном, ни в долготном отношении. Можно предположить, что генетически все теньковки региона являются представителями одной, предположительно сибирской формы.

**Ключевые слова:** пеночка-теньковка, генетический полиморфизм, ISSR-анализ, Республика Коми

### Введение

Республика Коми занимает значительную часть таежной зоны европейского северо-востока России. В ландшафтном отношении территория региона делится на две неравные части. Ее восточная окраина представлена западными склонами Уральского хребта, имеющего и хорошо выраженную высотную поясность растительности, и расчлененность рельефа (отдельные горные вершины достигают абсолютных высот в 1600-1800 м над ур.м.). Остальную площадь занимает Восточно-Европейская равнина. Уральский хребет, вытянутый в меридиональном направлении на сотни километров, служит естественным рубежом, разъединяющим/соединяющим фауну Европы и Азии. Орнитофауна таежной зоны Республики Коми закономерно носит смешанный характер и представлена европейскими (23%) и сибирскими (22%) видами птиц. По Уралу и Приуралью проходит западная граница распространения ряда видов птиц сибирской орнитофауны: черногорлой завирушки (*Prunella atrogularis*), пеночки-зарнички (*Phylloscopus inornatus*), соловья-красношейки (*Luscinia calliope*), чернозобого (*Turdus atrogularis*) и пестрого (*Zoothera dauma*) дроздов. Из европейских видов восточный предел распространения в Приуралье находят клест-сосновик (*Loxia pytyopsittacus*) и лесная завирушка (*Prunella modularis*). В направлении с северо-запада на юго-восток через всю республику тянется Таманский кряж, представляющий собой полосу сглаженных возвышенностей высотой 200-250 м над ур.м. с отдельными обнажениями коренных пород, достигающими высот в 400-470 м над ур.м. Он служит водоразделом рек Мезени, Вычегды и Печоры. Между Уралом и Тиманом лежит Печорская низменность с пологим увалисто-холми-

стым рельефом. Здесь пограничный эффект Урала проявляется и на подвидовом уровне: встречаются европейские и сибирские формы рябчика (*Tetrastes bonasia bonasia* – *T. b. septentrionalis*), серого журавля (*Grus grus grus* – *Gr. gr. lilfordi*), большого кроншнепа (*Numenius arquata arquata* – *N. a. orientalis*), филина (*Bubo bubo ruthenus* – *B. b. sibiricus*), воробьиного сыча (*Glaucidium passerinum passerinum* – *Gl. p. orientale*), белоспинного дятла (*Dendrocopos leucotos leucotos* – *D. l. uralensis*), малого дятла (*Dendrocopos minor minor* – *D. m. kamtschatkensis*), трехпалого дятла (*Picoides tridactylus tridactylus* – *P. tr. crissoleucus*), полевого жаворонка (*Alauda arvensis arvensis* – *A. a. dulcivox*), обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris vulgaris* – *St. v. poltaratskyi*), белой трясогузки (*Motacilla alba alba* – *M. a. dukhnenensis*), кукши (*Perisoreus infaustus infaustus* – *P. i. rogosowi*), сойки (*Garrulus glandarius glandarius* – *G. gl. brandtii*), кедровки (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes* – *N. c. macrorhynchos*), пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita abietinus* – *Ph. c. tristis*), малой мухоловки (*Ficedula parva parva* – *F. p. albicilla*), зарянки (*Erithacus rubecula rubecula* – *Er. r. tataricus*), сероголовой гаички (*Parus cinctus cinctus* – *P. c. lapponicus*), обыкновенного поползня (*Sitta europaea europaea* – *S. e. asiatica*), обыкновенной пищухи (*Certhia familiaris familiaris* – *C. f. daurica*), тростниковой овсянки (*Emberiza schoeniclus schoeniclus* – *Em. sch. passerine* (Естафьев, 1999)). К юго-западу от Тимана расположены Северные увалы, в рельефе которых преобладают волнистые и увалистые междуречья с наибольшими абсолютными высотами около 230-250 м над ур.м. По широте Северных увалов (примерно по 58-60 параллели) на европейском северо-востоке России проходит гра-

ница между северными и южными подвидами белой куропатки (*Lagopus lagopus fabalis* – *L. l. rossicus*), глухаря (*Tetrao urogallus kureikensis* – *T. u. volgensis*), желтой трясогузки (*Motacilla flava thunbergi* – *M. fi. beema*), пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus yakutensis* – *Ph. tr. acredula*). На севере региона (примерно по 65-67 параллели) проводят границу между тундровыми и таежными подвидами гуменника (*Anser fabalis fabalis* – *A. f. rossicus*), кулика-сороки (*Haematopus ostralegus ostralegus* – *H. o. longipes* (Степанян, 2003). Изучение внутривидового разнообразия популяций полиморфных видов представляет значительный интерес с зоогеографической точки зрения, позволяет выявлять закономерности формирования и особенности функционирования фауны региона. Одним из таких полиморфных видов является пеночка-теньковка.

Теньковка имеет обширный ареал, населяя большую часть Палеарктики. В настоящее время ее рассматривают как надвидовой комплекс, состоящий не менее чем из 11 форм (Phylogeny and species..., 1996; Old World Flycatchers..., 2006). В пределах ареала выявлено несколько зон вторичного контакта этих форм, обусловленных историей расселения теньковок в плейстоцене из нескольких рефугиумов (Назаренко, 1982, 1985). Одна из таких зон – область совместного обитания восточно-европейской и сибирской теньковок, протянувшаяся от п-ова Канин до Южного Урала (Марова, 1991, 1993, 2006, 2007; рис. 1).

В этой зоне встречаются особи теньковки, характеризующиеся морфологическими признаками, промежуточными между восточно-европейской и сибирской формами и «смешанным» пением, что может служить косвенным доказательством гибридизации (Марова, 1993, 2007, 2008). В 2007-2009 гг. были проведены исследования в юго-восточном и северо-западном пределах зоны симпатрии *Ph. c. abietinus* и *Ph. c. tristis* – в Республике Башкортостан (Южно-Уральский заповедник) и Архангельской области (Пинежский заповедник). Применение молекулярно-генетических методов (рестриционный анализ гена цитохрома b мтДНК и полногеномное секвенирование) в совокупности с морфологическим и акустическим анализом позволило установить гибридное происхождение более трети особей в исследованной популяции на юго-востоке (Южно-Уральский заповедник) и более половины – на северо-западе (Пинежский заповедник) зоны симпатрии и трактовать так называемую форму «*fulvescens*», которая является носителем переходных признаков, не как самостоятельный «западно-сибирский» подвид, а как результат гибридизации между восточно-европейской и сибирской формами вида (Степанян, 2003; Генетическая и вокальная..., 2009; Acoustic and genetical..., 2010; Ко-марова, 2010; Шипилина, 2014).

В центральной части зоны симпатрии, на территории Республики Коми, по данным морфологического и акустического анализа также были обнаружены особи теньковки, обладающие тремя возможными морфологическими вариантами окраски: типичным для сибирской, европейской форм и птицы с переходными признаками. Такую же неоднородность прослеживали и в биоакустических данных. Было установлено, что на северо-востоке и востоке республики преобладают особи, характеризующиеся сибирским морфотипом (77%) и вокальным диалектом (80%). Влияние европейского диалекта и морфотипа проявляется в южной и юго-восточной части республики. Данные о генетической изменчивости теньковки в регионе крайне скудны и затрагивают лишь северо-восточную часть региона, где абсолютно преобладают сибирские теньковки (Внутривидовая изменчивость..., 2014).

Целью настоящей работы стало выявление генетического полиморфизма пеночки-теньковки на территории Республики Коми.

#### Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 17 образцов тканей пеночки-теньковки из равнинной: северной (бассейн р. Усы); западной (р. Вашки); центральной (р. Вычегды) и южной (рек Лузы и Кобры); и горной: северо-восточной – Полярный Урал (р. Усы) и юго-восточной – Северный Урал (бассейн р. Уньи) частей Республики Коми, отобранные в гнездовые периоды 2008-2013 гг. Для сравнения использован один образец ткани близкородственного вида – пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) из бассейна р. Вашки. Данные по морфологии и акустике теньковок в бассейнах исследуемых рек приводятся по работе: Внутривидовая изменчивость..., 2014 (см. таблицу).

Генетическое разнообразие изучали с использованием ISSR-анализа (Inter Simple Sequence Repeats), применяемого в молекулярно-филоге-

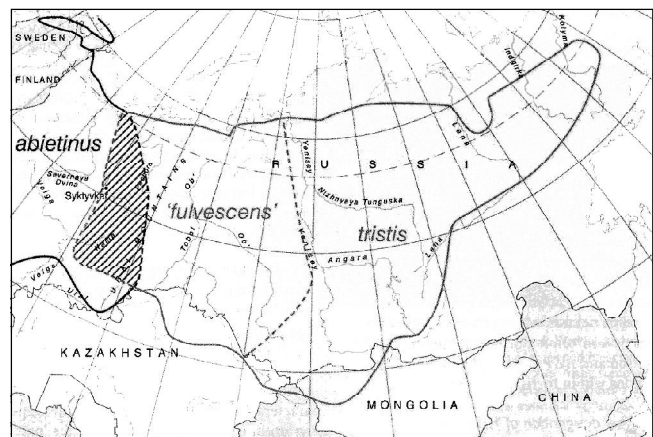


Рис. 1. Карта распространения *Phylloscopus collybita abietinus*, *Ph. c. fulvescens*, *Ph. c. tristis* и зона их предполагаемой гибридизации (по: Кривошапова, 2008).



Характеристики образцов, используемых в анализе

Номер пробы	Вид	Время сбора	Место сбора (бассейн реки)	Морфология	Акустика
1	<i>Phylloscopus collybita</i>	01.06.2012	Кобра		
2	"_"	13.06.2012	Кобра		
3	"_"	04.06.2013	Луза	-	-
4	"_"	05.06.2013	Луза		
5	"_"	05.06.2013	Луза		
6	"_"	27.06.2012	Унья		
7	"_"	30.06.2012	Унья		
8	"_"	09.07.2012	Унья		
9	"_"	09.07.2012	Унья		
10	"_"	10.07.2012	Унья		
11	"_"	27.06.2008	Уса		
12	"_"	01.07.2008	Уса		
13	"_"	28.06.2008	Уса		
14	"_"	06.07.2008	Уса		
15	"_"	27.06.2008	Уса		
16	"_"	10.06.2011	Вашка		
17	"_"	15.06.2013	Вычегда		
18	<i>Phylloscopus trochilus</i>	15.08.2010	Вашка	-	-

Примечание. Черный цвет – сибирский морфотип и диалект; белый – европейский морфотип и диалект; серый – промежуточные морфологические признаки и смешанный диалект.

нетических исследованиях для разделения на уровне от видов до индивидов (Банникова, 2004). Анализы выполнены на базе ЦКП «Молекулярная биология» Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Тотальную ДНК выделяли с помощью набора «FastDNA Spin Kit» (QBioGene, Канада) по протоколу производителя. Концентрацию ДНК определяли с помощью набора реактивов «Quant-iT PicoGreen dsDNA Assay Kit» (Thermo Fisher Scientific, США) на анализаторе жидкости «Флюорат-02-Панорама» (ООО «Люмэкс», Россия).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с помощью готовой смеси ScreenMix («Евроген», Россия) на амплификаторе Swift MiniPro («ESCO», Сингапур) с использованием следующей программы: предварительная денатурация – 5 мин при 95 °С; 40 циклов: денатурация – 30 с при 94 °С, отжиг – 30 с при 48 или 55 °С (в зависимости от праймера), элонгация – 40 с при 72 °С и финальная элонгация – 2 мин при 72 °С. ISSR-анализ проводили с использованием девяти праймеров: СТСТСТСТСАСАСАСА, GGТАGГТАGГТАGГТА, ССТАССТАССТАССТА, САССАССАССАССАС, GGATGGATGGATGGAT (UBC878), VHV GTGTGTGTGTGTGTGT (UBC890), GTGAGAGAGA

GAGAGAYT, AGAGAGAGAGAGAGAGGT, GAAG AAGAAGAAGAAGAA (UBC868).

Разделение продуктов амплификации осуществляли с помощью капиллярного электрофореза в автоматической станции «Experion» (BIO-RAD, США).

В анализ были включены фрагменты размером от 100 до 10000 п.н. Наличие или отсутствие фрагментов кодировали как «1» или «0» соответственно. Для контроля воспроизводимости результатов было выполнено два повтора ПЦР. В анализе использовали только фрагменты, воспроизводимые в обоих повторностях.

Уровень генетических отличий между образцами оценивали с помощью расчетов бинарной генетической дистанции в надстройке GenAlEx для MS Excel (Peakall, 2012). С помощью той же надстройки выполняли тест Мантела для оценки корреляции между генетической и географической дистанциями (Mantel, 1967). Кластерный анализ выполняли в программной среде R (R Development Core Team, 2008).

Также в программной среде R с помощью утилиты AFLPdat (Ehrich, 2006) был подготовлен файл с исходными данными для расчета в про-

грамме STRUCTURE (версия 2.3 (Inference of Population..., 2000). Дискриминантный анализ главных компонент (DAPC) и иерархическую кластеризацию выполняли с помощью пакета adegenet (Jombart, 2011). Анализ DAPC проводили с двумя вариантами группировки особей. В первом случае особи были разделены по географическому происхождению на шесть групп *Phylloscopus collybita* по бассейнам рек, на территории которых они были отловлены, и одну внешнюю группу – *Ph. trochilus*. Второй вариант группировки особей был осуществлен с помощью алгоритма k-средних (k-means). Кластеризация выполнена на основе модели, описанной в работе M. Jakobsson (2007), последовательно с двумя наборами настроек. Первый – «Admixture model» с данными о географическом происхождении образцов; второй – «Admixture model» с данными о группировке образцов по алгоритму k-средних (k-means). В обоих случаях количество начальных «холостых» итераций (burn-in period) составляло 20 000; количество итераций – 100 000. Программу с первым набором настроек запускали по 30 раз для каждого априорного значения числа кластеров (k) в диапазоне от 1 до 7. Для второго набора настроек запускали 30 раз при k = 2. Остальные настройки были указаны в соответствии с рекомендациями авторов программы для анализа доминантных маркеров (Documentation for STRUCTURE..., 2010).

Наиболее вероятное значение k определяли методом, предложенным в работе Detecting the number..., 2005 с помощью онлайн-сервиса CLUMPAK – Cluster Markov Packager Across K (CLUMPAK..., 2015). Результаты независимых запусков STRUCTURE объединяли с использованием программы Clumpp, визуализировали результаты с помощью программы Distruct в онлайн-сервисе CLUMPAK.

### Результаты и обсуждение

На основании полученных ранее данных о географической неоднородности популяции пеночки-теньковки по морфологическим и акустическим признакам (см. таблицу) мы предположили наличие зоны контакта между сибирской и восточно-европейской формами в южной и юго-восточной частях Республики Коми (бассейны рек Вычегды и верхней Печоры). В настоящей работе мы попытались найти доказательства разделения популяции на молекулярно-генетическом уровне. Для анализа генетической структуры теньковки мы использовали ISSR локусы особей с зоны предполагаемого контакта (бассейны рек Вычегды, Лузы, Кобры и Уньи) и мест, удаленных от нее к северу на расстояние от 100 до 300 км (реки Вашка, Уса).

Оценка уровня генетических отличий образцов на основе расчета бинарной генетической дистанции в надстройке GenAlEx для MS Excel

(Peakall, 2012) показала высокий уровень генетического полиморфизма исследуемой популяции. Генетическая дистанция составляет в среднем 38.8%, в максимуме достигает 56.5%. При этом среднее значение отличий между особями внутри условных географических групп совпадает со средним значением различий особей из разных условных географических групп (41.1%). Анализ генетических дистанций не выявил значительных отличий и между образцами *Phylloscopus collybita* и *Ph. trochilus* (42.5%). Об отсутствии корреляции между географическим расстоянием и генетическими дистанциями также свидетельствуют результаты теста Мантела ( $R^2 = 0.008$  (Mantel, 1967)).

Мы попытались провести более глубокий тематический анализ данных, применив кластерный анализ, выполненный в программной среде R (R Development Core Team, 2008). Визуализация генетических отличий между образцами с помощью дендрограммы не выявила тенденции к дифференциации образцов по их географической принадлежности (рис. 2). Образцы теньковки из северной, северо-восточной и центральной частей республики (14, 15 и 17) объединяются в кластер с «южными» теньковками (2, 4, 5). Теньковки из северной части региона (11, 13) попали в кластер с «юго-восточными» (6-10), «южными» (1, 3) и «западными» (16) теньковками. Кроме того, не наблюдается четкого разделения выборки по генотипическим признакам и между двумя видами пеночек. Образец 18 – пеночка-весничка – не обособливается в отдельный кластер, а объединяется в одну группу с пеночкой-теньковкой из северо-восточной части республики (бассейн р. Усы).

Для оценки возможного разделения особей на генетически обособленные кластеры был применен также метод дискриминантного анализа главных компонент (DAPC (Jombart, 2011) в двух вариациях. В первом случае в исходные данные для анализа была введена информация о разделении всех образцов на семь условных географических групп (шесть групп пеночки-теньковки, по бассейнам рек, на территории которых были отловлены, и одну – пеночки-веснички). Анализ проводили с использованием четырех главных компонент. На итоговой диаграмме рассеяния выделяются три крупных группировки с перекрывающимися центроидами (образцы с бассейнов рек Усы, Уньи, Лузы и Кобры (рис. 3). При этом центроид, представленный теньковками с севера и северо-востока республики (бассейна р. Усы), имеет значительные области наложения на центроиды теньковок из южной и юго-восточной частей Республики Коми, которые в свою очередь пересекаются и между собой. Подобный характер распределения не позволяет говорить о разделении выборки *Phylloscopus collybita* на отдельные группы. Обособлено от общей смешанной совокупно-

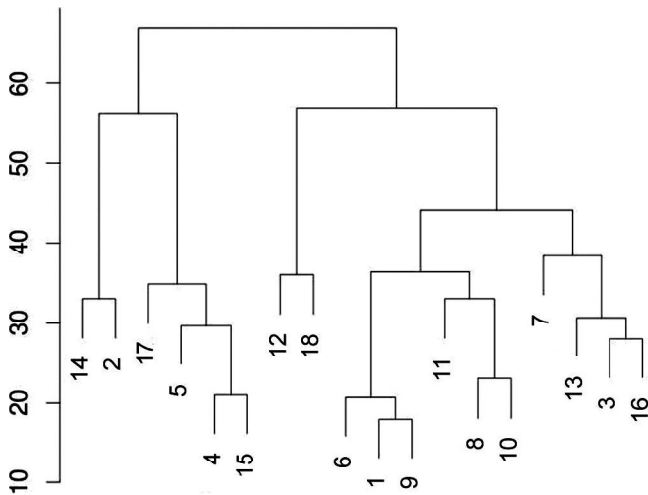


Рис. 2. Дендрограмма сходства ISSR локусов образцов *Phylloscopus* (R Development Core Team, 2008).

Условные обозначения. Образцы *Phylloscopus collybita* из равнинной: южной (1-5), северной (11, 13, 15), западной (16), центральной (17); и горной: юго-восточной (6-10), северо-восточной (12, 14) частей Республики Коми и *Ph. trochilus* (18).

сти отстоит представитель внешней группы – пеночка-весничка и теньковка с бассейна р. Вычегды.

При постановке задачи разделить совокупность исследованных особей без учета информации о происхождении образцов на кластеры наиболее

подходящим оказался алгоритм k-means. Анализ вероятности принадлежности каждой особи к одному из двух полученных кластеров осуществляли с помощью DAPC с использованием одной главной компоненты (Jombart, 2011). Однако при сопоставлении географического происхождения с результатами полученного разделения зависимости выявлено не было. В первую группу попали образцы теньковок с бассейнов рек Кобры (2), Лузы (4,5), Усы (14) и Вычегды (17), во вторую – все остальные образцы, включая представителя внешней группы – *Phylloscopus trochilus* (18 (рис. 4). Также не было выявлено соответствия полученной кластеризации с имеющимися данными по морфологической и акустической неоднородности популяции (см. таблицу). Таким образом, вероятность отнесения изученных особей *Phylloscopus* к одной из двух групп не подтвердилась.

Далее мы проверили возможность кластеризации образцов выборки с помощью Байсовских методов статистики. Для поиска наиболее вероятного числа кластеров (групп) k, на которые могла бы поделиться выборка, были применены два подхода обработки бинарной матрицы ISSR локусов особей *Phylloscopus* в программе STRUCTURE: метод, предложенный разработчиками программы (Documentation for STRUCTURE..., 2010, и метод, предложенный G. Evanno с соавторами (Detecting the number..., 2005). В обоих случаях наиболее вероятное значение k оказалось равным 2. Однако результаты проверки гипотезы о разделении совокупности особей на два генетически обособленных кластера в программе STRUCTURE как при введении в расчет данных о географическом происхождении образцов (рис. 5А), так и при группировке в соответствии с результатами обработки с помощью алгоритма k-means свидетельствуют об отсутствии кластеризации (рис. 5Б). Таким образом, и в первом, и во втором случае изучаемая популяция представляет собой результат смешения генотипических признаков без разделения на внутривидовые группы. Сходная картина «разделения» характерна для популяций из северо-западной и юго-восточной частей зоны симпатрии, где популяции также не обособлены и представляют собой результат гибридизации между родительскими формами (Шипилина, 2014). Кроме того, не наблюдается явного разделения и между популяциями двух видов пеночек. Внешняя группа (образец *Phylloscopus trochilus*) занимает на гистограмме промежуточное положение между образцами *Ph. collybita* (рис. 5А).

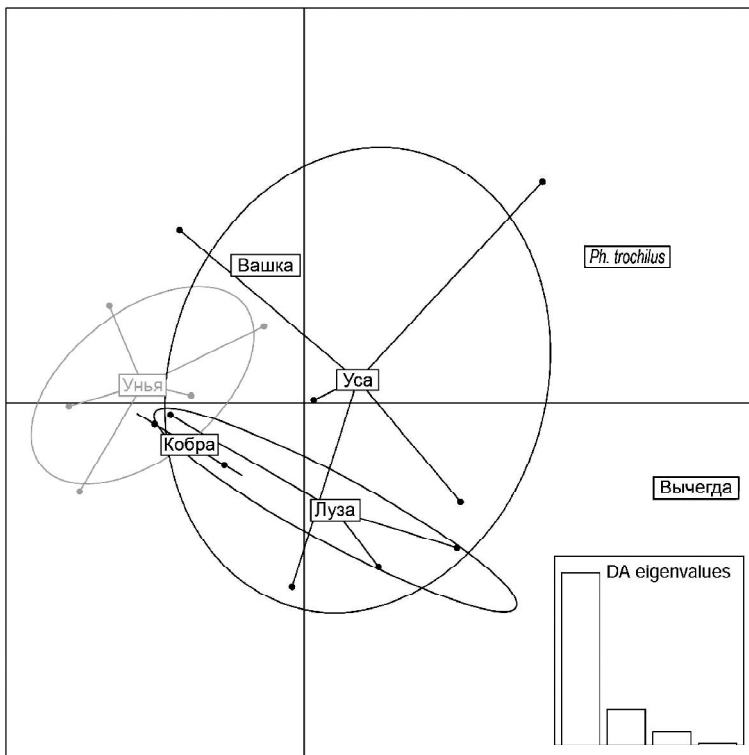


Рис. 3. Диаграмма рассеяния, построенная по результатам дискриминантного анализа главных компонент (Jombart, 2011) бинарной матрицы ISSR локусов шести групп *Phylloscopus collybita* и внешней группы – *Ph. trochilus*. Используются четыре главные компоненты. В правом нижнем углу диаграммы приведен график собственных величин дискриминантного анализа (discriminant analysis eigenvalues).

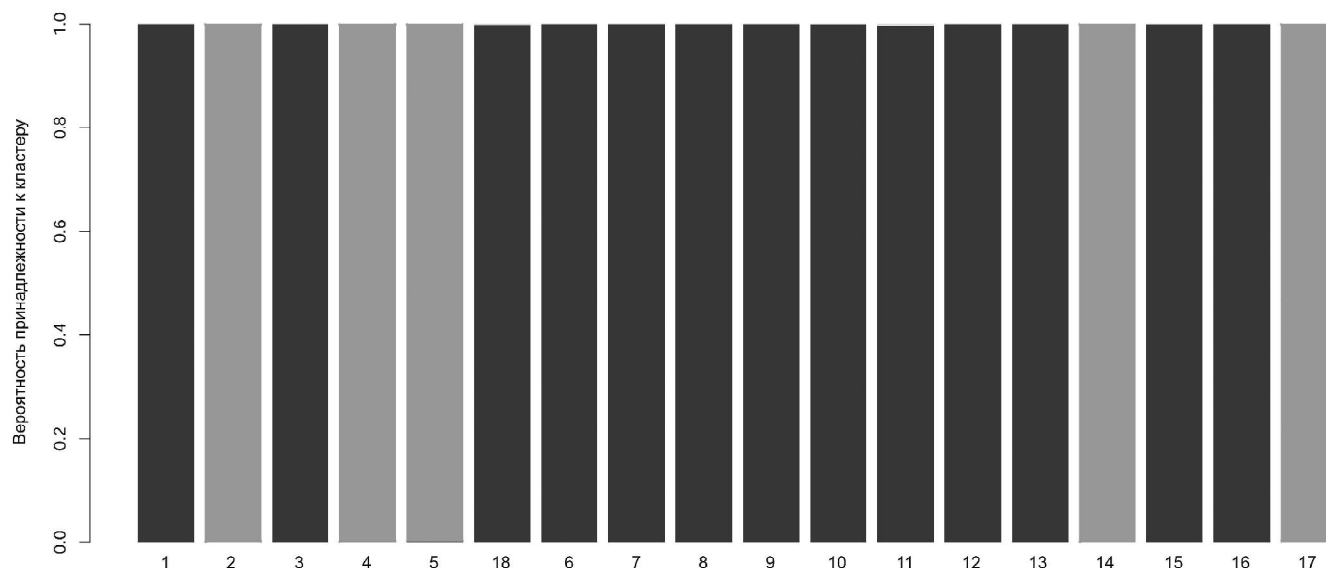


Рис. 4. Вероятность отнесения изученных особей *Phylloscopus* к одной из двух групп по результатам дискриминантного анализа главных компонент (Jombart, 2011) бинарной матрицы ISSR локусов двух групп *Phylloscopus collybita* (включая внешнюю группу – *Ph. trochilus*). Использована одна главная компонента. Отнесение особей к группам было определено по алгоритму k-средних. Цифрами обозначены номера образцов в соответствии с таблицей.

Математическая обработка данных и визуализация результатов ISSR-анализа различными методами свидетельствует об очень высоком уровне генетического полиморфизма популяции пеночки-теньковки на территории региона, при этом кластеризация по географическому принципу отсутствует. Следовательно, предположение о проведении границы между восточно-европейской и сибирской формами пеночки-теньковки в южной и юго-восточной частях республики не находит своего подтверждения. Отсутствие кластеризации в исследуемой выборке позволяет нам предположить, что все исследуемые особи теньковки являются представителями одной формы.

Ранее для образцов *Phylloscopus collybita* из бассейна р. Усы (образцы 11-15) была определена их принадлежность к сибирской форме (Внутривидовая изменчивость..., 2014). Генетическую идентификацию особей (принадлежность к митотипу *abietinus* или *tristis*) выполняли на основе рестрикционного анализа участка гена цитохрома b по протоколу, использованному для генотипирования особей из зоны симпатрии на Южном Урале (Генетическая и вокальная..., 2009). На основе этих данных можно предположить, что и все остальные образцы относятся к форме *tristis*. В пользу этой гипотезы могут свидетельствовать сведения о регистрируемом в настоящее время потоке сибирских генов на запад. Так, по данным Д. А. Шипилиной (2014), на юго-востоке зоны сим-

патрии преобладание сибирского генотипа прослеживается при анализе как митохондриальной (94.4%), так и яДНК (68.2%). В северо-западной части зоны признаки мтДНК также демонстрируют преобладание сибирского митотипа, по данным яДНК сибирские маркёры присутствуют у 59.4%, а также регистрации *Phylloscopus collybita tristis* и «*Ph. c. fulvescens*» в Европе в пролетный период, которые фиксируются начиная с середины XX в.

Следует отметить, что ISSR-анализ не позволил нам выявить и четких межвидовых отличий в исследуемой выборке. Образцы *Phylloscopus collybita* и *Ph. trochilus* в большинстве проведенных вариантов анализа, за исключением DAPC с использованием четырех главных компонент, находились в тесной связи друг с другом. Ранее

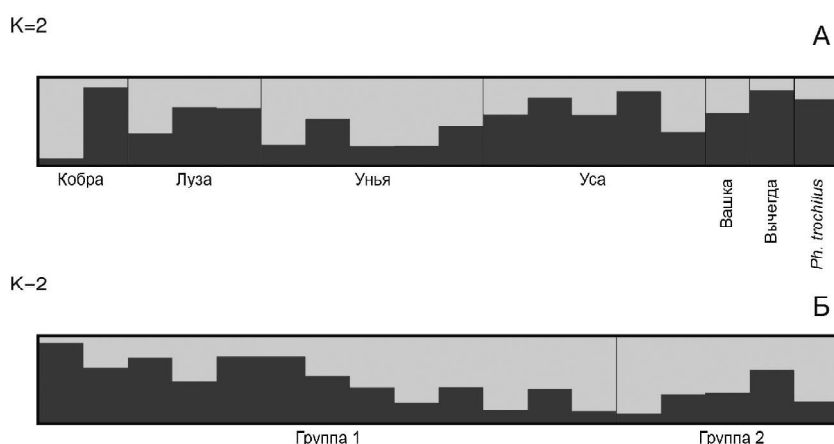


Рис. 5. Результаты байесовского анализа с помощью программы STRUCTURE (Documentation..., 2010) состава ISSR-локусов 17 образцов *Phylloscopus collybita* и одного образца *Ph. trochilus*: А – особи предварительно сгруппированы по географическому происхождению; Б – особи сгруппированы по алгоритму k-средних.

близкие филогенетические связи теньковки с восточной были показаны на мтДНК и яДНК (Amplified fragment..., 2002; Price, 2010).

### Заключение

Резюмируя изложенное, можно предположить, что территория Республики Коми находится в области соприкосновения восточно-европейской и сибирской форм теньковки, о чем свидетельствуют данные по морфологической и акустической неоднородности популяции. Однако исследования популяции с помощью молекулярно-генетических методов (ISSR-анализ) не выявили пространственной дифференциации особей на территории региона ни в широтном, ни в долготном отношении, как и выраженной кластеризации, не зависимой от происхождения образцов. Теньковки являются представителями одной, возможно, сибирской формы. Для надежного анализа распространения форм пеночки-теньковки на территории Республики Коми необходимо проведение исследований с использованием других методов популяционной генетики с привлечением данных аллопатических популяций вида из Восточной Европы и Восточной Сибири.

*Работа выполнена в рамках темы «Животный мир европейского северо-востока России в условиях хозяйственного освоения и изменения окружающей среды» № Гр 01201180857.*

### ЛИТЕРАТУРА

Внутривидовая изменчивость пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*, Sylviidae, Aves) в зоне симпатрии сибирской и восточно-европейской форм на территории Республики Коми (по морфологическим, акустическим и генетическим данным) / Н. П. Селиванова, Д. А. Шипилина, А. А. Естафьев, И. М. Марова // Бюллетень МОИП. – 2014. – Т. 119, вып. 2. – С. 3–16.

Генетическая и вокальная дифференциация в гибридных зонах певчих птиц: сибирская и европейская теньковки (*Phylloscopus [collybita] tristis* и *Ph. [c.] abietinus*) на Южном Урале / И. М. Марова, В. В. Федоров, Д. А. Шипилина, В. Н. Алексеев // Доклады Академии наук. – 2009. – Т. 427, № 6. – С. 848–850.

Комарова, А. Ф. Гибридная популяция восточно-европейской и сибирской форм пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita abietinus*, *Ph. (c.) tristis*) в Пинежском заповеднике / А. Ф. Комарова, Д. А. Шипилина // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сборник научных трудов / ред. Н. А. Черных. – Москва: Луч, 2010. – С. 239–243. – (Сборник трудов ежегодной Всероссийской научной конференции; вып. 12.)

Кривошапова, О. К. Подвидовой статус пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) в окрестностях Пинежского заповедника (на основании изучения структуры песни) [Электронный ресурс] / О. К. Кривошапова, В. А. Постникова // Вестник ВООП: Журнал биологического кружка Дарвиновского музея. – 2008. – Режим доступа: [http://www.ecosystema.ru/voop/works/v12\\_06.htm](http://www.ecosystema.ru/voop/works/v12_06.htm).

Марова, И. М. Гибридизация сибирской и восточно-европейской теньковок в зоне вторичного контакта / И. М. Марова // X Всесоюзная орнитологическая конференция: материалы конференции: в 2 ч. – Ви-

тебск-Минск: Наука и техника, 1991. – Ч. 1. – С. 105–107.

Марова, И. М. О гибридизации сибирской и восточно-европейской теньковок в зоне их симпатрии / И. М. Марова, В. В. Леонович // Гибридизация и проблема вида у позвоночных: сборник трудов зоологического музея МГУ. – Москва: Изд-во МГУ, 1993. – Т. 30. – С. 147–163.

Марова, И. М. Распределение вокальных диалектов сибирской и восточно-европейской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus* и *Ph. c. tristis*) в зоне симпатрии на Южном Урале / И. М. Марова // Орнитологические исследования в северной Евразии: тезисы докладов XII Международной орнитологической конференции. – Ставрополь: Ставропольский государственный университет, 2006. – С. 329–330.

Марова, И. М. Распределение вокальных диалектов и возможная гибридизация сибирской *Phylloscopus (collybita) tristis* и восточно-европейской теньковок *Phylloscopus collybita abietinus* в зоне вторичного контакта / И. М. Марова // Современные проблемы биологической эволюции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея: материалы конференции. – Москва: ГДМ, 2007. – С. 115–117.

Марова, И. М. Структура населения и распределение вокальных диалектов пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) на Южном Урале / И. М. Марова, В. Н. Алексеев // Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника. – Уфа: Принт Уфа, 2008. – Вып. 1. – С. 306–318.

Назаренко, А. А. Некоторые историко-биогеографические проблемы, связанные с Гималаями (на примере дендрофильной орнитофауны) / А. А. Назаренко // Журнал общей биологии. – 1985. – Т. 46, № 1. – С. 41–54.

Назаренко, А. А. О фаунистических циклах (вымирание – расселение – вымирание...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики / А. А. Назаренко // Журнал общей биологии. – 1982. – Т. 43, № 6. – С. 823–835.

Степанян, Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий / Л. С. Степанян; отв. ред. Д. С. Павлов. – Москва: Академкнига, 2003. – 808 с.

Шипилина, Д. А. Взаимоотношения восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus*, *Ph. (c.) tristis*) в зоне симпатрии: морфологические, биоакустические и генетические аспекты: автореферат диссертации кандидата биологических наук: защищена 13.10.2014 / Д. А. Шипилина. – Москва: ФАН, 2014. – 27 с.

Acoustic and genetical differentiation in a wide zone of hybridization between siberian and east-european chiffchaffs (*Phylloscopus [collybita] tristis*, *Ph. c. abietinus*) / I. M. Marova, V. V. Fedorov, D. A. Shipilina, V. N. Alekseev // 25-th International ornithological congress: abstracts. – Brazil: Campos do Jordao, 2010. – P. 125.

Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers / S. Bench, A. Helbig, M. Salomon, I. Seibold // Molecular Ecology, 2002. – N 11. – P. 473–381.

CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K [Электронный ресурс] / N. M. Kopelman, J. Mayzel, M. Jakobsson, N. A. Rosenberg, I. Mayrose // Molecular Ecology Resources, 2015. – Режим доступа: <http://clumpak.tau.ac.il/>.

Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // Molecular Ecology, 2005. – Vol. 14, N 8. – P. 2611–2620.

Documentation for STRUCTURE software : version 2.3. [Электронный ресурс] / J. K. Pritchard, W. Wen, D. Falush. – Режим доступа : [http://pritchardlab.stanford.edu/structure\\_software/release\\_versions/v2.3.4](http://pritchardlab.stanford.edu/structure_software/release_versions/v2.3.4).

Ehrich, D. AFLPdat : a collection of R functions for convenient handling of AFLP data / D. Ehrich // Molecular Ecology Notes. – 2006. – Vol. 6, N 3. – P. 603–604.

Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // Genetics. – 2000. – Vol. 155, N 2. – P. 945–959.

Jakobsson, M. CLUMPP : a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure / M. Jakobsson, N. A. Rosenberg // Bioinformatics. – 2007. – Vol. 23, N 14. – P. 1801–1806.

Jombart, T. ADEGENET 1.3-1 : new tools for the analysis of genome-wide SNP data / T. Jombart, I. Ahmed // Bioinformatics. – 2011. – Vol. 27, N 21. – P. 3070–3071.

Mantel, N. The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach / N. Mantel // Cancer Research. – 1967. – Vol. 27, N 2. – P. 209–220.

Old World Flycatchers to Old World Warblers / F. Bairlein, P. Alstrom, R. Aymi, P. Clement, A. Dyrce, G. Gargallo, F. Hawkins, S. Madge, D. Pearson, L. Svensson // Handbook of the birds of the World ; edit. : J. del Hoyo, A. Elliott, D. Christie. – Lynx Edition, 2006. – Vol. 11. – 798 p.

Peakall, R. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update / R. Peakall, P. E. Smouse // Bioinformatics. – 2012. – Vol. 28. – P. 2537–2539.

Phylogeny and species limits in the Palearctic Chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence / A. J. Helbig, J. Martens, I. Seibold, F. Henning, B. Schottler, M. Wink // Ibis. – 1996. – Vol. 138, N 4. – P. 650–666.

Price, T. D. The roles of time and ecology in the continental radiation of the Old World leaf warblers (*Phylloscopus* and *Seicercus*) / T. D. Price // Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences. – 2010. – Vol. 365. – P. 1749–1762.

R Development Core Team R : a language and environment for Statistical Computing [Электронный ресурс] / R Development Core Team // Vienna : The R Foundation for Statistical Computing, 2008. – Режим доступа : <http://www.gnu.org/licenses/old-licenses/gpl-2.0.html>.

## GENETIC POLYMORPHISM OF CHIFFCHAFF (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA*) IN THE KOMI REPUBLIC ACCORDING ISSR-ANALYSIS

N.P. Selivanova, A.A. Estafjev, I.O. Velegzhaninov, D.M. Shadrin, Y.I. Pylina

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

**Summary.** About 20 bird species are represented by European and Siberian forms in the Komi Republic. One of them is Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*). The Komi Republic is located in the zone of overlapping ranges and possible hybridization of *Ph. c. abietinus* and *Ph. c. tristis*. Geographic heterogeneity in the distribution of these forms has been identified according to the acoustic and morphological analysis. Genetic polymorphism of Chiffchaff in the Komi Republic is still little studied. Genetic variability of Chiffchaff was studied on nuclear DNA (ISSR-analysis) of 17 tissue samples of birds from different parts of the Komi Republic. The analysis did not reveal any geographic patterns of the genetic diversity. We expect that genetically all the Chiffchaffs in the Komi Republic represent one form, possibly *tristis*.

**Key words:** Chiffchaff, genetic polymorphism, ISSR, Komi Republic

**ФЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВЕРХОВКИ ОБЫКНОВЕННОЙ  
*LEUCASPIUS DELINEATUS* (HECKEL, 1843) КРУПНЫХ РЕЧНЫХ СИСТЕМ  
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

**Р.Р. Рафиков**

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки*

*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар*

E-mail: [rafikov@ib.komisc.ru](mailto:rafikov@ib.komisc.ru)

*Аннотация.* Проведено исследование верховки обыкновенной – *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), недавно обнаруженной в бассейне среднего течения р. Печоры. Анализ морфологических признаков свидетельствует о наличии географической изменчивости популяций из водоемов рек бассейна Вычегды и Печоры. Формирование таковой является результатом естественного расселения вида и его длительного обитания в условиях локальных ландшафтно-географических зон.

*Ключевые слова:* верховка обыкновенная *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), бассейн р. Печоры, фенотическое разнообразие, географическая изменчивость

### Введение

Интенсификация хозяйственной деятельности актуализирует проблемы биологических инвазий в водных экосистемах европейского северо-востока России. Основными механизмами расширения ареала различных видов рыб признаны саморасселение через искусственно созданные элементы водных экосистем, целенаправленная акклиматизация и непреднамеренная интродукция. В последнем случае представители чужеродной ихтиофауны попадают в водоемы рыбоводных хозяйств вместе с рыбопосадочным материалом (Биологические..., 2004). Один из таких примеров – представитель понтокаспийского фаунистического комплекса *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), или верховка обыкновенная (Терещенко, 2004; Естественные..., 2010; Корляков, 2010; Recent releases..., 2010). Географическим барьером для распространения данного вида рыб на азиатскую часть территории России являются Уральские горы. Однако существуют сведения об ее непреднамеренной интродукции с последующим распространением в различных водоемах Сибири (Корляков, 2010; Интересова, 2012; Попов, 2012; Понкратов, 2013). Основная причина этого явления – развитие сети рыбоводных хозяйств.

На территории Республики Коми создан ряд малых водохранилищ, комплексное освоение которых способствовало развитию товарного рыбоводства. Это повышает риск непреднамеренной интродукции рыб в водоемы региона. Так, на акватории водоема-охладителя Печорской ГРЭС (среднее течение р. Печоры) с 1985 по 1997 г. действовало тепловодное рыбоводное хозяйство. В результате деятельности предприятия в указанном водоеме сформировались локальные самоподдерживающиеся группировки *Leucaspius delineatus*, а также уклейки – *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) и карпа – *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Рафиков, 2014; Молекулярно-генетический..., 2015). В то же время находки верховки в некоторых пойменных водоемах и малых реках

МО ГО «Печора» свидетельствуют о ее длительном обитании в среднем течении р. Печоры (Бознак, 2009).

Цель исследования – определить, является ли популяция верховки обыкновенной в бассейне р. Печоры интродуцированной либо обитает здесь длительное время. Решение данного вопроса позволяет расширить представление о путях формирования рыбного населения рек европейского северо-востока России.

### Материалы и методы

Исследованы выборки рыб из среднего течения р. Печоры: 30 экз. из холодноводной части водоема-охладителя Печорской ГРЭС (координаты: N 065°06'58.5", E 057°21'13.0") и 30 экз. из озера (см. рисунок), находящегося на удалении 15 км в пойме р. Печоры (координаты: N 065°07'57.6", E 057°04'15"). Для сравнительного анализа из наиболее близкой части нативного ареала (среднее течение р. Вычегды) отловлено 30 экз. в водохранилище у пос. Нювчим (координаты: N 061°23'41.5", E 050°45'16.2").

Ихтиологический материал обработан по схеме полного морфологического анализа (Правдин, 1966), но в данной работе использована группа наиболее стабильных в онтогенезе меристических признаков. Достоверность различий средних значений признаков в выборках рыб определяли дисперсионным анализом (ANOVA) с применением апостериорного теста Тьюки. Применен показатель общего фенотипического разнообразия Животовского ( $\mu$ ), рассчитанный на основании восьми меристических признаков (Животовский, 1980).

### Результаты

Величины и диапазон изменчивости большинства счетных показателей представленных выборок верховки укладываются в их видовые стандарты (Берг, 1949; Атлас..., 2003) или незначительно выходят за эти пределы (табл. 1).

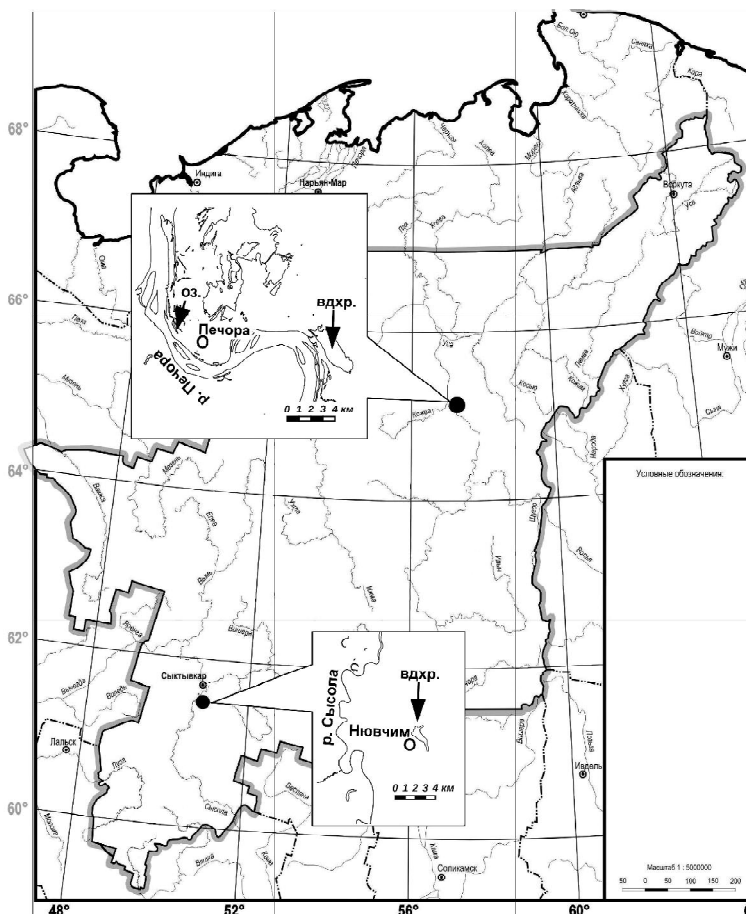
Обнаружено закономерное увеличение количества элементов меристических признаков, связанных с общей метамерией тела (количество позвонков, прободенных и поперечных рядов чешуй в боковой части тела), по направлению на северо-восток. Проведенный дисперсионный анализ показал высокий уровень статистической значимости ( $p < 0.001$ ) для указанных признаков.

Среднее число морф, оцененное с помощью индекса Животовского ( $\mu$ ), уменьшается в том же направлении (табл. 2). Так, рыбы бассейна р. Печоры характеризуются снижением морфологического разнообразия по сравнению с рыбами из бассейна р. Вычегды. Достоверно отличаются выборки 1-2 ( $p < 0.05$ ) и 1-3 ( $p < 0.05$ ).

### Обсуждение результатов

Давление отбора в течение исторически длительного периода времени приводит к внутривидовой дифференцировке разобщенных популяций вида. Это общеизвестный механизм аллопатрического видообразования, который и явился причиной формирования изменчивости морфологических признаков популяций верховки из бассейнов рек Вычегды и Печоры.

Известно, что количество элементов в некоторых морфологических структурах рыб связано с температурой, при которой протекает ранний онтогенез, коррелирующей с широтой местности (Ершов, 2003; Павлов, 2007). В качестве сопутствующих факторов могут выступать термический режим или тип водоема, генетические особенности и миграционная активность в популяции. Тем не менее, среднее число позвонков у особей в популяции отражает наследственную норму реакции, сформировавшуюся в процессе адаптации вида к условиям локальной ландшафтно-географической зоны (Кожара, 1996).



Карта-схема расположения водоемов, где отловлена верховка.

Территория северного склона Русской равнины подвергалась масштабным геологическим событиям, что отразилось на формировании гидрографической сети и ее ихтиофауны (Зверева, 1969; Соловкина, 1975). Расселение верховки по территории европейского северо-востока России могло происходить при отступании льдов максимального оледенения. В этот период гидрографическая сеть региона была представлена системой приледниковых озер. Участок среднего течения р. Печоры состоял из крупных озер: Троицко-Печорского, Лебяжского и Усинского. До формирования

Таблица 1

Характеристика меристических признаков выборок верховки обыкновенной из исследованных водоемов Республики Коми

Счетные признаки – число	Водоем (№ выборки)			Номинативная форма (Атлас..., 2003)
	Новичимское водохранилище (№ 1)	Холодноводная часть водоема-охладителя ПГРЭС (№ 2)	Озеро в пойме р. Печора (№ 3)	
	Значения признаков (min-max / M ± m)			
Прободенных чешуй в боковой линии	0-7/3.50 ± 0.39	8-15/11.17 ± 0.32	6-12/8.63 ± 0.25	0-19
Поперечных рядов чешуй	40-48/43.67 ± 0.36	42-49/46.40 ± 0.31	42-48/45.10 ± 0.26	40-50
Лучей в спинном плавнике	8-9/8.10 ± 0.06	8-9/8.03 ± 0.03	8/8.00 ± 0.00	7-9
Лучей в анальном плавнике	11-13/12.10 ± 0.09	11-13/12.10 ± 0.10	11-13/11.83 ± 0.10	10-14
Лучей в брюшном плавнике	7-8/7.20 ± 0.07	7-9/7.87 ± 0.09	7-8/7.53 ± 0.09	–
Лучей в грудном плавнике	12-15/13.90 ± 0.11	14-15/14.17 ± 0.07	13-15/13.77 ± 0.10	–
Тычинок на первой жаберной дуге	13-16/14.70 ± 0.13	15-17/15.90 ± 0.12	13-17/15.00 ± 0.15	10-17
Позвонков	39-40/39.37 ± 0.09	39-42/39.63 ± 0.12	39-41/39.97 ± 0.10	38-40



Таблица 2

Показатель общего фенотипического разнообразия ( $\mu$ ) исследованных выборок верховки

Водоем (№ выборки)	Среднее число морф ( $\mu$ ) и ошибка среднего значения
Нювчимское водохранилище (1)	3.65 ± 0.10
Холодноводная часть водоема-охладителя ПГРЭС (2)	3.35 ± 0.09
Пойменное озеро р. Печоры (3)	3.34 ± 0.09

ния Камо-Печоро-Вычегодских водоразделов часть их стока была направлена в р. Каму. Существует предположение, что в теплые фазы постледникового представители понтокаспийского фаунистического комплекса (например, верховка, красноперка и лещ) могли иметь более широкое распространение в бассейне Северного Ледовитого океана (Никольский, 1943).

Таким образом, анализ морфологических признаков свидетельствует о наличии географической изменчивости *Leucaspius delineates* водоемов рек Вычегды и Печоры. Это является результатом саморасселения вида с длительной изоляцией в различных условиях локальных ландшафтно-географических зон.

Для расширения знания о формировании рыбного населения бассейнов рек европейского северо-востока России представляет интерес изучение ареала, морфобиологических особенностей и генетической структуры изолированных популяций некоторых видов понтокаспийского фаунистического комплекса. К ним относится красноперка, считающаяся ледниковым реликтом в бассейне р. Северной Двины (Соловкина, 1969; Бознак, 2008), и верховка обыкновенная, находки которой ассоциированы с территориями распространения древних приледниковых озер (Зверева, 1955; Молекулярно-генетический..., 2015).

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы НИР отдела экологии животных «Животный мир европейского северо-востока России в условиях хозяйственного освоения и изменения окружающей среды», № Гр РК 115012860088, № ФАНО (ИСГЗ) 0414-2014-0006, при частичной поддержке гранта Президиума РАН: 15-12-4-43.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас пресноводных рыб России : в 2 т., т. 1 / под ред. Ю. С. Решетникова. – Москва : Наука, 2003. – 379 с.

Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран : в 4 т., т. 2 / Л. С. Берг. – Москва : Изд-во АН СССР, 1949. – С. 469–925.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А. Ф. Алимов, Н. Г. Богущкая, М. И. Орлова, В. Ф. Зайцева [и др.]. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 436 с.

Бознак, Э. И. Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* притоков реки Северная Двина / Э. И. Бознак // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 3. – С. 427–429.

Бознак, Э. И. О находках уклейки (*Alburnus alburnus*) и верховки (*Leucaspius delineatus*) в водоемах бас-

сейна р. Печора / Э. И. Бознак, Р. Р. Рафиков // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере : материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием, 16–20 ноября 2009 г., Сыктывкар / редкол.: А. И. Таскаев, М. М. Долгин, А. А. Колесникова [и др.]. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2009. – С. 34–35.

Ершов, Н. П. О географической изменчивости меристических признаков у бельдюги *Zoarces viviparus* (L.) и керчака *Myoxocephalus scorpius* (L.) / Н. П. Ершов // Вестник Санкт-Петербургского университета, Серия 3. Биология. – 2003. – № 4. – С. 64–72.

Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области / Н. Л. Болотова, А. Ф. Ковалова, М. Я. Борисов, Н. В. Думнич // Российский журнал биологических инвазий. – 2010. – № 3. – С. 13–32.

Животовский, Л. А. Показатели внутривидового разнообразия / Л. А. Животовский // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. 41, № 6. – С. 828–836.

Зверева, О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР / О. С. Зверева. – Ленинград : Наука, 1969. – 279 с.

Зверева, О. С. Рыбные богатства Коми АССР и пути их освоения / О. С. Зверева, Е. С. Кучина, Л. Н. Соловкина. – Сыктывкар : Коми книжное издательство, 1955. – 106 с.

Интересова, Е. А. Верховка *Leucaspius delineatus* (Cyprinidae) в водоемах юга Западной Сибири / Е. А. Интересова // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52, № 3. – С. 352–357.

Кожара, А. В. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб / А. В. Кожара, Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов // Вопросы ихтиологии. – 1996. – Т. 36, вып. 2. – С. 179–94.

Корляков, К. А. Продукционная и паразитологическая характеристика чужеродных короткоцикловых рыб водоемов восточного склона Южного Урала / К. А. Корляков, К. А. Дубчак // Экология. – 2010. – № 4. – С. 312–316.

Молекулярно-генетический анализ верховки обыкновенной – *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) из водоемов Республики Коми / Р. Р. Рафиков, Д. М. Шадрин, Я. И. Пылина, И. Ф. Чадин, А. П. Новоселов // Известия Коми НЦ УрО РАН. – 2015. – № 2 (22). – С. 31–39.

Никольский, Г. В. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря / Г. В. Никольский // Зоологический журнал. – 1943. – Т. 22, № 1. – С. 27–32.

Павлов, Д. А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д. А. Павлов. – Москва : ГЕОС, 2007. – 264 с.

Понкратов, С. Ф. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейн ангарских водохранилищ / С. Ф. Понкратов // Российский журнал биологических инвазий. – 2013. – № 4. – С. 59–69.

Попов, П. А. Характеристика ихтиоценозов водохранилищ Сибири / П. А. Попов // География и природные ресурсы. – 2012. – № 3. – С. 77–84.

Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – Москва : Пищепромиздат, 1966. – 376 с.

Рафиков, Р. Р. Особенности морфологии и биологии локальной популяции карпа (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) в бассейне реки Печора / Р. Р. Рафиков // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докладов XII Всероссийской молодежной научной конференции, 6–10 апреля 2015 г., Сыктывкар / редкол.: С. В. Дёгтева, А. Ф. Осипов. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2015. – С. 71–75.

Рафиков, Р. Р. Особенности рыбного населения индустриального водоема в бассейне р. Печора / Р. Р. Рафиков // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения : материалы докладов V Всероссийской конференции с международным участием, 23–27 июня 2014 г., Апатиты : в 3 ч. / отв. редакторы Г. А. Евдокимова, О. И. Вандыш. – Апатиты, 2014. – Ч. 2. – С. 212–215.

Рафиков, Р. Р. Формирование рыбного населения искусственных водных объектов Республики Коми / Р. Р. Рафиков // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докладов XIX Всероссийской молодежной научной конференции, 4–8 апреля 2012 г., Сыктывкар / редкол.: С. В. Дёгтева, О. Е. Валуйских, И. В. Новаковская. – Сыктывкар, 2012. – С. 94–96.

Соловкина, Л. Н. О находках серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)) и краснопёрки (*Scardi-*

*nus erythrophthalmus* (L.) на европейском северо-востоке СССР / Л. Н. Соловкина // Вопросы ихтиологии. – 1969. – Т. 9, вып. 5 (58). – С. 945–948.

Соловкина, Л. Н. Рыбные ресурсы Коми АССР / Л. Н. Соловкина. – Сыктывкар : Коми книжное издательство, 1975. – 168 с.

Терещенко, В. Г. Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования / В. Г. Терещенко, О. В. Терещенко, Л. И. Трифонова // Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т. 44, № 5. – С. 619–631.

Recent releases and dispersal of non-native fishes in England and Wales, with emphasis on sunbleak *Leucaspis delineatus* / G. Zieba, G. H. Copp, G. D. Davies, P. Stebbing, K. J. Wesley, J. R. Britton // Aquatic Invasions. – 2010. – N 5. – P. 155–161.

## PHENETIC DIVERSITY OF SUNBLEAK *LEUCASPIUS DELINEATUS* (HECKEL, 1843) POPULATIONS OF LARGE RIVER SYSTEMS OF EUROPEAN NORTH EAST OF RUSSIA

R.R. Rafikov

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktывkar*

**Summary.** Results of the study of morphological diversity of *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) populations in the large river systems of the European North-East of Russia are presented in this paper.

This species belongs to pontokaspian fauna complex and lives in the Vychegda and Kama rivers basins. Recent findings in several streams in the middle course of the Pechora River allow to extend its distribution area to the north-east. In this region, the Pechora power station cooling reservoir is located, which is used for fish farming. The main part of its fish community consists from naturalized species – carp *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 and bleak *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758). Sunbleak (*Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843)) of the Pechora River can be attributed to alien species. On the other hand, its resettlement could take place after decrease of maximum glacial ice when the hydrographic net of the region was represented by a system of glacial lakes flowing to the Vychegda and Kama rivers.

Obtained data revealed an increase of the number of elements in some meristic characteristics (number of vertebrae, perforated scales and transverse rows of scales on the side body part) moving north-east. Phenetic diversity of sunbleak population estimated by Zhivotovsky index ( $\mu$ ) decreases in the same direction. Accumulation of this type of variability in different population is the result of the species areal expansion with long term isolation in the local landscapes and geographical zones with different environment. This study demonstrates significant connection in contact zone between the Pechora and Vychegda river basins.

**Key words:** sunbleak *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843), Pechora river basin, phenetic diversity, geographical variability

**СУММАРНАЯ ЭМИССИЯ МЕТАНА НА КРУПНОБУГРИСТОМ БОЛОТЕ КРАЙНЕСЕВЕРНОЙ ТАЙГИ В ТЕПЛЫЙ ПЕРИОД ГОДА****М.Н. Мигловец, С.В. Загирова, Н.Н. Гончарова, О.А. Михайлов***Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар  
E-mail: miglovets@ib.komisc.ru*

*Аннотация.* В работе представлены результаты измерений потоков метана с поверхности крупнобугристого болота крайнесеверной тайги. Установлены факторы, регулирующие интенсивность эмиссии  $\text{CH}_4$  в основных типах сообществ исследованного участка болота. Сезонная динамика потоков метана на болоте смоделирована с использованием регрессионных уравнений. Суммарная эмиссия метана за сезон в пушицево-сфагновых мочажинах составила 11.8-13.7 гС- $\text{CH}_4$  м<sup>-2</sup>. Слабым источником поступающего в атмосферу метана были торфяные пятна на мерзлотном бугре (0.5 гС- $\text{CH}_4$  м<sup>-2</sup>), а кустарничково-лишайниковые сообщества характеризовались незначительным стоком (-0.5 гС- $\text{CH}_4$  м<sup>-2</sup>). Были получены сходные результаты оценки суммарной эмиссии метана с использованием медианы скорости потоков и регрессионных уравнений.

*Ключевые слова:* крупнобугристое болото, потоки метана, мерзлотный бугор

**Введение**

Торфяные болота занимают 19% территории криолитозоны, а запасы почвенного углерода в них составляют 277.3 Пг (Soil..., 2009). Торфяные почвы являются источником природного метана, образующегося в процессе метаболизма метаногенных архей в анаэробных условиях. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о значительной эколого-географической вариабельности эмиссии метана в атмосферу в болотных экосистемах Субарктики. Так, суммарное поступление метана в атмосферу из мерзлых болот Финляндии зависело от типа ландшафта и варьировало от 0.1 до 32.4 гС- $\text{CH}_4$  м<sup>-2</sup> в год (Annual..., 2003). На бугристых болотах Аляски в мочажинах суммарная эмиссия соответствовала 7.5 гС- $\text{CH}_4$  м<sup>-2</sup> в год, а на буграх поток метана был направлен из атмосферы в сообщества растений (Controls..., 1996). В тундровых болотах Республики Коми за вегетационный сезон эмиссия метана менялась от 0.2 до 13.6 гС- $\text{CH}_4$  м<sup>-2</sup> (Carbon..., 2004).

Для количественной оценки суммарного потока метана чаще всего используют математические модели, основываясь на результатах камерных измерений. В этом случае точность оценки зависит от количества и качества эмпирических данных, использованных в модели. В работе Г.Г. Суворова и М.В. Глаголева (2007) обоснован принцип расчета суммарной величины потока метана по медиане за сезон для болота подзоны средней тайги. Показана слабая чувствительность медианы к отклонениям от стандартных условий и высокая ее эффективность для широкого класса распределений. Полученные авторами результаты адекватно отражали имеющиеся эмпирические данные по эмиссии метана на среднетаежных болотах.

Как показал анализ литературы, основным методом заполнения пропусков во временных рядах измерений является использование регрес-

сионных уравнений. При этом значение суммарной величины может существенно варьировать в зависимости от качества использованной модели. Основными переменными в парных и множественных регрессионных моделях для субарктических болот являются температурные условия торфяной залежи, глубина залегания болотных вод, минерализация, глубина сезонно-талого горизонта.

Цель нашего исследования состояла в количественной оценке суммарного за сезон поступления метана в атмосферу с поверхности крупнобугристого болота крайнесеверной тайги с использованием регрессионных уравнений зависимости скорости эмиссии от экологических факторов и медианы значений сезонной эмиссии метана.

**Материалы и методы**

Исследования проведены в Интинском районе Республики Коми в июне-августе 2016 г. В качестве объекта был выбран комплекс крупнобугристого болота в урочище Кулицанюр (65°54'10" с.ш., 60°26'40" в.д.) на водоразделе рек Черной и Большой Инты. Для данного болота характерны два основных типа мезоландшафта (фаций): 1) грядово-мочажинный; 2) мерзлотные торфяные бугры высотой до 4 м. На буграх формируются сухоторфяные мерзлотные почвы (Cryic Folic Histosol). В табл. 1 представлена характеристика сообществ растений на этих участках исследованного болота.

Температуру торфяной залежи регистрировали датчиками S-TMB-M006 с погрешностью  $\pm 0.2$  °С фирмы Onset (США), установленными на бугре под таллом лишайников (температура поверхности залежи) и на глубину 20 см. В мочажине температуру регистрировали на глубинах 5 и 25 см. Для определения содержания влаги в торфе бугра использовали датчики S-SMC-M005 (погрешность  $\pm 3.1\%$ ), температуру и влажность атмосферного воздуха измеряли датчиками S-TNB-

Таблица 1

Характеристика исследованного участка крупнобугристого болота (общая площадь – 11.8 га)

Тип сообщества	Фация	Доминирующие виды	Доля от общей площади (%)
Кустарничково-сфагновое (КСФС)	Олиготрофная грядово-мочажинная	<i>Ledum palustre</i> L., <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup., <i>Rubus chamaemorus</i> L., <i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) H.Klinggr.	33
Пушицево-сфагновое (ПСФС)		<i>Eriophorum russeolum</i> Fries., <i>Carex limosa</i> L., <i>C. rotundata</i> Wahlenb., <i>Sphagnum lindbergii</i> Schimp., <i>S. riparium</i> Engstr.	31
Торфяное пятно (ТП)	Мерзлотный	Растения отсутствуют	5.5
Лишайниковое и кустарничково-лишайниковое (КЛС)	сухоторфяной бугор	<i>Ledum palustre</i> L., <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>Betula nana</i> L., <i>Empetrum hermaphroditum</i> H., <i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot., <i>C. coccifera</i> (L.) Willd., <i>C. gracilis</i> (L.) Willd., <i>C. rangiferina</i> (L.) F. H. Wigg.	23

М002 ( $\pm 0.21$  °C/ $\pm 2.5\%$  RH). Глубину сезонно-талого слоя (СТС) определяли металлическим щупом. Сезонный ход формирования СТС был смоделирован с использованием уравнения:

$СТС = 0.0128 \cdot DDT$ ;  $R^2 = 0.98$  при  $p < 0.000$ , (1) где СТС – глубина сезонно-талого слоя (см), DDT – накопленная сумма положительных температур воздуха (°C).

Уровень болотных вод и давление атмосферного воздуха определяли датчиками Baro/Diver фирмы Schlumberger Water Services (Нидерланды). Реализация статистического анализа и построение регрессионных уравнений выполнены в среде STATISTICA (StatSoft inc., США) при заданном уровне достоверности 95%. Площадь исследованных сообществ в мезоландшафте болота, указанных в табл. 1, рассчитана с использованием космоснимков Landsat. На исследованной территории болота 7.1% площади занимали открытые водные пространства (озерки и ручьи) и лесные массивы.

Для измерений удельного потока метана использовали темную металлическую камеру объемом 0.1 м<sup>3</sup>, которую устанавливали на металлическое основание (0.25 м<sup>2</sup>). Время экспозиции составляло 20 мин. Количество измерений за летний период на торфяных пятнах составило 19 (число повторностей  $n = 3$ ), в кустарничково-лишайниковых сообществах бугра – 30 ( $n = 5$ ), травянистых мочажинах – 23 ( $n = 3$ ), на кустарничково-сфагновых грядах – 22 ( $n = 3$ ). Объемную долю метана в воздухе камеры измеряли газоанализатором GGA-30p (Los Gatos Research, США). Удельный поток метана рассчитывали с использованием уравнения:

$$F_{CH_4} = PV \cdot M / (R \cdot (273 + T) \cdot A) \cdot k, \quad (2)$$

где  $F_{CH_4}$  – поток метана (мкгС-СН<sub>4</sub> м<sup>-2</sup>с<sup>-1</sup>), Р – атмосферное давление на момент измерения (Па), V – объем камеры (м<sup>3</sup>), М – молярная масса метана (16.043 г моль<sup>-1</sup>), R – универсальная газовая постоянная (8.314472 Па м<sup>3</sup> моль<sup>-1</sup> К<sup>-1</sup>), Т – температура внутри камеры на момент измерения (°C), А – площадь рамы, ограничивающей

поверхность (м<sup>2</sup>), k – коэффициент наклона линейной функции изменения концентрации газа во времени, вида  $kx + b$  (ppm с<sup>-1</sup>).

Для оценки суммарного потока метана за сезон (июнь-сентябрь) использовали два метода, представленные уравнениями 3 и 4:

$$F_{tot} = \sum_{i=1}^n F_i \cdot R, \quad (3)$$

где  $F_{tot}$  – суммарный поток за n дней (гС-СН<sub>4</sub> м<sup>-2</sup>),  $F_i$  – средний за сутки поток СН<sub>4</sub>, восстановленный по регрессионным уравнениям (табл. 2) (мкгС-СН<sub>4</sub> м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>), R – коэффициент перевода мкг м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> в г м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>, равный 0.0864. Ошибку  $F_{tot}$  рассчитывали по уравнению 3, в этом случае  $F_i$  соответствовала стандартной ошибке регрессионного уравнения;

$$F_{tot} = Me \cdot R \cdot n, \quad (4)$$

где  $F_{tot}$  – суммарный поток за n дней (гС-СН<sub>4</sub> м<sup>-2</sup>), Me – медиана потока за сезон (мкгС-СН<sub>4</sub> м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>), R – конверсионный коэффициент, n – количество дней в расчетном периоде. За ошибку принято доверительное значение для медианы.

В обоих вариантах расчета число дней соответствовало 104 сут.

### Результаты

В периоды наблюдений 2016 г. в районе исследования отмечена аномально теплая погода с недобором осадков в мае и июле. Температура в июле превысила среднегодовую норму на 6.5 °C. В сезонной динамике максимальные значения температуры поверхности торфяного бугра наблюдали в июле, а на глубине 20 см – во второй декаде августа (рис. 1). В 2016 г. температура СТС в летний период была в два раза выше, чем в 2014-2015 гг. В связи с этим в июле-августе отмечено значительное снижение содержания влаги в верхнем горизонте торфа на бугре до 13% (рис. 1). Глубина СТС на бугре постепенно увеличивалась в июне-августе и составила 77 см в сентябре. Уровень болотных вод в пушицево-сфагновой мочажине в июле снизился до 25 см (рис. 1).

С июня по август 2016 г. медиана дневных значений скорости эмиссии метана составила

Регрессионные уравнения зависимости эмиссии CH<sub>4</sub> от экологических факторов

Тип сообществ	Регрессионное уравнение	b	a <sub>1</sub>	a <sub>2</sub>	a <sub>3</sub>	R <sup>2</sup>	p
ТП	b+a <sub>1</sub> СТС-a <sub>2</sub> Тп(15 см)-a <sub>3</sub> WC	0.35	0.001	0.007	1.26	0.56	0.007
КЛС	b-a <sub>1</sub> WC-a <sub>2</sub> СТС+a <sub>3</sub> Тп(15 см)	0.25	0.43	0.006	0.03	0.73	0.003
ПСФС	b-a <sub>1</sub> УБВ+a <sub>2</sub> Рв+a <sub>3</sub> Тв	-96.8	0.1	0.96	0.08	0.56	0.001
КСФС	b+a <sub>1</sub> ФАР+a <sub>2</sub> Тп(5 см)	-0.12	0.0003	1.2	-	0.54	0.001

Примечание. Здесь и далее типы сообществ соответствуют описаниям в табл. 1. СТС – глубина сезонно-талого слоя (см), Тп (15 см) – температура торфа на глубине 15 см, WC – объемное содержание влаги в торфе (%), УБВ – уровень болотных вод (см), Рв – давление атмосферного воздуха (гПа), Тв – температура воздуха (°C), ФАР – интенсивность фотосинтетической активной радиации (мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>), Тп (5 см) – температура поверхности (°C).

0.027 и -0.016 мкгС-CH<sub>4</sub> м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> с поверхности оголенных торфяных пятен и кустарничково-лишайниковых сообществ бугра соответственно, 1.2 мкгС-CH<sub>4</sub> м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> – в пушицево-сфагновых мочажинах и 0.23 мкгС-CH<sub>4</sub> м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> – на кустарничково-сфагновых грядах (рис. 2).

Регрессионный анализ результатов измерений показал, что поток метана с поверхности участков мерзлотного бугра зависит от таких факторов, как глубина СТС, температура торфа на глубине 15 см и содержание влаги в торфе (табл. 2). Сезонная динамика потока метана в пушицево-сфагновых мочажинах в большей степени зависит от изменения уровня болотных вод и величины атмосферного давления. На кустарничково-сфагновых грядах эмиссия метана регулировалась температурой аэробного слоя залежи, где происходит окисление метана метанотрофными аэробными микроорганизмами (табл. 2).

Для расчета величины суммарной эмиссии метана на крупнобугристом болоте были исполь-

зованы полученные регрессионные уравнения и эмпирические медианы потока для каждого участка (табл. 3). Оба метода показали, что активное поступление CH<sub>4</sub> в атмосферу происходит с поверхности избыточно увлажненных травянисто-сфагновых сообществ олиготрофных мочажин (табл. 3). Минимальная скорость потока метана наблюдается на лишенных растительного покрова торфяных пятнах мерзлотного бугра. Кустарничково-лишайниковые сообщества бугра выполняли функцию стока атмосферного метана. С учетом площади, занимаемой выделенными нами сообществами в болотном ландшафте (табл. 1), суммарное поступление метана в атмосферу с 11.8 га болотного ландшафта за сезон составило 0.55 т CH<sub>4</sub> (по уравнению 3) и 0.48 т CH<sub>4</sub> (по уравнению 4).

**Обсуждение**

Полученные нами результаты измерений эмиссии метана на крупнобугристом болоте крайнесеверной тайги сопоставимы с данными исследований других авторов. Ранее было установлено, что на переувлажненных территориях криолитозоны доля метана в суммарной эмиссии углерода достигает 8.7%, что значительно выше по сравнению с необводненными ландшафтами (Environmental..., 2013). Эти различия могут быть связаны не только с уровнем болотных вод и анаэробными условиями торфяной залежи, транспорт метана из почв в атмосферу может происходить благодаря молекулярной диффузии этого газа через воздухопроводящие ткани травянистых растений, присутствующих в мочажинах. По некоторым оценкам вклад сосудистых растений в общий поток метана в атмосферу может составлять не менее 37% (Schimel, 1995), а иногда достигает 90% (Whiting, 1992).

В летний период 2016 г. поток метана с поверхности мочажин зависел от уровня болотных вод и

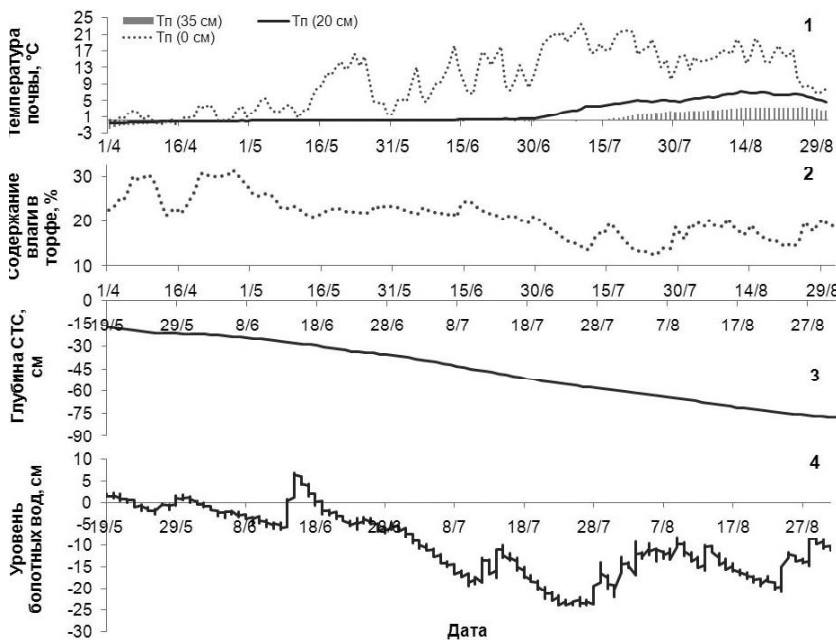


Рис. 1. Сезонная динамика основных исследованных факторов среды в 2016 г. 1 – температура торфяной залежи мерзлотного бугра на разных глубинах, 2 – содержание влаги в верхнем слое торфа мерзлотного бугра, 3 – глубина СТС на бугре, 4 – уровень болотных вод в пушицево-сфагнуной мочажине.

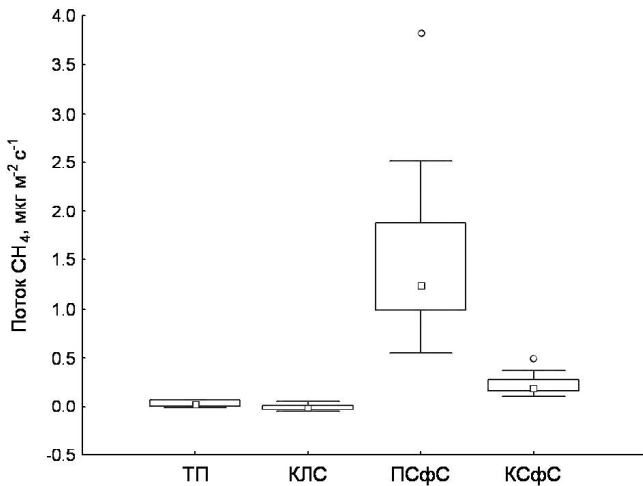


Рис. 2. Сезонная медиана потока метана с поверхности исследуемых сообществ в 2016 г. Сокращения соответствуют табл. 1.

атмосферного давления (табл. 2), что можно объяснить доминированием пузырькового выхода метана из торфяной залежи в атмосферу. По имеющимся в литературе данным, в засушливые периоды снижение гидростатического давления в результате снижения содержания влаги в торфе или повышения атмосферного давления приводит к активному высвобождению накопленного в торфяной залежи газа (Moore, 1993; Biotic..., 2003). При проведении полевых наблюдений мы также отмечали кратковременные выбросы CH<sub>4</sub> с поверхности травянистых мочажин, в шесть раз превышающих сезонную медиану для этих участков.

Роль температурных условий и мощности активного слоя торфяной залежи в газообмене болотных ландшафтов криолитозоны в мировой практике изучена достаточно подробно, так как эти факторы регулируют метаболизм метаногенных архей. Так, увеличение коэффициента Q<sub>10</sub> до 11.8 стимулировало увеличение продукции CH<sub>4</sub> на 349% (Controls..., 1996). Невысокую аппроксимацию потоков метана с температурой торфа и глубиной СТС на участках мерзлотного бугра исследованного нами болота (табл. 2) можно объяснить низкими температурами залежи на глубине 15-20 см (до 7 °C). В работе P. Dunfield с соавторами (1993) отмечено заметное торможение метаногенеза при температурах торфа ниже 10 °C, однако, при этом поглощение CH<sub>4</sub> метанотрофами усиливалось. На торфяном бугре исследованного нами болота при сухой и жаркой погоде в летние месяцы 2016 г. содержание влаги в торфе стало лимитирующим фактором для эмиссии метана, что не было отмечено в предыдущие годы.

Использование двух методов расчета суммарной эмиссии метана за сезон показало сходство полученных результатов (табл. 3), однако использование медианы скорости потока не требует регистрации эдафических и микрометеорологических параметров, что значительно облегчает сбор

Таблица 3  
Суммарный поток метана (гC-CH<sub>4</sub> м<sup>-2</sup>) за сезон (104 дня)

Тип сообществ	Уравнение 3	Уравнение 4
ТП	0.53±0.16*	0.35±0.11**
ЛС	-0.5±0.18	-0.3±0.13
ПСфС	13.7±9.2	11.8±8
КСфС	1.5±0.9	1.55±0.5

\* Указана ± стандартная ошибка расчета уравнения (г м<sup>-2</sup>), \*\* указан ± доверительный интервал для медианы (г м<sup>-2</sup>).

полевого материала. В целом рассчитанная нами величина суммарного потока метана на крупнобугристом болоте согласуется с результатами исследований субарктических болот Аляски (Controls..., 1996) и европейского северо-востока России (Carbon..., 2004).

### Заключение

Проведенные нами исследования газообмена показали, что на крупнобугристом болоте крайнесеверной тайги основным источником поступления метана в атмосферу являются избыточно увлажненные пушицево-сфагновые мочажины (11.8-13.7 гC-CH<sub>4</sub> м<sup>-2</sup>). На многолетнемерзлых сухоторфяных буграх эмиссия наблюдалась с поверхности оголенных торфяных пятен, а сток атмосферного метана характерен для кустарничково-лишайниковых сообществ.

Регрессионный анализ показал, что поток метана с поверхности мерзлотного бугра зависит от изменения температуры торфяной залежи на глубине 15 см и глубины СТС. Однако, при длительном отсутствии дождей в летний период содержание влаги в верхнем слое торфа лимитирует интенсивность потока метана в атмосферу. Эмиссия CH<sub>4</sub> с поверхности мочажин зависит от глубины залегания УБВ и величины атмосферного давления. За летний период 2016 г. с поверхности исследованного участка болота (11.8 га) в атмосферу выделилось 0.55 т метана по данным регрессионного анализа и 0.48 т при использовании в расчетах медианы скорости потока за сезон, что сопоставимо с результатами исследований субарктических болот других регионов.

*Работа выполнена в рамках проекта «Вертикальные потоки углеродсодержащих парниковых газов в экосистемах бореальных лесов и болот в условиях современного климата» (№ 18-4-4-17) Комплексной программы Уральского отделения РАН 2018-2020 гг.*

### ЛИТЕРАТУРА

Суворов, Г. Г. Продолжительность «периода эмиссии метана» / Г. Г. Суворов, М. В. Глаголев // Болота и биосфера : материалы VI Всероссийской научной школы, 10–14 сентября 2007 г., Томск. – Томск, 2007. – С. 270–274.  
Annual CO<sub>2</sub> exchange and CH<sub>4</sub> fluxes on a subarctic palsamire during climatically different years / Н. Нука-

nen, J. E. P. Heikkinen, L. Pirinen, K. Tiilikainen, P. J. Martikainen // *Global biogeochemical cycles*. – 2003. – Vol. 17, N 1. – P. 18–1. – doi:10.1029/2002GB001861.

Biotic controls on CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> exchange in wetlands – a closed environment study / T. R. Christensen, N. Panikov, M. Mastepanov, A. Joabsson, A. Stewart, M. Oquist, M. Sommerkorn, S. Reynaud, B. Svensson // *Biogeochemistry*. – 2003. – Vol. 64. – P. 337–354.

Carbon balance in East European tundra / J. E. P. Heikkinen, T. Virtanen, J. T. Huttunen, V. Elsakov, P. J. Martikainen // *Global biogeochemical cycles*. – 2004. – Vol. 18. – P. GB1023. – doi:10.1029/2003GB002054.

Controls on CH<sub>4</sub> flux from an Alaskan boreal wetland / S. C. Moosavi, P. M. Crill, E. L. Pullman, D. W. Funk, K. M. Peterson // *Global biogeochemical cycles*. – 1996. – Vol. 10, N 2. – P. 287–296.

Environmental and physical controls on northern terrestrial methane emissions across permafrost zones / D. Olefeldt, M. Turetsky, P. Crill, D. McGuire // *Global Change Biology*. – 2013. – N 19. – P. 589–603. – doi : 10.1111/gcb.12071.

Methane production and consumption in temperate and subarctic peat soils: response to temperature and pH / P. Dunfield, K. Knowles, R. Dumont, T. Moore // *Soil Biol. Biochem.* – 1993. – Vol. 25. – P. 321–326.

Moore, T. R. Methane flux: water table relations in northern wetlands / T. R. Moore, N. T. Roulet // *Geophysical research letters*. – 1993. – N 20. – P. 587–590.

Schimel, J. P. Plant transport and methane production as controls on methane flux from arctic wet meadow tundra / J. P. Schimel // *Biogeochemistry*. – 1995. – Vol. 28. – P. 183–200.

Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region/ C. Tarnocai, J. G. Canadel, E. A. G. Schuur, P. Kuhry, G. Mazhitova, S. Zimov // *Global Biogeochemical Cycle*. – 2009. – Vol. 23. – doi: 10/1029/2008GB003327.

Whiting, G. J. Plant-dependent CH<sub>4</sub> emission in a subarctic Canadian fen / G. J. Whiting, J. P. Chanton // *Global biogeochemical cycles*. – 1992. – Vol. 6. – P. 225–231.

## TOTAL METHANE EMISSION AT THE PALSA MIRE OF EXTREME NORTHERN TAIGA IN SUMMER

M.N. Miglovets, S.V. Zagirova, N.N. Goncharova, O.A. Mikhaylov

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

*Summary.* The paper presents the data of ecological observations of methane fluxes from the surface of the palsa mire in the European northeast of Russia. A wide range of flux regulating factors has been established for typical communities of the investigated mire area. In the course of the regression analysis, it was established that methane fluxes from the surface of the palsa areas were described by changes in the peat temperature at a depth of 15 cm and the thickness of the seasonally thawed layer. The CH<sub>4</sub> emission from the surface of hollows was regulated by the depth of water table level and the atmospheric pressure.

The total values of the CH<sub>4</sub> flux were determined using two calculation methods. The maximum values were observed from the surface of cotton grass-sphagnum hollows – 11.8–13.7 gC-CH<sub>4</sub> m<sup>-2</sup>. For 104 days of calculation, the exposed peat spots of palsa were characterized as weak sources of methane (0.5 gC-CH<sub>4</sub> m<sup>-2</sup>). Shrub-lichen plots of the palsa were characterized by uptake of CH<sub>4</sub> (–0.5 gC-CH<sub>4</sub> m<sup>-2</sup>). According to the results of the regression calculation for the summer period 2016, 0.55 tons of methane were released from the surface of the investigated area of palsa mire (11.8 hectares). The estimation of the total emission by the seasonal median was 0.48 tons. It is established that the method for calculating the total methane emission by seasonal median is quite comparable with the calculations by regression equations.

*Key words:* palsa mire, methane fluxes

## ВОДНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ХВОЙНЫХ КАК МЕРА АКТИВНОСТИ И СОСТОЯНИЯ ВОДЫ В РАСТЕНИИ

С.Н. Сенькина

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар  
E-mail: [senkina@ib.komisc.ru](mailto:senkina@ib.komisc.ru)

**Аннотация.** Проведено сравнительное исследование водного потенциала в дневной и сезонной динамике хвои сосны и ели, произрастающих в условиях достаточного почвенного увлажнения в средней подзоне тайги Республики Коми. Выявлены диапазоны изменчивости данного показателя в течение нескольких вегетационных периодов и получены их средние значения. Показаны изменения водного потенциала в связи с возрастом хвои и произрастанием ее в разных частях кроны. Установлены зависимости водного потенциала хвои от климатических факторов и условий среды обитания.

**Ключевые слова:** Республика Коми, средняя подзона тайги, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, хвоя, водный потенциал

### Введение

Проблема глобального изменения климата является в настоящее время одной из актуальных и обсуждаемых в различных сферах научных исследований. С нарастанием избыточного увлажнения и ухудшением аэрации почв в ряду растительных сообществ изменяются характеристики водного режима растений, упрощается структура фитоценозов, уменьшается численность и видовое разнообразие популяций, снижается продуктивность древостоев (Абражко, 1981; The response..., 2002; Global climate..., 2010). Для оценки устойчивости гидрологического цикла лесных экосистем к колебаниям климата необходимо всестороннее изучение характеристик водного обмена растений, таких как интенсивность транспирации, оводненность, водный дефицит, водный потенциал. Чем шире амплитуда колебаний того или иного показателя, тем более приспособлен организм растения к условиям среды. Благодаря циркуляции внутренней влаги обеспечивается общая взаимосвязь всех физиологических процессов и функционирование организма как единого целого (Водный обмен..., 1989). Водный потенциал является силой, с которой растение удерживает влагу и служит показателем активности воды в нем, что способствует пониманию причин, вызывающих движение воды в системе почва–растение–атмосфера. Вода движется через растение по градиенту водного потенциала, и чем он круче, тем быстрее поток воды (Богатырев, 2002). Высокая чувствительность этого показателя к незначительным изменениям в содержании воды дает возможность использовать его для оценки недостатка или избытка влаги в растении. У большинства древесных растений в условиях достаточного почвенного увлажнения устьица закрываются при водном потенциале в диапазоне от  $-1.5$  до  $-3.0$  МПа. В таежной зоне его величина в хвое ели может варьировать от  $-1.5$  до  $-3.5$  МПа (Варлагин, 1993; Веретенников, 2002; Физиология растений, 2008). Установлено, что критические (суб-

летальные) величины этого показателя для хвойных пород в летнее время составляют от  $-5.0$  до  $-7.5$  МПа, для хвои ели они могут достигать  $-5.0$ ...  $-6.0$  МПа и более низких значений (Chien-Ren Chu, 1935 (1936); Богатырев, 1985, 1986). В целом водный потенциал служит обратным показателем по отношению к активности воды и интенсивности транспирации, его уменьшение, сопровождаемое возрастанием водного дефицита, может привести к задержке роста растения (Слейчер, 1970; Oertli, 1976).

Цель настоящей работы заключалась в оценке показателя водного потенциала хвои сосны и ели для возможности использования его в качестве индикатора активности и состояния воды в растении.

### Материал и методы

Наблюдения за динамикой водного потенциала хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) проводили на территории Чернамского и Ляльского стационаров, расположенных в Усть-Вымском и Княжпогостском районах Республики Коми в средней подзоне тайги. Первичное таксационное описание древостоев проводили в период закладки пробных площадей (1980-1990-е гг.) с последующим пересчетом через каждые 5-10 лет. Таксационные характеристики изученных древостоев приведены в табл. 1. В сосняке черничном влажном исследования проводили в 1982-1983 гг., сосново-еловом черничном – в 1981-1983 гг., ельнике черничном – в 1994-1995 и 2003 гг., лиственно-еловом чернично-разнотравном – в 1990 и 1992-1993 гг., ельнике черничном влажном – в 2002, 2005, 2012 гг. и в ельнике черничном сфагновом – в 2003-2008, 2012-2013 гг. Режимные наблюдения, связанные с изменениями показателя водного потенциала в разных частях кроны и в зависимости от возраста хвои, проводили в сосняке черничном влажном, сосново-еловом черничном, ельнике черничном влажном, ельнике



Таксационные характеристики экспериментальных участков

Тип леса	Состав древостоя	Порода	Возраст, лет	Количество деревьев, экз./га	Бонитет	Полнота	Запас древесины, м <sup>3</sup> /га	Средний диаметр, см	Средняя высота, м
Чернамский стационар									
Сосняк черничный влажный	9С1Б	С	60	1730	III	0.8	205	14	16
Сосново-еловый черничный	8С2Б+Е (1 ярус) 6Е2С2Б (2 ярус)	С	60	3070	III	0.9	235	16	15
		Е	70		IV			8	9
Ляльский стационар									
Ельник черничный	4ЕЗС2Ос1Б+Пх	Е	70-120	1849	III	0.9	293	16	16
		С	90					21	20
		Ос	90					25	21
		Б	40-90					10	12
Лиственно-еловый чернично-разнотравный	5Ос4Б1С+Е	Ос	46	1675	II	1.0	270	18	20
		Б	45					13	16
		С	45					17	17
		Е	40					10	7
Ельник черничный влажный	8Е1ПХ1Б+С	Е	80-150	966	IV	0.8	314	22	19
		Пх	100					25	19
		Б	60-100					12	17
		С	100					21	22
Ельник чернично-сфагновый	9Е1Б+С ед.Пх	Е	100-200	625	V	0.8	194	20	16
		Б	110					32	23
		С	110					40	22
		Пх	50					10	10

чернично-сфагновом (1981-1983 и 2002-2005 гг.). В зависимости от цели исследования, ветки срезали секатором из разных частей кроны, разного возраста хвои, времени суток и периода вегетации. Водный потенциал определяли компенсационным методом (Максимов, 1948) с помощью рефрактометра марки УРЛ (универсальный рефрактометр лабораторный типа Аббе отечественного производства). Готовили несколько растворов сахарозы разной концентрации, хвою измельчали и помещали в аптечные пузырьки таким образом, чтобы раствор полностью ее покрывал (1-2 мл), а затем плотно закрывали пробками. Каждый образец исследовали в трехкратной повторности. Через два часа вновь определяли концентрацию раствора. Считается, что если она не изменилась, то соответствует водному потенциалу хвои. Водный потенциал является отрицательной величиной, таким образом, чем этот показатель отрицательнее, тем он выше, выражали его в мегапаскалях (МПа). Полученные данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов (Лакин, 1980), используя компьютерные программы MS OFFICE EXCEL («Microsoft», США) и STATISTICA («StatSoft Inc.», США).

**Результаты и обсуждение**

Как показали проведенные исследования, средние значения водного потенциала хвои сосны в изученных фитоценозах в разные годы изменяются от -1.3 до -1.6 МПа в хвое первого года жизни и от -1.6 до -1.8 МПа в хвое второго года жизни. У хвои ели эти показатели находятся в пределах -1.5...-1.7 и -2.0...-2.2 МПа соответ-

ственно. Амплитуда изменения данного показателя у ели в разные вегетационные сезоны шире, чем у сосны (табл. 2). В целом полученные нами результаты укладываются в диапазон величин водного потенциала, известных для хвойных пород таежной зоны (-1.5...-3.5 МПа) (Богатырев, 1985, 1986; Веретенников, 2002;). Для большинства растений нормальное протекание процессов жизнедеятельности возможно при водном потенциале, не превышающем -1.5...-2.0 МПа. У хвои сосны первого года наибольшие значения водного потенциала выявлены в ельнике черничном, в хвое второго года – в сосняке черничном. У ели для хвои как первого, так и второго годов жизни наибольший водный потенциал отмечен в ельнике чернично-сфагновом. Согласно данным других исследователей, величина водного потенциала хвои сосны в черничном типе леса в Тверской области составила -1.2 МПа, ели -2.2 МПа (Варлагин, 2000). В сосняках черничных Белоруссии в хвое сосны значение показателя составило -1.8, хвое ели -2.2 МПа (Гаранович, 1972), в Карелии -0.7...-1.6 и -1.1...-2.5 МПа соответственно (Сазонова, 2005, 2008). На характер водообмена в хвойных фитоценозах существенно влияют как метеоусловия (солнечная радиация, температура и влажность воздуха), так и температура почвы и запасы влаги в ней. Взаимовлияние внешних условий и внутренних факторов регулирования водообмена растений выявляются не только в тех случаях, когда запас воды в почве минимальный, но и при достаточном водоснабжении (Абражко, 1998). В исследуемых древостоях преобладают подзолистые почвы. Гидротермические свойства

Водный потенциал хвои сосны и ели в разных типах леса, МПа

Тип леса	Хвоя первого года жизни			Хвоя второго года жизни		
	n	M±m	t	n	M±m	t
Сосна						
Сосняк черничный влажный	51	-1.5±0.6/ -2.0...-1.2	1.25	51	1.6±0.07/ -2.1...-1.3	2.0*
Сосново-еловый черничный	51	-1.6±0.06/ -2.1...-1.2		3.75*	51	
Ельник черничный	40	-1.3±0.06/ -1.5...-1.2		40	-1.7±0.01/ -1.9...-1.5	1.25
Ель						
Сосново-еловый черничный	20	-1.7±0.08/ -2.2...-1.4	0	30	-2.7±0.09/ 2.7...-1.4	3.12*
Лиственнично-еловый чернично-разнотравный	35	-1.7±0.24/ -2.4...-1.2	0.4	30	-2.2±0.13/ -2.6...-2.0	0.75
Ельник черничный влажный	39	-1.6±0.05/ -1.7...-1.4	0.5	60	-2.0±0.07/ -2.2...-1.7	0
Ельник чернично-сфагновый	67	-1.5±0.14/ -2.4...-1.0		84	-2.0±0.06/ -2.4...-1.8	

Примечания: n – число наблюдений; M – среднее значение; m – средняя квадратичная ошибка, в числителе средние значения, в знаменателе – диапазон изменений; t – критерий достоверности; \* различия показателей водного потенциала достоверны при уровне значимости  $P \geq 0.05$ . Сроки исследований в каждом типе леса приведены в разделе «Материал и методы».

почв обеспечивают активную жизнедеятельность корней в верхнем слое (60 см). Влагозапасы теплого периода держатся в доступной форме. В верхней части этой толщии период с температурой +10 °С и более составляет 1.5-2.5 месяца, в нижней – менее одного месяца (Забоева, 2001). Близкие значения водного потенциала в диапазоне -1.3...-2.5 МПа в условиях достаточного почвенного увлажнения приводят и другие исследователи (Гаранович, 1972; Взнуздаев, 1973; Сазонова, 1982). Нами было отмечено ранее (Сенькина, 2013), что как интенсивность транспирации, так и водный потенциал хвои сосны и ели тесно связаны с изменениями метеофакторов как в дневной, так и в сезонной динамике. Как отмечает Netsch (1981), в условиях нормального увлажнения почвы водный потенциал деревьев в большей степени зависит от влажности воздуха. При снижении степени насыщения воздуха газообразной водой потенциал быстро понижается (Варлагин, 1993; Физиология растений, 2008; Sellin, 2016). Было выявлено, что при относительной влажности воздуха ниже 33% у сосны и 31% у ели и температуре воздуха выше 25 °С водный потенциал хвои увеличивается. Исходя из генеральной выборки для обоих видов деревьев выявлена обратная корреляция между влажностью воздуха и величиной водного потенциала хвои (для сосны  $R = -0.8 \pm 0.2$ , для ели  $R = -0.5 \pm 0.1$ ) (Сенькина, 2013). Вода всегда поступает в

сторону более отрицательного водного потенциала. Атмосфера обычно не насыщена водяными парами, поэтому обладает самым низким водным потенциалом. При нормальном атмосферном давлении (0.1 МПа, или 760 мм рт. ст.) и температуре воздуха 25 °С водный потенциал чистой воды максимален и равен 0. У любых водных растворов потенциал всегда ниже, чем у чистой воды. Так, при относительной влажности воздуха 90% водный потенциал равен -14 МПа. При пониженной влажности воздуха он уменьшается благодаря изменениям ширины устричной щели (Варлагин, 1993). Во влажные годы, когда месячная сумма осадков больше среднееголетней нормы, а средняя температура воздуха меньше среднееголетней нормы, значения показателя находятся у хвои сосны в диапазоне -1.7...-2.0 МПа, у хвои ели -1.6...-2.1 МПа. В более засушливые годы, когда сумма осадков меньше, а температура воздуха выше среднееголетних норм, эти показатели составляют -1.5...-1.7 и -1.5...-2.5 МПа соответственно. Повышение величин водного потенциала обычно сопровождается возрастанием водного дефицита. Высокий водный потенциал и большой водный дефицит приводят к активизации поглощения воды корнями, но не всегда увеличивают интенсивность транспирации. У ели по сравнению с сосной отмечается более тесная положительная корреляция между водным потенциалом и водным дефицитом ( $R = 0.6 \pm 0.1$

и  $R = 0.4 \pm 0.1$  соответственно). Между интенсивностью транспирации и водным потенциалом нами была зафиксирована средняя связь (от 0.5 до 0.7). Не отмечено и тесной связи водного потенциала с температурой воздуха: у сосны коэффициент корреляции составил  $0.08 \pm 0.01$ , а для ели он оказался даже отрицательным ( $-0.3 \pm 0.04$ ). Специальных исследований по зависимости водного потенциала от интенсивности освещения нами не проводилось, но вполне очевидно, что от потери влаги деревом и повышения водного дефицита возникает потребность в возмещении потерянной влаги. В литературе имеются сведения, что в еловых древостоях южной тайги наблюдается тесная связь водного потенциала с освещенностью и что водный потенциал ели увеличивается при более низкой освещенности, чем у сосны (Абражко, 1975; Сазонова, 2005; 2008).

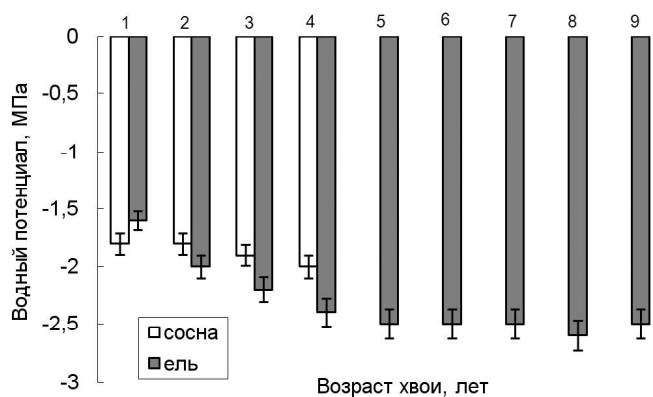
Водный потенциал находится в обратной зависимости от содержания свободной воды. В течение вегетационного сезона он может изменяться в широком диапазоне. В исследуемых древостоях в сформировавшейся хвое второго года как у сосны, так и у ели этого не наблюдали. В хвое первого года жизни водный потенциал меняется с июня по сентябрь на 0.5 МПа. По некоторым данным (Погодаева, 1975), минимальный водный потенциал отмечается в конце вегетации, когда в листьях уменьшается количество влаги. Понижение водного потенциала указывает на превышение водорасхода над водопотреблением, чаще всего это происходит за счет увеличения интенсивности транспирации и водного дефицита хвои, что наблюдается не только летом, но и весной за счет того, что весной, когда устанавливается плюсовая температура воздуха, дерево начинает транспирировать, в это время почва еще недостаточно прогрета, поэтому всасывание воды корнями затруднено. Вариабельность водного потенциала хвои ели первого-третьего года в течение вегетационного сезона составляет 23%, хвои сосны – 17%.

Анализ дневной динамики водного потенциала показал, что с нарастанием температуры воздуха (25-30 °C) с 11 до 13 ч, снижением относи-

тельной влажности воздуха (40-50%) с 12 до 13 ч и высокой освещенности в этот период (до 60 000 лк) водный потенциал достигает минимальных значений ( $-1.0...-1.2$  МПа). В ранние утренние часы он составляет  $-0.2...-0.3$  МПа. В исследуемых древостоях водный потенциал в дневное время суток в разные годы исследований в разных типах леса колеблется от  $-1.6$  до  $-1.9$  МПа у сосны и от  $-1.8$  до  $-2.2$  МПа у ели. В ночное время водный запас растения восполняется и происходит увеличение водного потенциала. В это время у них наблюдается минимальный водный дефицит. Утром с увеличением температуры и уменьшением относительной влажности воздуха расход влаги увеличивается и водный потенциал уменьшается. Такая же дневная динамика водного потенциала выявлена для условий северо-запада России (Сазонова, 2007, 2015). Изменения водного потенциала в течение суток связаны прежде всего с колебаниями погодных условий, так как почвенная влагообеспеченность растений достаточная. Исследования водного обмена на фоне изменяющихся факторов внешней среды позволяют оценить адаптивные возможности сосны и ели в широком диапазоне внешних условий.

Одним из адаптационных признаков хвойных растений к условиям произрастания на Севере служит продолжительность жизни хвои, которая достигает 8 лет для сосны и 13 лет для ели, что позволяет этим растениям активнее продуцировать и накапливать биологическую массу в течение короткого периода вегетации. Нами была прослежена динамика изменения водного потенциала в хвое сосны первого-четвертого года жизни и хвои ели с первого по девятый год (см. рисунок). У ели наибольший водный потенциал отмечен в хвое первого года жизни ( $-1.6$  МПа), затем он снижается до  $-2.5$  МПа в девятилетней хвое. В хвое сосны не отмечено большой разницы в величине водного потенциала с увеличением возраста хвои. Как правило, хвоя первого года жизни по сравнению с хвоей старших возрастов более обводнена и имеет меньший водный дефицит, поэтому водный потенциал молодой хвои ниже, чем хвои последующих возрастов, т.е. по мере старения хвои он повышается. Водный потенциал хвои сосны первого года жизни колеблется от  $-1.3$  до  $-2.8$  МПа, хвои второго-третьего года жизни от  $-1.3$  до  $-2.9$  МПа. При этом наибольшее количество показаний водного потенциала как в хвое первого года, так и в последующих возрастах приходится на  $-1.3$  МПа. У хвои ели диапазон варьирования находится в пределах  $-1.3...-2.5$  и  $-1.7...-2.7$  МПа соответственно. В хвое первого года наибольшее количество данных соответствует  $-1.4$  МПа, в старших возрастах  $-2.0$  МПа.

Хвоя разных ярусов кроны у одних и тех же растений находится в неодинаковых условиях водоснабжения. Поступление воды в верхние ча-



Водный потенциал хвои разного возраста сосны и ели.

сти кроны обусловлено преодолением большого сопротивления. Кроме того, хвоя в кроне деревьев находится в неравноценных микроклиматических условиях. В верхней и нижней ее частях установлены разные значения освещенности, влажности, температуры воздуха (Fitter, 2002). В разных типах древостоев отмечена различная динамика водного потенциала по частям кроны, что объясняется разной высотой деревьев и протяженностью кроны по стволу (Цельникер, 2000). Так, у ели протяженность кроны от нижней части к верхней превышает таковую у сосны. Соответственно водный потенциал хвои ели по длине кроны варьирует в пределах 27%, хвои сосны – 18%. Еще В.Р. Заленским (1904) установлено, что более высоко расположенные листья растений часто попадают в условия худшего водоснабжения, но при этом они отличаются и более высокой интенсивностью транспирации, так как устьица у листьев верхних ярусов даже при водном дефиците дольше остаются открытыми. В пределах полога кроны водный потенциал хвои ели возрастает от нижней части кроны к верхней в среднем от  $-3.0$  до  $-2.2$  МПа. У сосны отмечается противоположная динамика изменения этого показателя, он уменьшается от нижней части кроны к верхней в среднем от  $-1.4$  до  $-1.7$  МПа.

#### Заключение

Многолетние исследования водного потенциала хвои сосны и ели в разных типах леса позволили установить, что в условиях достаточного почвенного увлажнения диапазон изменчивости параметров водного потенциала в течение разных вегетационных периодов у ели в 1.2 раза шире, чем у сосны как в хвое первого года жизни, так и в сформировавшейся двухлетней хвое. Широкая амплитуда водного потенциала хвои ели позволяет сделать вывод о том, что данная порода имеет большие преимущества в приспособлении к новым условиям существования. У хвои сосны наибольшие значения этого показателя выявлены в ельнике и сосняке черничном, у ели – в ельнике чернично-сфагновом. Диапазон средних значений водного потенциала исследуемых видов деревьев значительно ниже сублетальных значений ( $-5.0/-7.5$  МПа). В исследуемых условиях водный потенциал у обеих пород в значительной степени зависит от влажности воздуха (для сосны  $R = -0.8 \pm 0.2$ , для ели  $R = -0.5 \pm 0.1$ ). Повышение величины водного потенциала сопровождается возрастанием водного дефицита, что более выражено у ели, чем у сосны. В течение вегетационного периода с июня по сентябрь он изменяется незначительно, в пределах 0.5 МПа. Изменения данного показателя в дневное время обусловлены суточным ходом метеофакторов. Анализ дневной динамики показал, что в полуденные часы с нарастанием температуры и снижением влажности воздуха, а также высокой интен-

сивностью света водный потенциал достигает минимальных значений ( $-1.0...-1.2$  МПа). Установлено, что этот показатель является инвариантным, т.е. величина его незначительно варьирует в разные вегетационные периоды. С возрастом хвои водный потенциал ели снижается с  $-1.6$  до  $-2.5$  МПа, в то время как у сосны отмечены незначительные изменения и по вертикальному профилю кроны, что связано как с протяженностью кроны по стволу дерева, так и с преодолением большого сопротивления при поступлении воды в верхнюю ее часть. Немаловажную роль играет и создающийся в пределах кроны микроклимат.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абражко, В. И. Водный режим сообществ еловых лесов : автореф. дис. ... докт. биол. наук / В. И. Абражко. – Санкт-Петербург, 1998. – 46 с.
- Абражко, В. И. Водный стресс и стабильность древостоев // Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды : тезисы докладов. – Петрозаводск, 1981. – С. 8–9.
- Абражко, В. И. О некоторых особенностях водного режима еловых древостоев южной тайги / В. И. Абражко, М. А. Абражко // Водный обмен в основных типах растительности СССР. – Новосибирск : Наука, 1975. – С. 75–79.
- Богатырев, Ю. Г. Водный режим почвы и подрост ели на вырубках и под пологом / Ю. Г. Богатырев, И. Н. Васильева // Лесоведение. – 1985. – № 2. – С. 16–25.
- Богатырев, Ю. Г. О возможности измерения полного водного потенциала растений камерой давления // Лесоведение. – 2002. – № 1. – С. 52–57.
- Богатырев, Ю. Г. Роль водного режима в напряженности жизненных процессов саженцев ели европейской / Ю. Г. Богатырев, И. Н. Васильева // Лесоведение. – 1986. – № 2. – С. 76–80.
- Варлагин, А. В. Влияние эколого-морфологических факторов на устьичное сопротивление ели европейской / А. В. Варлагин, Н. И. Выгодская // Лесоведение. – 1993. – № 3. – С. 48–60.
- Варлагин, А. В. Транспирация на уровне листа, дерева и сообщества в хвойных лесах : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. В. Варлагин. – Москва, 2000. – 37 с.
- Веретенников, А. В. Физиология растений / А. В. Веретенников. – Воронеж : Воронежская государственная лесотехническая академия, 2002. – 272 с.
- Взнуздаев, Н. А. Определение потенциала влаги в системе почва–растение / Н. А. Взнуздаев // Проблемы лесного почвоведения. – Москва : Наука, 1973. – С. 83–92.
- Водный обмен растений / под ред. И. А. Тарчевского, В. Н. Жолкевича. – Москва : Наука, 1989. – 256 с.
- Водный режим древесных растений в условиях достаточного почвенного увлажнения на северо-западе России / Т. А. Сазонова, И. Н. Софронова, Е. В. Новиченок, В. Б. Придача // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2015. – № 8. – С. 299–302.
- Гаранович, И. М. Сосущая сила и интенсивность транспирации некоторых видов растений в различных типах соснового леса / И. М. Гаранович // Ботаника. – Минск : Наука и техника, 1972. – Вып. 14. – С. 214–217.

Забоева, И. В. Почвенно-экологические условия еловых сообществ / И. В. Забоева // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. – Санкт-Петербург : Наука, 2001. – С. 112–131.

Заленский, В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений / В. Р. Зеленский // Известия Киевского политехнического института. – 1904. – Т. 4, кн. 1. – 112 с.

Физиология растений / П. Заме, Э. В. Вайлер, И. В. Казерайт, К. Кернер // Ботаника. – Москва : Издательский центр «Академия», 2008. – Т. 2. – 496 с.

Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – Москва : Высшая школа, 1980. – 293 с.

Максимов, Н. А. Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра / Н. А. Максимов, Н. С. Петин // Доклады АН СССР. – 1948. – Т. 62, № 4. – С. 537–540.

Погодаева, Н. Н. Расход воды на транспирацию лесными и кустарниковыми сообществами в районе Ивано-Арахлейских озер (Читинская обл) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н. Н. Погодаева. – Иркутск, 1975. – 26 с.

Сазонова, Т. А. Динамика потребления влаги средневозрастным сосновым насаждением : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Т. А. Сазонова. – Красноярск, 1982. – 26 с.

Сазонова, Т. А. Влияние факторов внешней среды на показатели водного обмена *Pinus sylvestris*, *Picea abies* и *Betula pendula* / Т. А. Сазонова, С. В. Колосова // Ботанический журнал. – 2005. – Т. 90, № 8. – С. 1227–1235.

Сазонова, Т. А. Водный режим *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* (*Pinaceae*) в условиях промышленного загрязнения / Т. А. Сазонова, С. В. Колосова, Л. Г. Исаева // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 5. – С. 740–750.

Сазонова, Т. А. Жизнедеятельность хвойных растений в условиях северо-запада России / Т. А. Сазонова, В. Б. Придача // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI в. – Петрозаводск, 2008. – С. 102–103.

Сенькина, С. Н. Водный режим сосны и ели в фитоценозах Севера / С. Н. Сенькина. – Екатеринбург : ИО УрО РАН, 2013. – 104 с.

Слейчер, Р. Водный режим растений / Р. Слейчер. – Москва : Мир, 1970. – 365 с.

Цельникер, Ю. Л. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев / Ю. Л. Цельникер, М. Д. Корзухин, Б. Б. Зейде. – Москва : Мир, 2000. – 93 с.

Chien-Ren Chu. Der Einfluss des Wassergehaltes der Blätter der Waldbaume auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Saugkräfte und ihren Turgor / Chien-Ren Chu // Flora, 1935 (1936). – Bd. 30 (130). – S. 84–437.

Fitter, A. H. Environmental physiology of plants / A. H. Fitter, R. K. V. Hay. – San Diego : Acad. Press, 2002. – 367 p.

Global climate change and tree nutrition: effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature / M. Lukas, C. Calfapietra, F. Lagomarsino, F. Loreto // Tree physiology. – 2010. – Vol. 30, N 9. – P. 1209–1220.

Growth of northern deciduous trees under increasing atmospheric humidity: possible mechanisms behind the growth retardation / A. Sellin, M. Alber, M. Keinanen, P. Kopper, J. Lihavainen, K. Lohmus, E. Oksanen, A. Sober, J. Sober, A. Tullus // Regional Environmental Change. – 2016. – P. 1–14.

Hetsch, W. Wasserhaushalt von Fichte in Abhängigkeit von Boden und Atmosphäre / W. Hetsch, K.-H. Heilig // Journal of Plant Nutrition and Soil Science. – 1981. – Vol. 144, iss. 3. – P. 317–330.

Oertli, J. J. The soil-plant-atmosphere continuum / J. J. Oertli // Water and plant life. – N.-Y., 1976. – P. 3–20.

The response of the water fluxes of the boreal forest region at the Volga's source area to climatic and land-use changes / A. Oltchev, J. Chermak, J. Gurtz, G. Kiely, N. Nadezhkina, A. Tishenko, M. Zappa, N. Lebedeva, T. Vitvar, J.D. Albertson, F. Tatarinov, D. Tishenko, V. Nadezhdin, B. Kozlov, A. Ibrom, N. Vygodskaya, G. Gravenhorst // J. Phys. Chem. Earth – 2002. – Vol. 27, N 9. – P. 675–690.

## WATER POTENTIAL OF THE ASSIMILATION APPARATUS OF CONIFEROUS AS THE MEASURE OF WATER ACTIVITY AND CONDITION OF IN THE PLANT

S.N. Senkina

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

**Summary.** In the studied coniferous phytocoenoses, mean values of water potential in needles varied from –1.3 to –1.6 MPa for pine needles of the first year age and from –1.6 to –1.8 MPa for the second year age and from –1.5 to –1.7 and from –2.0 to –2.2 MPa for spruce needles, respectively. Needle water potential increased at relative air humidity below 33% for pine and 31% for spruce and air temperature above 25 °C. Negative dependence was found between the air humidity and the water potential of both species under study. In years with high precipitation, water potential varied from –1.7 to –2.0 MPa for pine needles and –1.6 ... –2.1 MPa for spruce needles. In more arid years, it varied from –1.5 to –1.7 and –1.5 ... –2.5 MPa respectively. The decrease in water potential indicates the excess of water intake over water outgo. This fact is often due to an increase in the intensity of transpiration and needle water deficiency, which is observed not only in summer, but also in spring. In the studied stands, water potential of pine needles varied from –1.6 to –1.9 MPa during the day, for spruce – from –1.8 to –2.2 MPa. The highest value of water potential was recorded in the needles of the first year age, and then it decreased. Needles from different levels of the crown of the same trees are in different conditions of water supply. For spruce, water potential of needles along the length of the crown changed by 27%, for pine – by 18%. Within the canopy of the crown, water potential of spruce needles increased from the lower part of the crown to the top. Pine had the opposite dynamics of this index; it decreased from the lower part of the crown to the top.

**Key words:** Komi Republic, middle taiga, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, needles, water potential

## МОДЕЛИРОВАНИЕ РАЗЛОЖЕНИЯ НЕФТЕПРОДУКТОВ В ПОЧВЕ С ПОМОЩЬЮ МИКРОБНЫХ КОНСОРЦИУМОВ

Т.Н. Щемелинина<sup>1</sup>, Е.М. Анчугова<sup>1</sup>, А.Н. Гуркина<sup>2</sup>, Е.М. Лаптева<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар

<sup>2</sup> Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина, Сыктывкар

E-mail: [tatyanakomi@mail.ru](mailto:tatyanakomi@mail.ru)

**Аннотация.** Исследовано влияние микробных консорциумов (штаммов *Rhodotorula sp.* VKM Y-2993D, *Pseudomonas libanensis* B-3041D, культур микроводорослей *Acutodesmus obliquus* IPPASS-2016, *Chlorella sp.* IPPASC-2024, *Monoraphidium sp.*, *Anabaena sp.*) на очистку почвы при нефтезагрязнении. Выявлены закономерности изменения биотических показателей и содержания нефтепродуктов на различных этапах деструкции нефти в микрокосмах. Показано, что максимальный эффект при применении технологии «контурного обводнения» дает использование в комплексе с ним бактериально-дрожжевого и альго-бактериально-дрожжевого консорциумов в присутствии минеральных добавок. Степень очистки почвы от нефтепродуктов при такой технологии за 90 сут. лабораторного эксперимента составила 60-63%.

**Ключевые слова:** нефтяное загрязнение, альго-бактериально-дрожжевой консорциум, биологическая активность, эффективность очистки

### Введение

В настоящее время для очистки почв от нефти и нефтепродуктов (НП) применяют различные подходы. Имеющиеся по данной проблематике публикации свидетельствуют о том, что универсальных методов восстановления почв после их загрязнения углеводородами нефти не существует. Положительный результат может быть достигнут только при применении технологий, учитывающих конкретные условия территории загрязнения, уровень концентрации поллютантов, давность нефтеразлива, качественный состав нефти, степень функциональной активности аборигенной и используемой для ремедиации почв микробиоты.

Существующие технологии биорекультивации предусматривают восстановление почв с низкой степенью их загрязнения или после проведения комплекса мероприятий по предварительному удалению нефти и НП с почвы. Широкое распространение для сбора нефти на участках аварийного разлива получил достаточно щадящий метод «контурного обводнения» (Воробьев, 2005), при котором сохраняется почвенный и растительный покров территории загрязнения. При необходимости в дальнейшем может быть проведена дополнительная биологическая очистка почв ассоциациями микроорганизмов. Использование этих двух подходов в комплексе позволяет разработать новую биотехнологическую схему для решения проблемы загрязнения окружающей среды персистентными веществами. Для оценки механизмов биотрансформации поллютантов (углеводородов нефти) необходимы: 1) изучение процессов их биоокисления на разных этапах восстановления; 2) комплексный контроль биотических и абиотических компонентов экосистемы – окислительно-восстановительных ферментов, углеводородоксилирующих микроорганизмов (УОМ), остаточного содержания НП (Комплексный..., 2013).

Цель данной работы заключалась в выявлении закономерностей изменения индикаторных параметров в процессе очистки нефтезагрязненной почвы с использованием микробных консорциумов.

### Материалы и методы

Основой проведения исследований послужил лабораторный эксперимент по изучению деструкции нефти комплексом нефтеокисляющих микроорганизмов, выделенных из нефтезагрязненных почв Усинского района Республики Коми. В качестве микроорганизмов, способных к деструкции широкого спектра нефтяных углеводородов, использовали штаммы нефтеокисляющих микроорганизмов *Rhodotorula sp.* VKM Y-2993D (Маркарова, 2014), *Pseudomonas libanensis* B-3041D (Маркарова, 2017), а также штаммы микроводорослей *Acutodesmus obliquus* IPPASS-2016 (Щемелинина, 2015), *Chlorella sp.* IPPASC-2024, *Monoraphidium sp.*, *Anabaena sp.* из коллекции SykoA Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Новиковская, 2012).

Эксперимент проводили в лабораторных условиях в микрокосмах, для чего в сосуды помещали минеральный субстрат массой 0.5 кг и загрязняли его нефтью (30%). В качестве субстрата использовали образцы почвы из пахотного горизонта окультуренной дерново-подзолистой почвы. В емкости с почвой добавляли воду (1 дм<sup>3</sup>), минеральные соли (азотно-калийно-фосфорное удобрение – NPK-15) и биологические агенты (бактерии, дрожжи и микроводоросли, выращенные отдельно) в соответствии со схемой, представленной в табл. 1. Лабораторный эксперимент проводили в трехкратной повторности при комнатной температуре. Слой воды, располагающийся над поверхностью минерального субстрата, аэрировали с помощью компрессора Tetratex APS 400. Продолжительность лабораторного эксперимента составила 90 сут.

Таблица 1

**Схема проведения эксперимента**

Вариант	НРК-15, 0.5 г	Суспензия	
		Бактериально-дрожжевого консорциума*, 50 см <sup>3</sup> ; 10 <sup>9</sup> КОЕ/см <sup>3</sup>	Консорциума микроводорослей**, 50 см <sup>3</sup> ; 10 <sup>8</sup> КОЕ/см <sup>3</sup>
Контроль	–	–	–
I	+	–	–
II	+	+	–
III	+	–	+
IV	+	+	+

\* Штаммы микроорганизмов *Rhodotorula* sp., *Pseudomonas libanensis*, 1:1; \*\* микроводоросли *Acutodesmus obliquus*, *Chlorella* sp., *Monoraphidium* sp., *Anabaena* sp., в равных долях.

Изменение биологической активности почвы (минерального субстрата) оценивали по динамике численности УОМ (Методы..., 1991) и активности окислительно-восстановительных ферментов в соответствии с общепринятыми методами (Хазиев, 2005). Активность фермента каталазы определяли перманганатным методом, основанном на окислении перекиси водорода раствором  $KMnO_4$ . Каталазную активность выражали в  $см^3$  0.1 М  $KMnO_4$  на 1 г сухой почвы за 20 мин. Дегидрогеназную активность оценивали на основе колориметрического измерения трифенилформазана (ТТФ), образующегося в результате восстановления бесцветной соли 2,3,5-трифенилтетразолия хлористого. Результаты определения активности дегидрогеназы выражали в миллиграммах ТТФ на 1 г сухой почвы за 24 ч. Дегидрогеназную активность водной среды исследовали в соответствии с методикой ВНИИ ВОДГЕО (Роговская, 1970).

Все полученные результаты по величине ферментативной активности сводили к расчетному показателю среднего геометрического –  $GMea$  (Zhu, 2005):

$$GMea = \sqrt{Cat \cdot Geh},$$

где  $GMea$  – среднее геометрическое ферментативной активности, %;  $Cat$  – каталаза, %;  $Deh$  – дегидрогеназа, %.

Относительные баллы для показателей ферментативной активности  $Cat$  и  $Deh$  рассчитывали по формуле Т.А. Девятовой (Девятова, 2005). Например, для показателей каталазной активности расчет вели по формуле:

$$Cat = (Catф/Cat0) \cdot 100\%,$$

где  $Cat$  – относительный оценочный балл показателя, %;  $Catф$  – фактическое значение показателя,  $см^3$  0.1 М  $KMnO_4$  на 1 г сухой почвы за 20 мин;  $Cat0$  – значение показателя в незагрязненной почве,  $см^3$  0.1 М  $KMnO_4$  на 1 г сухой почвы за 20 мин.

Аналогично рассчитывали значение относительного оценочного балла для показателей дегидрогеназной активности.

Интенсивность деструкции нефти оценивали по изменению содержанию НП в образцах почв и водной среды (ВС). Содержание НП определяли гравиметрическим методом, экстрагируя НП из образцов почв и ВС хлороформом (Методика..., 1998).

Статистическую обработку данных осуществляли с применением пакета прикладных программ Microsoft Office Excel 2010. При статистической обработке данных использовали  $t$ -критерий Стьюдента и расчет доверительных интервалов средних арифметических значений.

### Результаты и обсуждение

Распад углеводов нефти в почве связан с окислительно-восстановительными процессами, происходящими при участии различных ферментов (Киреева, 2001). Нефтеокисляющая способность почвенных микроорганизмов обусловлена синтезом и поступлением в окружающую среду таких ферментов, как дегидрогеназа и каталаза. Их присутствие в почве характеризует общую метаболическую активность почвенной микрофлоры. Дегидрогеназа принимает непосредственное участие в биохимическом окислении углеводов (Пиковский, 1988), а свободный кислород, образующийся при разложении перекиси водорода в присутствии фермента каталазы, способствует активизации деятельности микроорганизмов, участвующих в процессах деструкции углеводов. Изменение каталазной активности в этом случае соотносится с изменением численности углеводородокисляющих микроорганизмов (Исмаилов, 1982).

Для оценки влияния используемого комплекса микроорганизмов на процессы деструкции НП при проведении лабораторного эксперимента мы проводили отбор проб почв и ВС из микрокосмов на третий день от начала эксперимента, спустя месяц и спустя три месяца экспозиции. Как показали проведенные исследования (табл. 2), в контрольном варианте содержание НП в почве за все время эксперимента практически не изменилось. Все различия в концентрации нефти на третьи, 30-е и 90-е сут. экспозиции были несущественны для 0.05%-ного уровня значимости.

Наиболее значительный эффект в очистке почв от НП выявлен в вариантах II и IV, в которых в качестве биологических агентов деструкции НП использовали бактериально-дрожжевой (II) и альго-бактериально-дрожжевой (IV) консорциумы в комплексе с минеральными удобрениями. В этих вариантах эффективность очистки почв от НП в микрокосмах составила за 90 сут. эксперимента соответственно 59.9 и 63.1%. Внесение только одних минеральных удобрений (I) в загрязненную почву привело к снижению содержания НП

Таблица 2

Динамика изменения содержания нефтепродуктов в микрокосмах

Вариант	Содержание нефтепродуктов			
	В почве, мг/г			В водной среде, мг/100 см <sup>3</sup>
	Третьи сутки	30-е сутки	90 суток	90 суток
Контроль	325.2 ± 10.7	329.5 ± 6.5	337.7 ± 3.1	47
I	293.7 ± 5.5	302.2 ± 4.4	290 ± 6.1	1491
II	195.9 ± 9.5	176.6 ± 4.7	135.4 ± 5.1	2423
III	268.6 ± 10.5	270.7 ± 5.9	269.1 ± 5.3	108
IV	207.8 ± 2.7	186.6 ± 1.4	124.6 ± 1.5	750

за весь период экспозиции всего на 10.5%, минеральных удобрений в сочетании с микроводорослями (III) – на 20.3%.

При анализе процессов, происходящих в микрокосмах в результате взаимодействия биологических агентов с НП, особое внимание следует уделить вопросу десорбции (поступления) углеводов из загрязненного субстрата (почвы) в водную среду. Теоретическое обоснование возможности десорбции нефти биосурфактантами – поверхностно-активными веществами, выделяемыми микроорганизмами, – основано на двух гипотезах. Первая гипотеза состоит в том, что биосурфактанты, как и синтетические поверхностно-активные вещества (ПАВ), образуют мицеллы (Stelmack, 1999; Roy, 2004), с помощью которых часть углеводов, сорбированная на почвенной матрице, может быть отделена от твердой фазы (Allen, 1999). Вторая гипотеза основана на представлении о гидрофобном характере строения внутренней среды мицелл, которые образуют молекулы биосурфактантов, что определяет растворимость неполярных соединений, в том числе нефтеуглеводородов (Grimberg, 1996; Анчугова, 2009). По всей видимости, оба эти процесса могут способствовать более эффективному отделению углеводов нефти от твердой фазы (почв, минеральных субстратов, донных отложений) в загрязненных нефтью природных экосистемах.

В проведенном нами эксперименте также отмечен эффект эмульгирования и десорбции НП в водную среду (табл. 2), что может быть связано с деятельностью внесенных в микрокосмы микроорганизмов. Минимальную десорбцию НП наблюдали в контрольном варианте, максимальную – в микрокосме с внесением биомассы бактерий и дрожжей (вариант II). Микроскопирование проб воды из микрокосмов показало наличие клеток бактерий, дрожжей (варианты II, IV) и микроводорослей (вариант IV), делящихся на диспергированной нефти (рис. 1).

Изучение содержания в микрокосмах нефтеокисляющих микроорганизмов показало, что вне зависимости от варианта опыта во всех микрокосмах динамика численности УОМ имела сходную картину (рис. 2). Спустя три дня после начала эксперимента во всех образцах почв отмечено содержание УОМ на уровне  $2 \times 10^9$  КОЕ/г почвы. В последующем, спустя месяц экспозиции, наблюдалось резкое (на порядок) снижение численности микроорганизмов данной группы, которое либо оставалось на этом уровне до конца эксперимента (контроль, варианты II и III), либо имело тенденцию к возрастанию (варианты I и IV). Сравнительно высокая концентрация клеток

УОМ в первые дни эксперимента может быть обусловлена введением в почвы микрокосмов специфического субстрата – нефти. Снижение численности клеток УОМ в ходе эксперимента связано, скорее всего, с ухудшением условий аэрации почвы в избыточно обводненной среде микрокосмов, где над минеральным субстратом создавался и поддерживался в течение всего срока эксперимента слой воды (ВС) толщиной 10-15 см.

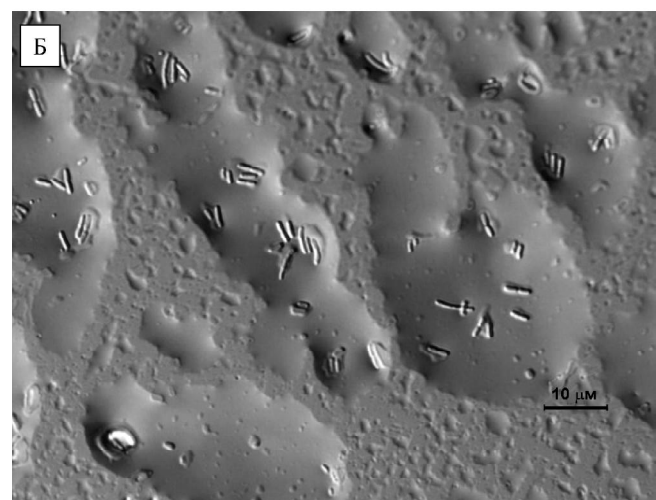
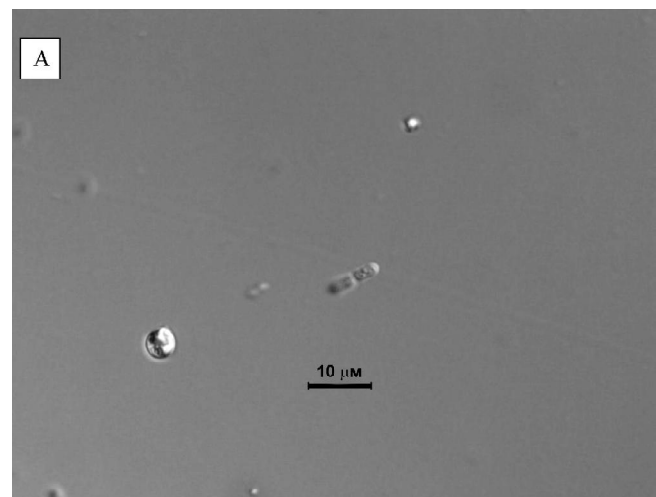


Рис. 1. Клетки микроводорослей, бактерий и дрожжей в образцах воды из микрокосма (А) и нефтяной пленки (Б) (вариант IV) (фото Е.Н. Патовой).



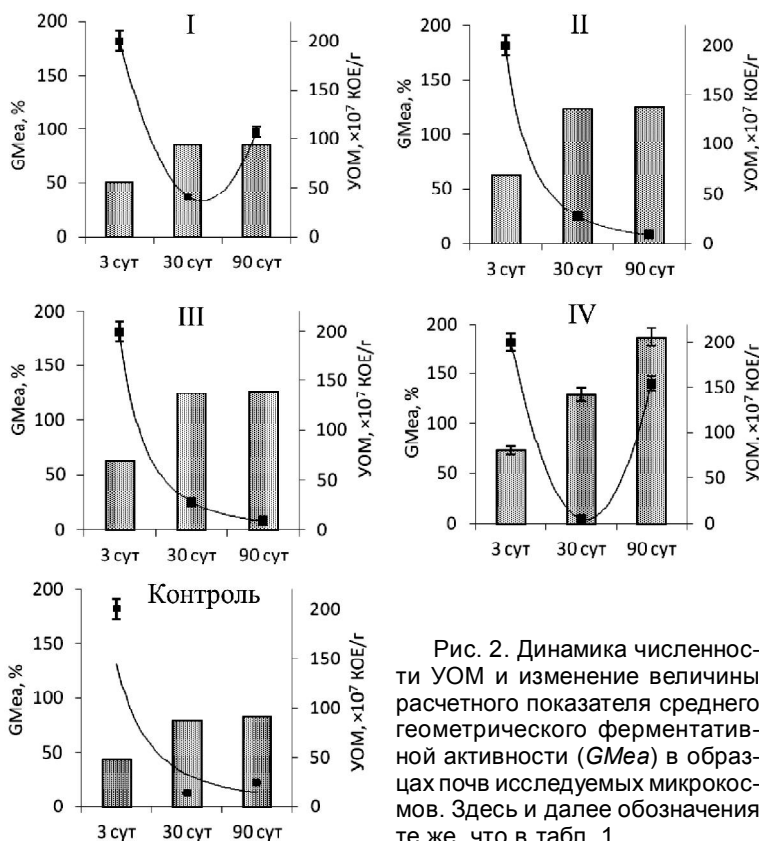


Рис. 2. Динамика численности УОМ и изменение величины расчетного показателя среднего геометрического ферментативной активности (*GMea*) в образцах почв исследуемых микрокосмов. Здесь и далее обозначения те же, что в табл. 1.

Несмотря на близкие величины численности УОМ во всех микрокосмах, зафиксированные на третьей сутки эксперимента, по ферментативной активности минеральные субстраты несколько различались (рис. 2). Минимальные значения расчетного показателя *GMea* отмечены в контроле и в вариантах опыта I и III (значение *GMea* в пределах 45-50%), максимальные (60-75%) – в вариантах опыта II и IV, т.е. в тех вариантах, где в качестве биологических агентов нефтеокисления введены бактериально-дрожжевой и альго-бактериально-дрожжевой консорциумы. Следует отметить, что снижение численности УОМ в ходе эксперимента не привело к подавлению в микрокосмах окислительно-восстановительных процессов. Как видно (рис. 2), спустя месяц экспозиции во всех микрокосмах наблюдалось возрастание величины *GMea*, а спустя три месяца –

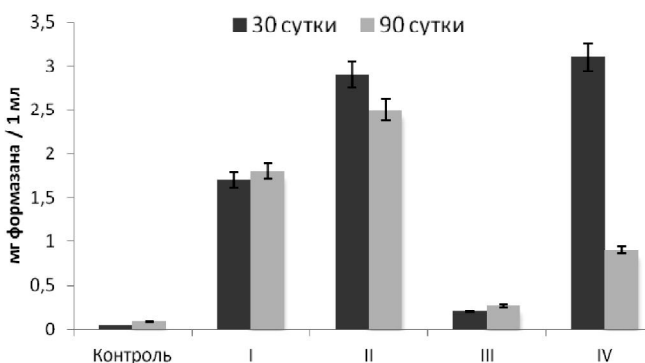


Рис. 3. Динамика дегидрогеназной активности в образцах воды, покрывающей поверхность минерального субстрата в микрокосмах эксперимента.

только в вариантах опыта с введением микроводорослей (III) и альго-бактериально-дрожжевого (IV) консорциума микроорганизмов, причем в последнем случае значения величины *GMea* были максимальны (180%).

Важным показателем при характеристике деструкционных процессов нефтепродуктов является величина дегидрогеназной активности, определяемая в водной среде, загрязненной нефтяными углеводородами. Как показал проведенный нами многодневный эксперимент с их разложением в микрокосмах, дегидрогеназная активность, определяемая в пробах воды, покрывающей слой минерального субстрата и аэрируемой в течение всего срока проведения эксперимента, имела сложную динамику (рис. 3). В контрольном варианте, где наблюдали самую низкую десорбцию НП, отмечены и наиболее низкие значения величины дегидрогеназной активности. Следует обратить внимание на микрокосмы II и IV, в почвах которых наблюдалось благодаря жизнедеятельности микроорганизмов эффективное снижение содержания НП за счет их десорбции в ВС (табл. 2). В ВС этих микрокосмов отмечено более высокое содержание НП по сравнению с контролем. Однако, при сравнении соотношения НП в почве и воде вариант IV отличался от варианта II большей эффективностью очистки почвы. Существенно более низкие значения содержания НП в ВС варианта IV могут быть следствием более активной деструкции НП в водной фазе этого микрокосма за счет комплексного действия микроорганизмов, входящих в состав альго-бактериально-дрожжевого консорциума. Возрастание в этом варианте опыта (IV) к концу экспозиции показателя *GMea*, характеризующего уровень ферментативной активности биотического комплекса, и численности УОМ может свидетельствовать об определенных сукцессионных изменениях в их составе, способствующих активизации процессов деструкции НП в присутствии штаммов микроорганизмов *Rhodotorula* sp., *Pseudomonas libanensis* и микроводорослей *Acutodesmus obliquus*, *Chlorella* sp., *Monoraphidium* sp., *Anabaena* sp. Самоочищение почвы (контрольный микрокосм) проходит значительно дольше, чем при внесении биологических агентов.

### Заключение

Таким образом, на основе многодневного лабораторного эксперимента с нефтезагрязненными субстратами (образцами дерново-подзолистой почвы) исследовано влияние различных консорциумов нефтеокисляющих биологических агентов (штаммов *Rhodotorula* sp. VKM Y-2993D, *Pseu-*

*domonas libanensis* В-3041D, культур микроводорослей *Acutodesmus obliquus* IPPASS-2016, *Chlorella* sp. IPPASC-2024, *Monoraphidium* sp., *Anabaena* sp.) на динамику деструкции НП в условиях моделирования технологии «контурного обводнения». С использованием ряда биотических и биохимических показателей (численность углеводородокисляющих микроорганизмов, активность ферментов каталазы и дегидрогеназы) выявлены закономерности изменения биологической активности субстратов в микрокосмах и их связь с динамикой содержания нефтепродуктов в минеральном субстрате и водной среде микрокосмов. Показано, что наиболее эффективной технологией очистки почв от нефти в условиях лабораторного эксперимента, моделирующего совокупное применение «контурного обводнения» с биоремедиацией нефтезагрязненных почв, является введение в среду бактериально-дрожжевого и альгобактериально-дрожжевого консорциумов в присутствии минеральных добавок. Степень очистки почвы от нефтепродуктов за 90 сут. проведения эксперимента составила 60-63%.

Полученные данные позволяют рекомендовать технологию очистки нефтезагрязненных почв, включающую внесение биоагентов (альго-бактериально-дрожжевого консорциума) с минеральными добавками, «контурное обводнение», насыщение кислородом водной фазы с помощью аэрирующих устройств. Такая технология позволит в достаточно короткие сроки снизить нагрузку нефтяных углеводородов на наземные экосистемы с высокой степенью загрязнения почв нефтью.

*Работа выполнена в рамках Государственного задания «Разработка биокаталитических систем на основе ферментов, микроорганизмов и растительных клеток, их иммобилизованных форм и ассоциаций для переработки растительного сырья, получения биологически активных веществ, биотоплива, ремедиации загрязненных почв и очистки сточных вод» (№ Гр АААА-А17-117121270025-1) и проекта Комплексной программы УрО РАН «Микробные сообщества криогенных почв как основа стабильного функционирования наземных экосистем Арктики и Субарктики в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия» (18-9-4-40).*

#### ЛИТЕРАТУРА

Анчугова, Е. М. Эффективность и экологические аспекты применения растворов поверхностно-активных веществ для разделения фаз механических примесей и нефти из нефтешламов / Е. М. Анчугова, М. Ю. Маркарова, Т. Н. Щемелинина // Известия Самарского НЦ РАН. – 2009. – Т. 11, № 1. – С. 202–207.

Воробьев, Ю. Л. Предупреждение и ликвидация аварийных разливов нефти и нефтепродуктов / Ю. Л. Воробьев, В. А. Акимов, Ю. И. Соколов. – Москва : Ин-октаво, 2005. – С. 315.

Девятова, Т. А. Биоэкологические принципы мониторинга и диагностики загрязнения почв / Т. А. Девятова // Вестник Воронежского гос. ун-та. Серия Химия. Биология. Фармация. – 2005. – № 1. – С. 103–106.

Исмаилов, Н. М. Нефтяное загрязнение и биологическая активность почв / Н. М. Исмаилов // Добыча полезных ископаемых и геохимия природных экосистем. – Москва : Наука, 1982. – С. 227–235.

Киреева, Н. А. Биологическая активность нефтезагрязненных почв / Н. А. Киреева, В. В. Водопьянов, А. М. Мифтахова. – Уфа : Гилем, 2001. – 376 с.

Комплексный мониторинг загрязненных нефтью почв в условиях крайнесеверной тайги / Е. Н. Мелехина, М. Ю. Маркарова, Е. М. Анчугова, Т. Н. Щемелинина, В. А. Канев // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере : материалы Всероссийской конференции, 8–12 апреля 2013 г., Сыктывкар. – Сыктывкар, 2013. – С. 147–149.

Маркарова, М. Ю. Штамм *Rhodotorula* sp. для очистки почв, вод, сточных вод, шламов от нефти и нефтепродуктов: пат. RU 2 526 496 С1 / М. Ю. Маркарова, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова. Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Опубл. 20.08.2014.

Маркарова, М. Ю. Штамм *Pseudomonas libanensis* В-3041D для очистки почвенных и водных сред от нефтяных углеводородов: пат. RUS 2 619 183 / М. Ю. Маркарова, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова. Общество с ограниченной ответственностью «ЭкоАльянс». Опубл. 12.05.2017.

Методика измерений массовой доли нефтепродуктов в пробах почв и грунтов флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02» (М 03-03-2012) Группа компаний «ЛЮМЭКС». – ПНД Ф 16.1:2.21-98 Дата выдачи свидетельства 07.08.2012, ФР.1.31.2012.13170

Методы почвенной микробиологии и биохимии / отв. ред. Д. Г. Звягинцев. – Москва : Издательство Московского университета, 1991. – 304 с.

Новаковская, И. В. Коллекция живых штаммов микроводорослей Института биологии Коми НЦ УрО РАН и перспективы ее использования / И. В. Новаковская, Е. Н. Патова // Известия Коми научного центра УрО РАН. – 2012. – № 2 (10). – С. 36–41.

Пиковский, Ю. М. Трансформация техногенных потоков нефти в почвенных экосистемах / Ю. М. Пиковский // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. – Москва : Наука, 1988. – С. 7–22.

Подалов, Ю. А. Экология нефтегазового производства / Ю. А. Подалов. – Москва : Инфра-Инженерия, 2010. – С. 175.

Роговская, П. И. Рекомендации по методам производства анализов на сооружениях биохимической очистки промышленных сточных вод / П. И. Роговская, Ф. Е. Оргианская. – Москва : Стройиздат, 1970. – 104 с.

Трофимов, С. Я. Жидкая фаза почв : учебное пособие по некоторым главам курса химии почв / С. Я. Трофимов, Е. И. Караванова. – Москва : Университетская книга, 2009. – 111 с.

Хазиев, Ф. Х. Изменение биохимических процессов в почвах при нефтяном загрязнении и активация разложения нефти / Ф. Х. Хазиев, Ф. Ф. Фахтиев // Агрохимия. – 1981. – № 10. – С. 102–111.

Хазиев, Ф. Х. Методы почвенной энзимологии / Ф. Х. Хазиев ; отв. ред. Г. С. Куликов. – Москва : Наука, 2005. – 252 с.

Штамм зеленой микроводоросли *Acutodesmus obliquus*, предназначенный для очистки сточных вод от загрязняющих веществ в коммунальном хозяйстве и целлюлозно-бумажной промышленности: пат. RUS 2556131 / Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова, Д. В. Тарабукин, В. В. Володин, М. Ю. Маркарова, Е. Н. Патова, И. В. Новаковская. Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии

Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Оpubл. 10.07.2015.

Allen, C. R. Contrasting effects of a nonionic surfactant on the biotransformation of polycyclic aromatic hydrocarbons by soil bacteria / C. R. Allen, D. R. Boyd, F. Hempenstall // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1999. – Vol. 65, N 3. – P. 1335–1339.

Grimberg, S. J. Quantifying the biodegradation of phenanthrene by *Pseudomonas stutzeri* P16 in the presence of a nonionic surfactant / S. J. Grimberg, W. T. Stringfellow, M. D. Aitken // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1996. – Vol. 62. – P. 2387–2392.

Roy, D. Modeling of anthracene removal from soil columns by surfactant / D. Roy, M. Liu, G. Wang // *J. Environ. Sci. Health Part A Environ. Sci. Eng.* – 1994. – Vol. 29. – P. 197–213.

Stelmack, P. L. Bacterial adhesion to soil contaminants in the presence of surfactants / P. L. Stelmack, M. R. Gray, M. A. Pickard // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1999. – Vol. 65, N 1. – P. 163–168.

Zhu, Y. The distribution and source apportionment of aliphatic hydrocarbons in soils from the outskirts of Beijing / Y. Zhu // *Org. Geochem.* – 2005. – Vol. 36, N 3 – P. 475–483.

## MODELING OF THE HYDROCARBON DECOMPOSITION BY THE MICROBIAL ASSOCIATIONS IN THE SOD-PODSOLIC SOIL

T.N. Shchemelinina<sup>1</sup>, E.M. Anchugova<sup>1</sup>, A.N. Gurkina<sup>2</sup>, E.M. Lapteva<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

<sup>2</sup> *Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar*

**Summary.** The influence of microbial consortia such as bacterial-yeast, microalgal and algal-bacterial-yeast associations on the oil contaminated soil and covering water clean-up was investigated using the parameters of microbiological and enzymatic activity and the decrease of total petroleum hydrocarbons (TPH). Biological activity of the soil was estimated using the dynamics of hydrocarbon oxidizing microorganisms' number and the activity of ox-red enzymes. Symbiotic complex of bacteria and yeast and an algal-bacterial-yeast consortium with fertilizers were found to be the most effective in oil degradation. The efficiency of soil clean-up for 90 days of the experiment was 59.9% for the consortium of bacteria and yeast, 20.3% for microalgal biomass and 63.1% for algal-bacterial-yeast consortium respectively. Application of fertilizers only resulted in a 10.5% decrease in TPH content for 90 days.

The inoculation with microorganism cells was shown to emulsify oil hydrocarbons and to desorb them into the covering water. Minimal oil hydrocarbon desorption to covering water was observed in the control, the maximum – in the microcosm inoculated with bacteria and yeast. Microscoping of the covering water showed the accumulation of dividing bacterial, yeast, and microalgal cells on the oil dispersed. Thus the most effective TPH reduction, both in soil and in the covering water, was observed in the microcosm inoculated with the algal-bacterial-yeast consortium.

**Key words:** oil pollution, alga-bacterial-yeast consortium, biological activity, clean-up efficiency

## ХРОНИКА, СОБЫТИЯ, ФАКТЫ

### ИСМАИЛ СЫДДЫКОВИЧ ХАНТИМЕР. 120 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

**Е.Г. Кузнецова**

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар*  
E-mail: [kuznecova@ib.komisc.ru](mailto:kuznecova@ib.komisc.ru)

В 2018 г. исполняется 120 лет со дня рождения **Исмаила Сыддыковича Хантимера** – крупного исследователя Севера. Результаты его научной работы пополнили теоретические основы луговедения. Им разработан специфический для Крайнего Севера эффективный прием сельскохозяйственного использования земель тундры – создание многолетних продуктивных сеяных лугов – «залужение». В настоящее время метод залужения является базовым при проведении биологической рекультивации нарушенных земель на Севере.

Исмаил Сыддыкович Хантимер родился 5 февраля 1898 г. в с. Сафаровка Дергачевского района Саратовской области в крестьянской семье. Начальное и среднее образование он получил в татарской школе, а в 1914 г. сам стал работать учителем в деревенской школе. В 1920 г. Исмаил Сыддыкович поступил на естественное отделение физико-математического факультета Астраханского университета, а после его закрытия – на агрономический факультет Тимирязевской (Петровской) сельскохозяйственной академии. Его учителями были крупные ученые: Василий Робертович Вильямс, Дмитрий Николаевич Прянишников, Алексей Федорович Фортунатов.

Исмаил Сыддыкович упорно изучал русский язык. Первое крупное произведение, которое он прочитал со словарем – «Война и мир» Л.Н. Толстого (впоследствии он освоил немецкий, французский и английский и читал литературу на этих языках). В Москве он жадно впитывал русскую культуру, восторгался стихами В.В. Маяковского, ходил на его выступления. Посещал он и политические собрания, где обсуждались национальные проблемы народов России.

После окончания Тимирязевской сельскохозяйственной академии в 1926 г. И.С. Хантимер по приглашению Наркомпроса Татарской АССР стал заведовать учебной частью Казанского сельскохозяйственного техникума и преподавать в садово-огородном техникуме ботанику и химию. В летние месяцы на республиканских курсах по переподготовке учителей он читал лекции по сельскому хозяйству.

В 1929 г. Исмаила Сыддыковича арестовали и заключили в Бутырскую тюрьму, откуда направили в лагерь в г. Кемь, затем на Соловки, где он стал преподавать в школе для вольнонаемного состава и заведовал ботаническим кабинетом Соловецкого общества краеведов.



**Исмаил Сыддыкович Хантимер (1898–1990)**

В лагере г. Кемь И.С. Хантимер познакомился со своей будущей женой – Леонтиной Артуровной, в прошлом ученицей Ленинградского хореографического училища. Исмаил Сыддыкович, несомненно, испытал благотворное влияние этой красивой, артистически одаренной женщины.

После отбытия срока заключения в 1932 г. И.С. Хантимер с супругой прибыл в Архангельск, где устроился на работу геоботаником в Госземтрест. Здесь он встретился с крупнейшим флористом и ботаником Александром Иннокентьевичем Толмачевым и известным ботаником, знатоком Севера Иваном Александровичем Перфильевым. Именно они

оказали на Исмаила Сыддыковича большое влияние в выборе направления деятельности. С 1939 по 1941 г. он работал геоботаником в Большеземельской экспедиции Наркомзема РСФСР. В те годы проводилась большая работа, связанная с изучением растительности европейского Севера и устройством оленеводческих хозяйств. Исследованиями охватывалась и северная часть территории Коми АССР. В 1941 г. И.С. Хантимер был зачислен в штат Северной базы АН СССР, которая в том же году была переведена из Архангельска в г. Сыктывкар.

С началом Великой Отечественной войны перед учеными-биологами Коми Базы была поставлена задача по оказанию конкретной помощи хозяйству республики. Поэтому основными направлениями работы биологов стали изучение вопросов интродукции новых сортов картофеля, разработка мероприятий по борьбе с вредителями сельскохозяйственных растений. В годы войны И.С. Хантимер участвовал в исследованиях, проводимых вдоль Печорской железной дороги, занимался изучением сорно-полевой растительности в районе Воркуты, а также вопросами семеноводства многолетних кормовых трав. И.С.



Исмаил Сыддыкович и Леонтина Артуровна, 1930-е гг.

Хантимеру был выдан специальный мандат, по которому он мог обследовать территории Сысольского района.

В годы войны вышло из печати несколько его статей по вопросам кормопроизводства, рекомендации по улучшению лугов и пастбищ. С 1949 г. И.С. Хантимер начал исследования по характеристике кормовой базы животноводства в южных районах Коми АССР. Через несколько лет он обобщил эти материалы в виде рукописи, которая в настоящее время находится в личном фонде И.С. Хантимера, хранящемся в научном архиве Коми НЦ УрО РАН. Исмаилом Сыддыковичем была разработана классификация, приведена качественная характеристика кормовых угодий и их типологический состав, даны рекомендации по рациональному использованию и улучшению сенокосов и пастбищ. В 1951 г. была опубликована его работа «Семеноводство многолетних кормовых трав в Коми АССР», не утратившая значения и в настоящее время. В его работе «Материалы к изучению лугов поймы р. Печоры» (1959)



И.С. Хантимер во время полевых исследований.

впервые была рассмотрена динамика лугов поймы Печоры за 25 лет, обсуждались способы улучшения лугов с учетом местных особенностей.

В конце 1950-х гг. И.С. Хантимер приступает к изучению способов создания искусственных травостоев в тундре и лесотундре. Первый сеяный луг площадью 1.2 га был заложен под его руководством в 1958 г. на склоне коренного берега р. Воркуты. Для залужения использовали мятлику луговой и лисохвост луговой. Этот участок решением Воркутинского горисполкома в 1983 г. был объявлен «памятником природы». Результаты исследований И.С. Хантимера в тундре за 12 лет отражены в монографии «Сельскохозяйственное освоение тундры» (1974), многочисленных рукописных отчетах, статьях и брошюрах. Монографию высоко оценили специалисты широкого круга: геоботаники, почвоведы, агрономы, животноводы и др. Она до сих пор является настольной книгой научных работников и специалистов, работающих на Севере. Уже находясь на пенсии, в 1976 г. И.С. Хантимер блестяще защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук.

За полвека, отданного изучению Севера, ученый исколесил всю республику, поэтому хорошо знал ее природу, сельское хозяйство. Его восхищало трудолюбие коренного населения коми, для нужд которого он работал.

Научные исследования И.С. Хантимера дополнили теоретические основы луговедения. Под его руководством разработан специфический для Крайнего Севера метод залужения, т.е. создания многолетних продуктивных сеяных лугов в тундре. В настоящее время метод залужения является базовым приемом при проведении биологической рекультивации нарушенных земель на Севере.

Научное наследие И.С. Хантимера составляют 80 работ, из которых опубликованы только 37. Ученый много писал о результатах своих исследований, но оставлял эти материалы чаще всего «в столе», так как считал непозволительной трату времени на подготовку рукописи к изданию. Ему хотелось получить быстрый практический эффект от своих предложений. Этому он уделял все свое время, проводил огромную работу по внедрению полученных результатов в производство. Писал докладные записки в совхозы, Совет Министров Коми АССР, статьи в газеты, выступал по радио и телевидению, регулярно участвовал во встречах с работниками сельского хозяйства республики.

Находясь на пенсии, И.С. Хантимер до последних дней активно участвовал в жизни Института биологии: выступал на дискуссиях, писал статьи, консультировал сотрудников Института, болел душой за науку, за сельское хозяйство Республики Коми. Скончался Исмаил Сыддыкович 2 ноября 1990 г. в г. Сыктывкар.

Труд И.С. Хантимера отмечен медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941-1945 гг.», Почетными грамотами Президиума АН СССР. Он награжден медалью к 100-летию со дня рождения В.И. Ленина, бронзовой (1974) и серебряной (1980) медалями ВДНХ, трижды ему вручались дипломы, свидетельства участника ВДНХ. Ему присвоено звание «Заслуженный работник народного хозяйства Коми АССР». Своеобразной наградой можно считать и то, что луг, созданный усилиями И.С. Хантимера, называется «Хантимерово поле».

Научное наследие определяется не только количеством опубликованных трудов. Не менее важен след, который оставил этот замечательный человек в душах работавших с ним вместе коллег. И.С. Хантимер был настоящим трудолюбом, отличался широтой взглядов, глубиной разносторонних знаний. Его делом была наука, жизненным кредо – служение людям. Как человек

духовно богатый, он щедро делился своими знаниями, научными идеями. Он привлекал к научным исследованиям молодых специалистов, был сторонником комплексных исследований. С ним работали почвовед д.б.н. И.Б. Арчегова, геоботаники к.б.н. Н.С. Котелина, к.б.н. Л.П. Турубанова, лаборант А.А. Кустышева и др. Эти люди развивали идеи И.С. Хантимера, внедряли их в практику, передавали опыт молодым специалистам. Теоретические исследования и практические работы продолжает следующее поколение ученых, обогащая науку и расширяя возможности рационального природопользования на Севере.

*Составлено по материалам издания: Котелина, Н. С. Исмаил Сыддыкович Хантимер (очерк научной деятельности) / Н. С. Котелина, И. Б. Арчегова ; отв. ред. А. И. Таскаев. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 1996. – 36 с. – (Серия «Люди науки» ; вып. 15).*

## ISMAIL S. HANTIMER. 120<sup>TH</sup> ANNIVERSARY FROM THE BIRTHDAY

**E.G. Kuznetsova**

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

In 2018, there is 120<sup>th</sup> anniversary from the birth of Ismail Syddykovich Hantimer, a great explorer of the North. The results of his scientific research have filled up the theory of meadow studies. He created an efficient agricultural approach specific for the northern tundra – «grasslanding» of tundra communities, i.e. creation of perennial yielding artificial meadows. By the moment, this approach is recognized as basic for biological recultivation of the damaged areas in the North.

Hantimer's scientific heritage includes about 80 studies; 37 of them were published. His book «Agricultural land use of tundra» (1974) is well known and highly appreciated among the researchers of various scientific fields – phytocoenology, soil science, agronomical science, livestock breeding etc. This book is still of great interest for scientists and other specialists working in the North. Ismail Hantimer received the degree of candidate (PhD) of agricultural science in 1976.

He made a lot of efforts to implement the scientific results into the agricultural practice. He prepared reports for state farms, articles for newspapers, radio and television addresses and regularly participated in meetings with agricultural workers of the republic.

Hantimer's theoretical and practical researches are continued by the next generation of scientists enriching the science and expanding the opportunities for rational nature management in the North.

Перевод на английский: Ю. Дубровский

## ГЕННАДИЙ МИХАЙЛОВИЧ КОЗУБОВ. 90 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

**С.Н. Плюснина, С.В. Загирова**

*Федеральное государственное бюджетное учреждения науки  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар  
E-mail: pljusnina@ib.komisc.ru*

Десять лет назад, в 2008 г., вышла в свет книга «Жизнеописание отдельно взятого представителя русской науки в XX веке». Как написано на ее титульном листе, «...в популярно-мемуарной форме приведено описание сложной и богатой событиями жизни Заслуженного деятеля науки Российской Федерации и Республики Коми, доктора биологических наук, профессора Г.М. Козубова». Вряд ли мы сможем рассказать о жизни Геннадия Михайловича лучше и интереснее, чем написано в этом произведении. Можно лишь отметить, что нам посчастливилось работать рядом с ним, крупным ученым в области репродуктивной биологии хвойных и лесного хозяйства.

Геннадий Михайлович Козубов родился 5 февраля 1928 г. в г. Одессе. Наверное, место рождения будущего профессора определило его невероятное чувство юмора, артистизм и творческое начало во всем, чем бы он ни занимался. Эти ка-

чества, очевидно, и помогали ему всегда быть оптимистом, преодолевать все трудности, с которыми столкнулась наша страна и ее граждане в первой половине XX в. Геннадий Михайлович не знал отца, который был арестован как участник

троцкистской профсоюзной оппозиции и сослан в Магаданский край. Жил Геннадий Михайлович с мамой, Анной Трофимовной Козубовой, и неродными бабушкой и тетей. И даже в сложившихся тогда условиях у него была возможность развить свой талант и природную любознательность, которые проявились у него с детства. Уже в первые школьные годы будущий ученый посещал энтомологический кружок, кружок «Юный химик» и изостудию. Любовь к живописи Геннадий Михайлович сохранил на всю его долгую жизнь, и сегодня у его друзей и близких хранятся написанные им пейзажи.

Великая Отечественная война прервала обучение в школе на три года. Дом Козубовых, как и вся Одесса, был разрушен бомбежками, поэтому сын с мамой переехали в Западную Украину в г. Коломыя Станиславской области. Здесь Геннадий Михайлович экстерном сдал экзамены за 6, 7 и 8 классы в русской средней школе и окончил ее с золотой медалью.

Начало пути в науку Геннадия Михайловича было сложным. Закончить высшее учебное заведение ему удалось только с третьего раза. Сразу после школы были поданы документы в Московский геологоразведочный институт им. Серго Орджоникидзе. Однако после кражи в московской электричке стипендии, продуктовых карточек и талонов на дополнительное питание пришлось отказаться от обучения в столице и вернуться домой в Коломыю. Проработав год директором местного Дворца пионеров, Геннадий Михайлович повторил попытку получить высшее образование, на этот раз в родной Одессе, там, где осталась жить его тетя.

Мама видела в сыне будущего врача, но Геннадий Михайлович поступил в Одесский гидрометеорологический институт, однако вскоре длительная болезнь вынудила его написать заявление об отчислении из института. В 1949 г. Геннадий Михайлович был зачислен в Львовский лесотехнический институт на лесохозяйственный факультет по специальности «лесное хозяйство» с официальным переводом из Одесского гидрометеорологического института. Это позволило засчитать все предметы, по которым были сданы зачеты и экзамены, и продолжить обучение уже со второго курса. В лесотехническом институте он много времени посвящал спорту: гимнастике, альпинизму, тяжелой атлетике. На третьем курсе при выборе темы для проведения первых научных изысканий внимание Геннадия Михайловича привлекла лесная таксация, сочетающая в себе лесоводственные исследования и математический аппарат для обработки полученного био-



**Геннадий Михайлович  
Козубов  
(1928–2009)**

логического материала. Научную и производственную практику Геннадий Михайлович проходил в лесах под Львовом и в Белоруссии. Тема его дипломной работы по лесной таксации была посвящена внесению корректив в таблицы хода роста лиственницы с учетом местных экологических условий Горного Алтая. Первое публичное выступление Геннадий Михайлович сделал на городской научной студенческой конференции вузов Львова. В 1953 г. после окончания с отличием Львовского лесотехнического института он работал старшим лаборантом на Лесоплодовой опытной станции Ак-Терек Института биологии Киргизского филиала АН СССР, затем старшим инженером и заместителем директора в Судайском леспромхозе комбината «Костромалес». В 1956 г. Г.М. Козубов переехал в Карелию и был принят на работу в должности старшего научного сотрудника Петрозаводской лесной опытной станции Ленинградского НИИ лесного хозяйства. С Карелией связаны 20 лет его профессиональной деятельности, здесь он написал свои лучшие работы по репродуктивной биологии и ультраструктурной организации голосеменных растений.

Осенью 1955 г. он успешно сдал вступительные экзамены на заочное отделение аспирантуры Ленинградской лесотехнической академии, а окончил ее в 1961 г. как аспирант Карельского филиала АН СССР по специальности «селекция древесных пород». С поступлением в аспирантуру начался этап становления Геннадия Михайловича как ученого, имеющего большой практический опыт работы в лесном хозяйстве, с широким кругозором знаний и огромным желанием развивать лесную науку. 4 апреля 1962 г. в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова АН СССР (г. Ленинград) он успешно защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук по теме «Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной в Карелии и на Кольском полуострове».

После защиты квалификационной работы молодого специалиста зачислили в лабораторию лесоведения Института леса Карельского филиала АН СССР. Здесь он прошел все ступени карьерного роста – от младшего научного сотрудника до заведующего лабораторией (1972 г.). Важным событием в истории Института было приобретение в 1966 г. трансмиссионного электронного микроскопа и ультрамикротомов для подготовки препаратов. Геннадий Михайлович с большим оптимизмом взялся отрабатывать методики подготовки срезов и получения качественных электронографических снимков. После участия в работе IV Европейского конгресса по электронной

микроскопии в Риме (сентябрь 1968 г.) он уже не сомневался в высоком качестве выполненной работы – полученные результаты и электронно-микроскопические снимки вызвали большой интерес у зарубежных специалистов. В 1971 г. по материалам, полученным в Карелии и на Кольском полуострове, Г.М. Козубов защитил докторскую диссертацию «Репродуктивная деятельность сосны обыкновенной на Севере (морфофизиологические и электронно-микроскопические исследования)» в Институте леса и древесины им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения АН СССР (г. Красноярск).

Применение электронного микроскопа в ботанических исследованиях в то время было редким явлением в мировой науке. Встреча Геннадия Михайловича с профессором Андреем Алексеевичем Яценко-Хмелевским после Европейского конгресса и его предложение заняться совместной подготовкой и изданием словаря-справочника по ультраструктуре растительных клеток положили начало работе над изданием «Атласа ультраструктуры растительных клеток». Подготовка задуманного издания объединила специалистов Ботанического института АН СССР им. В.Л. Комарова, Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева, Московского университета им. М.В. Ломоносова, Института биохимии АН СССР им. А.Н. Баха, Института цитологии АН СССР, Главного ботанического сада АН СССР и Института леса Карельского филиала АН СССР. Ответственными редакторами сводки были Г.М. Козубов и М.Ф. Данилова. Атлас вышел в 1972 г., но и сегодня он не потерял своей актуальности. За работу над этим фундаментальным трудом Геннадий Михайлович Козубов, Мария Федоровна Данилова и Андрей Евгеньевич Васильев, как основные авторы, в 1973 г. были удостоены Премии им. К.А. Тимирязева. На вручении премии в Доме ученых в Москве возникла идея подготовить гистологический атлас. «Атлас ультраструктуры растительных тканей» вышел в 1980 г. под редакцией М.Ф. Даниловой и Г.М. Козубова. На подготовку и опубликование обоих атласов ушло почти 12 лет. По мнению Геннадия Михайловича, именно они принесли научный авторитет Институту леса Карельского филиала АН и лаборатории цитологии, эмбриологии и селекции древесных растений, которую он возглавлял с 1972 по 1978 г. В своем «Жизнеописании...» Геннадий Михайлович признается: «Наверное, если бы ничего больше я в своей жизни не достиг, то все равно был бы известен как инициатор, один из авторов и научный редактор этих уникальных для своего времени изданий».

На протяжении 1974-1977 гг. Геннадий Михайлович был руководителем со стороны Советского Союза совместного советско-шведского проекта «Изучение биологии цветения и разработка методов стимуляции плодоношения ели обыкновенной». После окончания этого проекта в январе



На преддипломной практике в Горном Алтае (июль-сентябрь 1952 г.).

1978 г. он оставил должность заведующего лабораторией в Институте леса Карельского филиала АН СССР и вернулся в «альма-матер» – Львовский лесотехнический институт. Годы жизни в Карелии, по словам самого Геннадия Михайловича, стали самыми продуктивными в его научной деятельности, здесь он стал ученым, получил известность как в своей стране, так и за рубежом.

В Львовском лесотехническом институте Г.М. Козубов заведовал кафедрой дендрологии и древесиноведения, вел лекции по физиологии древесных растений, лесной генетике и селекции. Работу пришлось начинать с создания лаборатории физиологии древесных растений. При кафедре сформировали научную группу, основным направлением работы которой было изучение особенностей метаболизма хвойных с высокой энергией роста. В дальнейшем это направление возглавлял доктор биологических наук, профессор Григорий Томкович Криницкий. Весной 1979 г. Геннадию Михайловичу Козубову было присвоено звание профессора кафедры дендрологии и древесиноведения, а в конце мая 1982 г. он уже подал документы для участия в конкурсе на замещение должности заведующего Отделом лесобиологических проблем Севера в Институте биологии Коми филиала АН СССР и с 10 июля был зачислен в штат Института.

С Республикой Коми связано 40 лет научной деятельности Геннадия Михайловича. Задолго до приезда в республику, в декабре 1967 г. он встретился с Вячеславом Александровичем Артемовым в Петрозаводске на Первом Всесоюзном совещании по лесной генетике, селекции и семеноводству. Вячеслав Александрович привез Геннадию Михайловичу предложение от дирекции Института биологии Коми филиала АН СССР взять на себя руководство исследованиями в области цитоэмбриологии хвойных. С тех пор и до 1982 г. Г.М. Козубов был научным консультантом, а с 1982 г. по 1993 г. – заведующим отделом лесобиологических проблем Севера Института биологии. С 1993 г. до июня 2006 г. Геннадий Михайлович выполнял обязанности главного научного сотрудника этого отдела.





Осмотр дендрофитотрона в Швеции. Слева направо: к.с.-х.н. Э.Я. Ронис (ЛатНИИЛХП), д.б.н. Г.М. Козубов (Институт леса, Карелия), пояснения дает научный сотрудник дендрофитотрона (декабрь 1975 г.).

После приезда Г.М. Козубова в Сыктывкар электронно-микроскопические исследования хвойных растений, которые в Институте биологии были начаты Владимиром Борисовичем Скупченко и Надеждой Валерьяновной Ладановой, получили дальнейшее развитие. В Институт поступили два новых микроскопа, что позволило молодым специалистам под руководством Геннадия Михайловича выполнять исследования тонкой структуры клеток и тканей. В это же время он активно занимался внедрением результатов научных исследований коллектива в практику лесной селекции и семеноводства.

26 апреля 1986 г. произошла авария на четвертом энергоблоке Чернобыльской АЭС – самая большая техногенная катастрофа XX в. В составе Радиоэкологической экспедиции Института биологии Коми НЦ УрО РАН (научный руко-



Обсуждение материалов, полученных при изучении облученных лесов в 30-км зоне аварии на ЧАЭС. Слева – научный руководитель радиоэкологической экспедиции Института биологии Коми НЦ УрО РАН А.И. Таскаев, справа – научный руководитель лесного радиобиологического отряда Г.М. Козубов (1990 г.).

дитель – Анатолий Иванович Таскаев, тогда заведующий отделом радиоэкологии Института биологии), которая выехала в Чернобыль буквально в первые недели после взрыва, был и лесобиологический отряд, которым руководил Г.М. Козубов. Геннадий Михайлович осознавал степень опасности работы в этой зоне, в то же время он прекрасно понимал, что в результате аварии появилась возможность провести интересные для науки натурные исследования воздействия радиации на лесные биоценозы площадью в сотни и тысячи гектар. Под руководством и при непосредственном участии Г.М. Козубова в течение семи лет (1986-1990 гг.) проводились комплексные радиобиологические исследования лесов в районе Чернобыльской АЭС. Разработанные им предложения по стабилизации радиоэкологической обстановки в радиационно загрязненных лесах были одобрены правительственной комиссией и рекомендованы для использования в Украинской ССР, Белорусской ССР и РСФСР. В 1996 г. Геннадий Михайлович был награжден орденом Мужества, а в декабре 2007 г. ему совместно с А.И. Таскаевым присуждена премия Президиума УрО РАН им. Н.В. Тимофеева-Ресовского за цикл работ, опубликованных по материалам радиобиологических исследований в районе аварии на Чернобыльской АЭС (1986-1992 гг.).

Экспедиционную работу в Чернобыле он очень подробно, живым языком описал в книге «Семь лет в Чернобыльских лесах (1986-1992 гг.)». Как уже говорилось выше, Геннадий Михайлович обладал уникальным чувством юмора, огромным жизнелюбием. Поэтому даже в описании трагичных страниц его жизни, жизни страны, он находил место для оптимистических строк, всегда показывал, что даже в самых тяжелых условиях, ситуациях есть место для простой человеческой радости. Прекрасная память как на очень яркие, запоминающиеся события и факты, так и на самые мелкие детали позволяла Геннадию Михайловичу воспроизводить события достаточно точно. Произведения Г.М. Козубова легко читаются и, в свою очередь, легко откладываются в памяти. Когда перелистываешь страницы его воспоминаний, создается целостная картина описанных автором событий ушедшего века, переплетений проблем в науке и обществе, портретов людей, живших в реалиях советского времени, как известных ученых, преданных своей науке, так и и псевдоученых.

Долгое время Геннадий Михайлович вынашивал идею издания фундаментального труда о лесах Республики Коми, которая возникла у него после ознакомления с материалами исследований по лесной тематике, проведенных в Коми филиале АН СССР за 50 лет. В 1995 г. он предложил директору Института биологии А.И. Таскаеву издать фундаментальную сводку о лесах регио-

на, которая могла бы служить научным и справочным пособием для широкого круга специалистов, аспирантов и студентов лесного профиля. Идея была поддержана. В 1999 и 2000 гг. по инициативе Г.М. Козубова были изданы две фундаментальные монографии: «Леса Республики Коми» и «Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми» (общим объемом около 100 п.л.), редактором-составителем которых он являлся. В 2001 г. Г.М. Козубову в составе коллектива основных авторов этих книг (Капитолины Степановны Бобковой, Николая Михайловича Большакова, Вячеслава Дмитриевича Пручкина, Владимира Васильевича Пахучего) была присуждена Государственная премия Республики Коми в области науки. Научные труды Г.М. Козубова известны широко как у нас в стране, так и за рубежом. Он является автором и соавтором около 180 научных трудов, в том числе 15 монографий. Плодотворная научная и общественная деятельность Геннадия Михайловича была отмечена Почетной грамотой Президиума Верховного Совета Коми АССР, медалью «Ветеран труда», Почетными грамотами Президиума АН СССР и Российской академии наук. В 1992 г. он был удостоен почетного звания «Заслуженный деятель науки Коми ССР», а в 1994 г. – «Заслуженный деятель науки Российской Федерации».

Много внимания и труда Г.М. Козубов уделял подготовке высококвалифицированных научных кадров. Под его руководством защищены 15 кандидатских и четыре докторских диссертации. По его инициативе в Институте биологии был создан диссертационный совет по защите кандидатских и докторских диссертаций, который он возглавлял в течение семи лет.

Геннадий Михайлович прожил долгую и интересную жизнь. В своей книге «Жизнеописание...» он сделал заключение: «На вопрос, как была прожита моя жизнь, я могу ответить – так, как я хотел и мечтал в юности!». Остается только пожелать не только людям науки, но каждому человеку, чтобы он мог сказать о себе эти же слова.

*Составлено по материалам изданий:*

*Козубов, Г. М. Жизнеописание отдельно взятого представителя русской науки в XX веке / Г. М. Козубов. – Сыктывкар, 2008. – 400 с.*

*Козубов, Г. М. Семь лет в Чернобыльских лесах (1986-1992 гг.) / Г. М. Козубов. – Сыктывкар, 2004. – 160 с.*

*Таскаев, А. И. Геннадий Михайлович Козубов. Биографическая справка и библиография / А. И. Таскаев. – Сыктывкар, 2003. – 44 с.*

*Юбилей Геннадия Михайловича Козубова. – Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2007. – № 6. – С. 138–140.*

## GENNADIY MIKHAILOVICH KOZUBOV. 90 YEARS FROM THE BIRTHDAY

S.N. Plyusnina, S.V. Zagirova

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

*Summary:* Gennadiy Mikhailovich Kozubov – the great scientist in the field of embryology and physiology of coniferous plants. Honored Worker of Science of the Russian Federation and the Komi Republic.

He was born in 5<sup>th</sup> February 1928 in Odessa. In 1953 he graduated from Lvov Forestry Engineering Institute. In 1961 he finished his postgraduate studies at the Forest Institute of Karelian branch of the USSR Academy of Sciences, specializing at the selection of trees. April 4, 1962 Gennadiy got the degree of candidate of sciences (PhD) from the Botanical Institute (St. Petersburg) with the thesis «Intraspecific diversity of pine in Karelia and the Kola Peninsula».

In 1962-1978 – he worked in the Forest Institute of Karelian branch of the USSR Academy of Sciences; from 1972 to 1978 Gennadiy headed the Laboratory of cytology, embryology and selection of coniferous plants. In 1971, he got the degree of doctor of sciences from the Sukachev Institute of Forest and Timber (Krasnoyarsk). The theme of the dissertation was «Reproductive activity of Scots pine in the North (morphophysiological and electron microscopic studies)». G.M. Kozubov with M.F. Danilova was an editor of the «Atlas of ultrastructure of plant cells» (1972) and started the «Atlas of ultrastructure of plant tissues » (1980 г.). In 1978-1982, he headed the Department of Dendrology and Timber Studies in the Lvov forest institute and did lectures on physiology of trees, forest genetics and selection.

Since 1967, G.M. Kozubov was scientific adviser and since 1982 till 1993 he was the Head of Department of Forest Biology Problems of the North of the Institute of Biology of Komi branch of the USSR RAS. Since 1993 till June 2006 he was the leading researcher of this Department.

G.M. Kozubov was the head of the complex radiobiological expedition investigating forests in the area of Chernobyl accident during seven years (1986-1992). In September, 1996 he was awarded the Order of Courage. He was an editor of books «Forests of the Komi Republic» (1999) and «Forestry and forest recourses of the Komi Republic» (2000).

He is the author and coauthor of about 180 scientific publications, including 15 monographs. He was a supervisor of 15 candidate and 4 doctor theses.

Перевод на английский: Ю. Дубровский

**УЧЕНЫЙ. УЧИТЕЛЬ. ЧЕЛОВЕК. ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА ЕСТАФЬЕВА**

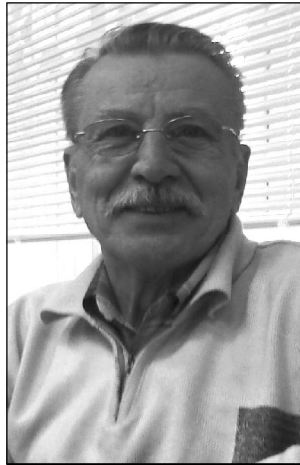
**С.К. Кочанов, Н.П. Селиванова, А.Н. Королев**

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар  
E-mail: [kochanov@ib.komisc.ru](mailto:kochanov@ib.komisc.ru)*

Алексей Александрович Естафьев родился 17 марта 1941 г. на ст. Чёбсара Вологодской области. Он был четвертым ребенком в многодетной семье. Его отец Александр Иванович – военный, мама Вера Ивановна занималась домашним хозяйством и воспитанием детей. В начале Великой Отечественной войны станцию, где жила семья Алексея Александровича, разбомбили, и семья эвакуировалась сначала в Вологду, потом в с. Усть-Усу, г. Печору, а в 1943 г. – в г. Сыктывкар, где осталась жить и после войны.

Интерес к исследовательской работе у Алексея Александровича начал проявляться еще в школе. Вместе с друзьями он собирал материал для коллекций краеведческого музея г. Сыктывкара (ныне – Национальный музей Республики Коми): гербарий, кухонную утварь, прялки, ткацкие станы и другие предметы старины. Позднее в составе группы туристов он продолжил сбор краеведческого материала для музеев Сыктывкара и Воркуты. С раннего детства Алексея Александровича отличали такие черты характера, как целеустремленность, принципиальность, широта взглядов и жизнелюбие. Научившись читать в шесть лет, он перечитал все книги из домашней и школьной библиотек. Подростком в трудные послевоенные годы помогал семье, подрабатывал на разгрузке барж с арбузами, капустой, луком, жмыхом, яйцами, мукой, сахаром на пристани р. Сысолы. За работу платили продуктами – столько сможешь, столько и бери. «Один большой арбуз мы до дома катили!» – вспоминал Алексей Александрович.

В 1958 г. по окончании средней школы Алексей Александрович поступил в Коми государственный педагогический институт на факультет естествознания. Параллельно с учебой он активно вел общественную работу, был руководителем туристического кружка на Республиканской экскурсионно-туристической станции. Водил школьников в туристические походы, походы по местам боевой славы, участвовал в международных, всесоюзных и республиканских соревнованиях по туризму. Помимо туризма в студенческие годы А.А. Естафьев занимался конькобежным спортом, фехтованием, спортивным ориентированием, лыжами – имел награды. Самостоятельно научившись играть на саксофоне, в составе группы он



**Алексей Александрович  
Естафьев  
(1941–2016)**

выступал на вечерах в институте и в кафе. Подрабатывал на кирпичном заводе и, по его воспоминаниям, зарабатывал больше отца. На последних курсах института летом выезжал в экспедиции, устраиваясь лаборантом в Институт геологии Коми филиала Академии наук СССР.

После окончания Педагогического института в 1963 г. Алексей Александрович был призван на службу в ряды Советской Армии. По возвращении в Сыктывкар в 1965 г. поступил на работу в Институт биологии Коми филиала АН СССР (сейчас – Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) на должность младшего научного сотрудника. Позднее поступил в аспирантуру по специальности «зоология».

Руководителем диссертационной работы А.А. Естафьева был один из известнейших в советской орнитологии ученых – доктор наук Леонид Александрович Портенко (ученик М.А. Мензбира и П.И. Сушкина). Л.А. Портенко разработал схему орнитогеографического районирования территории СССР и ее отдельных регионов. А.А. Естафьев начал изучение орнитофауны таежной зоны в бассейне р. Печоры. В этот период он собрал обширные орнитологические коллекции, которые хранятся в музее Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Зоологическом музее МГУ (г. Москва), Научном музее Института биологии Коми НЦ УрО РАН. После смерти Л.А. Портенко в 1972 г. руководство работой Алексея Александровича принял на себя кандидат наук Р.Л. Потапов, сотрудник Зоологического института РАН. В 1978 г. Алексей Александрович блестяще защитил диссертационную работу, ему была присвоена ученая степень кандидата биологических наук.

С конца 1960-х гг. А.А. Естафьев выполнял стационарные исследования фауны и населения птиц сначала на Урале, а затем на Тиманском кряже. Большая работа была проделана Алексеем Александровичем и его коллегами-зоологами для организации стационарных исследований на Приполярном Урале. В 1968 г. на западном макросклоне Приполярного Урала (сейчас – территория национального парка «Югыд ва») был организован научный стационар «Академия». Итогом пятилетней работы на стационаре стал сборник статей сотрудников лаборатории зоологии «Животный мир западного склона Приполярно-

го Урала». С конца 1980-х гг. Алексей Александрович почти четверть века вел мониторинговые наблюдения за состоянием популяции серого журавля на оз. Дон-ты. Данные мониторинга А.А. Естафьев регулярно публиковал в выпусках трудов Международной рабочей группы по журавлям Евразии, работу которой он курировал на европейском Севере, и в других научных изданиях.

С 1976 по 1984 г. Алексей Александрович вместе с коллегами-зоологами занимался изучением птиц материковых тундр. Экспедиционные выезды в период размножения птиц длились по два-три месяца. В результате исследований был выявлен ряд важных местообитаний для охраны гнездящихся, мигрирующих и линяющих куликов в Большеземельской тундре, пополнен список новых для региона видов птиц. Итоги девятилетних исследований ржанкообразных птиц тундровой зоны были обобщены Алексеем Александровичем в монографии «Фауна и экология куликов Большеземельской тундры и Югорского полуострова».

Значительный вклад А.А. Естафьев внес в создание и разработку региональной системы особо охраняемых природных территорий. На основе результатов исследований популяций редких и охраняемых видов птиц он подготовил обоснования для создания ряда заказников в таежной зоне Республики Коми, в числе которых единственный в республике орнитологический заказник. С 2006 г. этот резерват включен в состав комплексного заказника «Сынинский» как участок с особыми условиями охраны. Более 10 территорий были предложены Алексеем Александровичем для охраны среды обитания гнездящихся и мигрирующих птиц на территории Ненецкого автономного округа. О научно обоснованных рекомендациях по вопросам охраны птиц он неоднократно докладывал на международных и всероссийских конференциях. Эти материалы опубликованы А.А. Естафьевым в региональных и специализированных сборниках научных трудов, нашли применение при издании Красных книг Республики Коми и Российской Федерации.

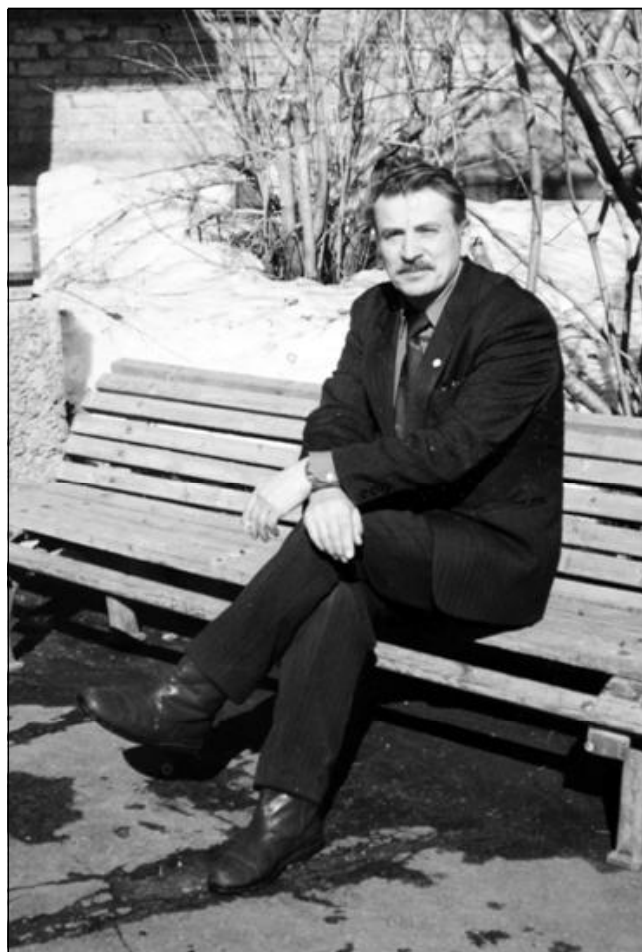
В 1986 г. Алексей Александрович был избран заведующим лабораторией зоологии (в настоящее время – лаборатория экологии наземных позвоночных) Института биологии Коми НЦ УрО РАН, которой он руководил на протяжении 20 лет. Во время работы в должности руководителя крупного научного подразделения наиболее ярко проявились его организаторские способности и талант редактора. Под редакцией А.А. Естафьева вышли в свет несколько сборников трудов Института биологии и монографических сводок. В 1995 г. по его инициативе была основана монографическая серия фундаментальных трудов «Фауна европейского северо-востока России». Алек-



В экспедиции на лесном острове р. Море-Ю.

сей Александрович многие годы был не только автором томов данной сводки, но и ее редактором. Эта работа получила высокую оценку специалистов и в 1999 г. была удостоена государственной премии Республики Коми в области науки. Сегодня обобщение фаунистических данных продолжают новые поколения исследователей.

В 1999 г. Алексей Александрович успешно защитил докторскую диссертацию в Зоологическом институте РАН. Эта квалификационная работа стала обобщением итогов его многолетних



В годы заведования лабораторией.



А.А. Естафьев (в центре) с сотрудниками лаборатории и студентами на стационаре «Академия».

исследований фауны и населения птиц таежной и тундровой зон европейского северо-востока России. Диссертация была оценена специалистами как первая крупная фаунистическая сводка для северного региона, в которой впервые были выявлены особенности современного состояния фауны птиц, установлены механизмы формирования и особенности ее структуры.

Алексея Александровича многие годы интересовали вопросы систематики и орнитогеографии европейского северо-востока России, он месяцами работал в коллекционных фондах крупнейших зоологических музеев Москвы и Санкт-Петербурга, составлял и анализировал серии птиц так называемых «проблемных видов». Итогом

этой работы стало выявление границ распространения на территории европейского северо-востока России подвидов кедровки, оляпки, сибирской завирушки, пеночки-теньковки, сероголовой гаички. Эти данные легли в основу научных публикаций по вопросам формирования фауны и орнитогеографическому районированию региона.

Результаты научных работ Алексея Александровича имели немаловажное прикладное значение, они использованы при технико-экономических обоснованиях строительства крупных промышленных объектов на территории Республики Коми и Ненецкого автономного округа, связанных с разработкой и эксплуатацией месторождений нефти, газа, лесных ресурсов. Он неоднократно выступал государственным экспертом по вопросам охраны, оценки ущерба и рационального использования ресурсов животного мира.

После ухода с поста заведующего в 2005 г. А.А. Естафьев продолжил научную деятельность в должности ведущего научного сотрудника. Результаты его исследований используются при подготовке и чтении курсов лекций и проведении практических занятий для студентов биологического профиля. Он работал над очередной монографией о фауне птиц для многотомного издания «Фауна европейского северо-востока России», опубликовал ряд статей и сообщений по экологии и биологии некоторых видов воробьиных птиц: рогатому жаворонку, обыкновенной оляпке (статья по этому виду вышла в румынском журнале «*Journal Wetlands biodiversity*»), береговой ласточке; руководил аспирантами и оппонировал кандидатские и докторские диссертационные работы.

В Институте биологии, где А.А. Естафьев проработал более 50 лет, сегодня работают его ученики, для которых труды наставника и коллеги служат отправной точкой для проведения научных исследований. Продолжаются эколого-фаунистические работы на стационарах в таежной зоне и на Урале, готовятся к публикации не законченные при жизни Алексея Александровича научные статьи и квалификационные работы.

## SCIENTIST. TEACHER. GREAT PERSON

**S.K. Kochanov, N.P. Selivanova, A.N. Korolev**

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar*

26 December 2017, the year has gone without Alexey Alexandrovich Estafiev – our colleague, teacher and leading researcher of Animal Ecology Department, Doctor of Biological Sciences. He was outstanding man and talented scientist. As famous biologist, he made important contribution in systematics, zoogeography, ecology and conservation of birds at the European North. Alexey Alexandrovich worked in the Institute of Biology more than 50 years. He was a specialist of high qualification and with excellent professional skills highly respected by his colleagues.