

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

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2023 16 (2)

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

2023 16(2)

Издание индексируется Scopus (Elsevier), «Russian Science Citation Index» и «Zoological Record» на платформе «Web of Science» (Clarivate Analytics), Российским индексом научного цитирования (РИНЦ), представлено в международных и российских информационных базах: Ulrich's periodicals directory, ProQuest, EBSCO (США), Google Scholar, Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI), DOAJ, КиберЛенинка. Включено в список Высшей аттестационной комиссии «Рецензируемые научные издания, входящие в международные реферативные базы данных и системы цитирования».

Журнал Сибирского федерального университета Биология

Journal of Siberian Federal University Biology

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

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

Главный редактор: *Е.С. Кравчук*. Редактор *А.В. Прохоренко*.
Корректор *Т.Е. Бастрыгина*. Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 2. 29.06.2023. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

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

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

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

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

Подписано в печать 22.06.2023. Формат 84х108/16. Усл. печ. л. 11,5.

Уч.-изд. л. 11,0. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 19502.

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

CHIEF EDITOR

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

SCIENCE EDITOR

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

EDITORIAL BOARD

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

CONTENTS

Elena E. Timoshok, Irina I. Gureyeva, Yuliya G. Raiskaya and Evgeniy N. Timoshok Distribution and Ecological Characteristics of <i>Astragalus schumilovae</i> Polozhij (Fabaceae), a Narrowly Localized Endemic of the Southeastern Evenkia, Central Siberia	129
Alexander P. Dyachenko and Georgy S. Taran <i>Bryetum argenteo-violacei</i> (<i>Physcomitrellion patentis</i>), a New Association from the Ob River Floodplain (the Tomsk Region, Russia)	149
Vladimir P. Koba, Olesya O. Korenkova and Nikita A. Makarov Ecological Features of Pollen Dispersal in Populations of <i>Pinus brutia</i> var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba Mountain Crimea	164
Nataliya A. Makeeva, Elena Yu. Kolmogorova and Vladimir I. Ufimtsev Biological Activity of Soil in Scots Pine Stands with Varying Degrees of Crown Closure	178
Anastasia S. Tugbaeva, Alexander A. Ermoshin, Hada Wuriyanghan and Irina S. Kiseleva Expression of Genes Involved in Phenolics and Lignin Biosynthesis in <i>Zinnia elegans</i> under Saline Stress	193
Tatiana A. Kulagina, Irina D. Zyкова and Elena N. Zaitseva Spent Mushroom Substrates to Improve the Morphometric Indicators and Composition of Biologically Active Compounds in Dill Plants	206
Elvina A. Baimukhametova, Darya Yu. Shvets, Khalit G. Musin and Bulat R. Kuluev Quantitative Determination of Inulin Content in Hairy Roots of Common Chicory <i>Cichorium intybus</i> L.	218
Evgeny A. Kurashov, Elena V. Fedorova, Julia V. Krylova, Larisa L. Kapustina, Galina G. Mitrukova and Elena V. Protopopova Using SAR Methodology for Identification of Freshwater Macrophyte Allelochemicals with High Anti-Cyanobacterial Effect against Planktonic Cyanobacteria	232
Denis Yu. Rogozin, Leonid A. Burdin and Galina N. Bolobanshchikova Macrocharcoal in Upper Sediments of the Lakes of North-Minusinsk Valley (Southern Siberia) as a Proxy of Fires on the Surrounding Territory	252

СОДЕРЖАНИЕ

Е. Е. Тимошок, И. И. Гуреева, Ю. Г. Райская, Е. Н. Тимошок Распространение и экология <i>Astragalus schumilovae</i> Polozhij (Fabaceae) – узколокального эндемика Юго-Восточной Эвенкии (Средняя Сибирь)	129
А. П. Дьяченко, Г. С. Таран <i>Bryetum argenteo-violacei</i> (<i>Physcomitrellion patentis</i>), новая ассоциация из поймы реки Оби (Томская область, Россия)	149
В. П. Коба, О. О. Коренькова, Н. А. Макаров Экологические особенности распространения пыльцы в популяциях <i>Pinus brutia</i> var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba Горного Крыма.....	164
Н. А. Макеева, Е. Ю. Колмогорова, В. И. Уфимцев Особенности биологической активности почвы в насаждениях сосны обыкновенной различной степени сомкнутости крон	178
А. С. Тугбаева, А. А. Ермошин, Х. Вируянган, И. С. Киселева Экспрессия генов метаболизма фенолов и лигнина в <i>Zinnia elegans</i> в условиях засоления	193
Т. А. Кулагина, И. Д. Зыкова, Е. Н. Зайцева Перспективы использования отработанных грибных блоков для улучшения морфометрических показателей растений укропа и состава их биологически активных соединений	206
Э. А. Баймухаметова, Д. Ю. Швец, Х. Г. Мусин, Б. Р. Кудуев Количественное определение содержания инулина в волосовидных корнях цикория обыкновенного <i>Cichorium intybus</i> L.	218
Е. А. Курашов, Е. В. Фёдорова, Ю. В. Крылова, Л. Л. Капустина, Г. Г. Митрукова, Е. В. Протопопова Использование методологии SAR для идентификации аллелохимиков пресноводных макрофитов с высоким антицианобактериальным эффектом в отношении планктонных цианобактерий	232
Д. Ю. Рогозин, Л. А. Бурдин, Г. Н. Болобанщикова Угольные макрочастицы в верхних слоях донных отложений озёр Северо-Минусинской котловины (юг Сибири) как индикатор динамики пожаров на окружающей территории	252

EDN: ZYVJLE

УДК 582.736+581.95(571.512)

Distribution and Ecological Characteristics of *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae), a Narrowly Localized Endemic of the Southeastern Evenkia, Central Siberia

**Elena E. Timoshok^{*a}, Irina I. Gureyeva^b,
Yuliya G. Raiskaya^a and Evgeniy N. Timoshok^a**

*^aInstitute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS
Tomsk, Russian Federation*

*^bTomsk State University
Tomsk, Russian Federation*

Received 19.12.2022, received in revised form 16.02.2023, accepted 04.04.2023

Abstract. Endemic plant species are of great scientific interest because they determine the identity of the flora. *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae) is one of the few endemic species known in the northern floras. The work is aimed to characterize the distribution and ecological, coenotic and biological features of *A. schumilovae* based on the new data obtained in a study of the flora of the Tunguska and Chunya interfluve. According to the data obtained, *A. schumilovae* is an endemic of south-eastern Evenkia which inhabits periodically disturbed specific ecotopes of the valleys of the Podkamennaya Tunguska, the Chunya and their tributaries – the Chamba, the Khushma, the Verkhnyaya Lakura, the Tetera, the Vanavarka, the Mutorai, the Makikta, and the Ukochit. According to its ecological confinement, *A. schumilovae* is a stenotopic floodplain species which occurs on floodplains, on sandy, pebbly-sandy, rocky sites with sparse vegetation, and in riparian meadow and forest communities. The projective cover of *A. schumilovae* in most of the examined habitats does not exceed 1–2 %. In two habitats, on the left bank of the Khushma River and on the right bank of the Verkhnyaya Lakura River at Lake Sredneye, *A. schumilovae* has a significant projective cover of 10–15 %. *A. schumilovae* is a long-rooted, monocentric, vegetatively immobile subshrub. Its cenopopulations are characterized by seed renewal exclusively. The long-term existence of cenopopulations even in the most disturbed habitats is ensured by the longevity of individuals, by their long, strong tap roots that securely hold plants and prevent them from being uprooted by ice drift, and by irregular seed reproduction, which is still sufficient for the survival of the species.

© Siberian Federal University. All rights reserved

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

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

ORCID: 0000-0001-7418-6336 (Timoshok E.); 0000-0002-5397-6133 (Gureyeva I.); 0000-0002-1012-0327 (Raiskaya Y.); 0000-0002-9674-1748 (Timoshok E.)

Keywords: *Astragalus schumilovae*, endemic, distribution, ecology, life form, South-Eastern Evenki, Central Siberia.

Acknowledgements. The study was supported by the budget theme FWRG-2021–0003 (E. E. Timoshok, Yu. G. Raiskaya, E. N. Timoshok) and by the Development Program of Tomsk State University (Priority 2030) (I. I. Gureyeva).

Citation: Timoshok E. E., Gureyeva I. I., Raiskaya Yu. G., Timoshok E. N. Distribution and ecological characteristics of *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae), a narrowly localized endemic of the southeastern Evenkia, Central Siberia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 129–148. EDN: ZYVJLE



Распространение и экология *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae) – узколокального эндемика Юго-Восточной Эвенкии (Средняя Сибирь)

Е. Е. Тимошок^а, И. И. Гуреева^б,
Ю. Г. Райская^а, Е. Н. Тимошок^а

^аИнститут мониторинга климатических
и экологических систем СО РАН
Российская Федерация, Томск

^бТомский государственный университет
Российская Федерация, Томск

Аннотация. Эндемичные виды растений представляют большой научный интерес, поскольку определяют самобытность флоры. Астрагал Шумиловой – *Astragalus schumilovae* Polozhij – один из немногих эндемичных видов, известных в северных флорах. Целью работы были характеристика распространения, эколого-ценотической приуроченности и эколого-биологических особенностей *A. schumilovae* на основе новых данных, полученных при исследовании флоры Тунгусско-Чунского междуречья. Согласно полученным данным *A. schumilovae* является эндемиком Юго-Восточной Эвенкии, занимающим периодически нарушаемые своеобразные экотопы долин Подкаменной Тунгуски, Чуни и их притоков – Чамбы, Хушмы, Верхней Лакуры, Тэтэрэ, Ванаварки, Муторая, Макикты и Укочита. По экологической приуроченности *A. schumilovae* пойменный стенотопный вид, обитающий на песчаных, галечниково-песчаных, каменистых участках с несформировавшейся растительностью, в луговых и лесных прирусловых сообществах в ежегодно заливаемой пойме. Проективное покрытие *A. schumilovae* в большинстве местообитаний не превышает 1–2 %, только в двух местообитаниях на левом берегу р. Хушмы и на правом берегу р. Верхняя Лакура у оз. Среднее *A. schumilovae* имеет значительное проективное покрытие – 10–15 %. *A. schumilovae* длинностержнекорневой моноцентрический вегетативно неподвижный полукустарничек, ценопопуляциям которого свойственно исключительно семенное

самоподдержание. Долговременное существование ценопопуляций, даже в наиболее нарушаемых местообитаниях, обеспечивается длительностью жизни особей, длинным, прочным стержневым корнем, надежно удерживающим растения и препятствующим их вырыванию ледоходом, нерегулярным, но достаточным для выживания семенным воспроизведением.

Ключевые слова: *Astragalus schumilovae*, эндемик, распространение, жизненная форма, Юго-Восточная Эвенкия, Средняя Сибирь.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госбюджетной темы FWRG-2021–0003 (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН: Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская, Е. Н. Тимошок) и поддержана Программой развития Томского государственного университета (Приоритет 2030) (Томский государственный университет: И. И. Гуреева).

Цитирование: Тимошок Е. Е. Распространение и экология *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae) – узколокального эндемика Юго-Восточной Эвенкии (Средняя Сибирь) / Е. Е. Тимошок, И. И. Гуреева, Ю. Г. Райская, Е. Н. Тимошок // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 129–148. EDN: ZYVJLE

Авторы посвящают эту работу памяти своих учителей, выдающихся исследователей флоры и растительности Средней Сибири, профессоров Томского государственного университета Антонины Васильевны Положий, 105-я годовщина со дня рождения которой отмечалась в 2022 г., и Людмилы Васильевны Шумиловой.

The authors dedicate this work to the memory of their teachers, the eminent researchers of the flora and vegetation of Central Siberia, Antonina Vasilievna Polozhij, whose 105th anniversary was celebrated in 2022, and Lyudmila Vasilievna Shumilova.

Введение

Одной из приоритетных задач ботаники, в связи с общей тенденцией выявления и сохранения биологического разнообразия, является изучение эндемичных видов растений, представляющих большой научный интерес для объяснения путей генезиса флоры и определяющих самобытность флоры, отграничивая ее от других. В Сибири наибольшее число эндемиков включают флоры горных систем Южной Сибири, северные территории обследованы в отношении эндемизма, как и в целом во флористическом отношении, гораздо слабее.

Астрагал Шумиловой – *Astragalus schumilovae* Polozhij (Fabaceae) – один из немногих эндемичных видов, известных в северных флорах: все местонахождения выявлены к настоящему времени только в междуречье Подкаменной Тунгуски и Чуни.

A. schumilovae (подрод *Phaca* (L.) Bunge, секция *Komaroviella* Gontsch.), описан А. В. Положий в 1955 г. (Положий, 1954; издание опубликовано в 1955 г.) по образцам, собранным Л. В. Шумиловой в июле – августе 1932 г. в бассейне р. Подкаменной Тунгуски. В качестве типа указан образец, собран-

ный 10 августа 1932 г. в дол.р. Подкаменной Тунгуски, на лугах по р. Чуне; в качестве исследованных образцов (паратипов) – экземпляры, собранные 3 июля 1932 г. в бассейне р. Подкаменной Тунгуски и 10 августа 1932 г. на лугах близ устья р. Кимчу (Положий, 1954). Во «Флоре Красноярского края» А.В. Положий (1960) привела для Ангаро-Тунгусского флористического района, кроме указанных в первоописании, еще одно местонахождение: «фактория Верхняя контора на р. Подкаменной Тунгуске, 59°40' с.ш., Л.В. Шумилова». Во «Флоре Сибири» *A. schumilovae* указан как эндемик, встречающийся на галечниках и прибрежных закустаренных лугах в Тунгусском флористическом районе Красноярского края: в *locus classicus* по р. Чуны и др. (без конкретных местонахождений) (Выдрина, 1994). В последующих флористических изданиях (Конспект..., 2005; Конспект..., 2012) вид указывается для более крупного выдела – Тунгусско-Ленского флористического района.

A. schumilovae включён в «Красную книгу Красноярского края» со статусом 3R – редкий вид, эндемик Красноярского края (Степанов, 2012, 2022) на основе образцов, хранящихся в Гербарии Томского государственного университета, указанных во «Флоре Красноярского края» (Положий, 1960), «Флоре Сибири» (Выдрина, 1994), и местообитаний, обнаруженных нами до 2008 г. (Тимошок и др., 2008): «В Эвенкии: бассейн и берега р. Подкаменной Тунгуски – р. Чуны, р. Кимчу, р. Чамба, р. Хушма» (Степанов, 2022: 208).

Целью настоящего сообщения является характеристика распространения, экологическо-ценотической приуроченности и эколого-биологических особенностей *A. schumilovae* на основе новых данных, полученных при исследовании флоры Тунгусско-Чунского междуречья.

Район исследований, материалы и методы

Согласно современному административному делению территория исследования – междуречье Подкаменной Тунгуски и Чуны – относится к Эвенкийскому району Красноярского края и находится в его юго-восточной части. В физико-географическом отношении междуречье расположено в Ванаварской впадине, в южной части обширной Тунгусской синеклизы (Пармузин, 1964), для которой характерны многослойные отложения, сформировавшиеся в различные геологические периоды. В их структуре присутствуют ванаварская свита – светлые песчаники, глинистые сланцы, углистые глины (Обручев, 1931), вулканические отложения карбона, триаса и юры, преимущественно туфы и сибирские траппы, продукты вулканических выбросов и извержений – базальты, диабазы и др. и позднейшие осадочные отложения (Пармузин, 1964; Сапронов, Вальчак, 2003). Современный рельеф представляет собой невысокое плато, расчлененное долинами рек на отдельные плоские междуречья. Отдельные выходы трапповых тел возвышаются в виде конусообразных сопок или столовых гор высотой около 500 м над ур.м. В эпохи оледенения район находился вне области распространения ледникового покрова, но подвергался его климатическому влиянию, что обусловило формирование многолетней мерзлоты (Гросвальд, 1999; Васильев и др., 2003).

Климат района резко континентальный с большими амплитудами суточных и сезонных колебаний температуры воздуха, малым количеством атмосферных осадков (среднегодовые осадки около 390 мм) и выраженным периодом летней засухи. Среднегодовая температура составляет –6 °С. Заморозки возможны на протяжении всего лета, кроме июля; дневные температуры в середине лета

могут достигать +30 °С, зимой – опускаться до –58 °С. Снеговой покров обычно неглубокий, почвы сильно промерзают (Васильев и др., 2003; Сопин, 2008).

Реки Ванаварской впадины относятся к бассейну Подкаменной Тунгуски; их русла меандрируют, течение спокойное, однако на пересечениях рек и траппов в местах сужения русла скорость увеличивается, имеются перекаты и пороги (Пармузин, 1964). В южной части района исследования наиболее крупная река – Подкаменная Тунгуска (правый приток Енисея), ее довольно крупные правые притоки – рр. Чамба и Верхняя Лакура, и правые притоки р. Чамбы – рр. Хушма и Макикта. Северная часть района исследований ограничена рекой Чуня (правый приток р. Подкаменной Тунгуски) и ее левым притоком – рекой Кимчу. Водное питание рек смешанное: снеговое – около 70 % годового стока, дождевое – 25 % и подземное – 5 %. Такой характер питания вызывает неравномерное распределение стока по сезонам. Для рек характерны ежегодные мощные весенние половодья, когда стекает около 60 % годового стока воды. В весенние паводки вода в Подкаменной Тунгуске поднимается на 7–9 м, на ее притоках на 2–3 м (Сопин, 2008). Один раз в 2–3 года отмечаются и вызываемые сильными ливнями летние подъемы воды до 2 м и более от меженного уровня (Васильев и др., 2003); незначительно повышаться уровень воды может и во время ледостава. Средние сроки ледостава – начало октября, ледохода – 9–12 мая, период ледяного покрытия рек более 8 месяцев (Пармузин, 1964; Васильев и др., 2003). В это время развиваются зимние наледы, наструги, многослойный лед. Поймы в долинах рек развиты слабо, как правило, они представлены неширокими, сравнительно крутыми откосами – паберегами, к которым причленяются прирусловые песчано-галечные косы; в рельефе выражены

пойменные гривы и береговые прирусловые валы. В поймах рек отмечены заметные следы деятельности льда во время ледоходов: каменные мостовые, выпавшие льдом уступы высокой поймы, воздействие льдов на пойменные отложения и прибрежную растительность.

Особенностью Ванаварской впадины является преобладание среднетаежных ландшафтов, в то время как на остальной площади Тунгусской синеклизы преобладают северо-таежные (Пармузин, 1964). В прошлом на территории впадины имелось большое число озер, значительная часть которых к настоящему времени трансформировалась в болота, занимающие значительную часть водораздела Подкаменной Тунгуски и Чуни. По площади преобладают верховые болота, многие из которых являются истоками малых рек. Болота, как правило, мерзлые и имеют маломощный торфяной пласт (Шумилова, 1963; Пармузин, 1964; Васильев и др., 2003). В растительном покрове преобладают светлохвойные сосновые, сосново-лиственничные и лиственничные леса, при этом сосновые леса приурочены преимущественно к выходам туфогенных пород. Темнохвойные леса занимают незначительные площади, в основном на прирусловых валах в поймах рек или на плоских водоразделах на трапповых кряжах (Шумилова, 1963). Луга занимают очень небольшую площадь в долинах рек.

Натурные наблюдения и сбор данных проводились с 2006 по 2019 гг.: в 2007 г. в конце мая – начале июня, в остальные годы – в конце июня – середине июля при проведении лодочных (по рекам Подкаменная Тунгуска, Чамба, Хушма, протяженностью около 300 км), вездеходных (более 40 км) и пеших маршрутов, в основном на территории Государственного природного заповедника «Тунгусский» и в окрестностях с. Ванавара.

На постоянных ключевых участках в окрестностях кордонов «Чамба», «Устье Верхней Лакуры», «кордона Малина» наблюдения были неоднократными. Все образцы *A. schumilovae*, собранные за период исследований, хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) Томского государственного университета.

Для оценки местообитаний и амплитуды толерантности *A. schumilovae* по важнейшим абиотическим факторам – увлажнению и активному богатству почв – использованы полные геоботанические описания, выполненные в местообитаниях в долинах рр. Подкаменной Тунгуски, Чамбы, Хушмы, Верхней Лакуры. Участие видов в ценозах оценивалось по проективному покрытию, выраженному в процентах; кроме того, оценивались общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (ОПП, в %) и сомкнутость крон древесного яруса (СК, в долях от 1). Геоботанические описания обработаны с помощью программно-информационного обеспечения исследований растительного покрова IBIS (Зверев, 2007), базирующегося на стандартных экологических шкалах Раменского – Цаценкина (увлажнения, активного богатства и засоленности почв) (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967), и на этой основе определена экологическая группа по увлажнению и трофности (Прокопьев, 2001).

Для определения жизненной формы и признаков онтогенетических состояний особи выкапывали полностью. Поскольку вид является редким и эндемичным, выкапывали единичные особи в тех местах, где вид был обильным. При определении жизненной формы обращали внимание на многолетние органы, степень одревеснения побегов, наличие и расположение почек возобновления. Онтогенетическая структура ценопопуляции была выявлена только в одном местообитании в окрестностях кордона Малина. При опре-

делении онтогенетического состояния особи не выкапывали полностью, онтогенетическое состояние определяли на основе признаков надземных органов, выявленных на полностью выкопанных особях.

Результаты и обсуждение

Astragalus schumilovae признается в таксономических базах как принятый вид (WFO, <http://www.worldfloraonline.org/search?query=Astragalus+schumilovae>) с естественным ареалом в Сибири (POWO, <https://powo.science.kew.org/taxon/479713-1>) или в Красноярском крае (Tropicos, <http://legacy.tropicos.org/Name/13039383>). POWO, опираясь на работу «Legumes of Northern Eurasia» (Yakovlev et al., 1996), указывает ареал в пределах современных Республики Алтай, Красноярского края и Иркутской области; в самой этой работе ареал указан как «Russia – Siberia (Gorno-Altai, Evenki, Irkutsk)» (с. 174). В свою очередь, авторы сводки по бобовым Северной Евразии ссылаются на обработки бобовых для «Флоры Красноярского края» (Положий, 1960) и «Флоры Сибири» (Выдрина, 1994). При этом автор вида, А. В. Положий, приводила для него распространение только в пределах Эвенкии (Положий, 1954, 1960), а С. Н. Выдрина (1994: 36) указала распространение в пределах Тунгусского флористического района Красноярского края со ссылкой на «классическое местонахождение и др.». Очевидно, такие расхождения в определении ареала произошли из-за того, что в своей обработке С. Н. Выдрина (1994: 36) сделала примечание следующего содержания: «В лесном поясе на Алтае (гора Талдуаир), в Иркутской обл. (д. Черепаниха), на Хамар-Дабане (р. Мишиха), в Якутии (с. Колымское) встречаются формы, габитусом сходные с *A. schumilovae*, но корреляции между размерами листочков, величиной чашечки и длиной зубцов не про-

слеживается». Указанные в этом примечании образцы не были определены автором обработки как *A. schumilovae*, поэтому оснований для расширения ареала за пределы Эвенкии нет. В «Красной книге Красноярского края» Н.В. Степанов (2022: 208) указывает распространение этого вида только в Эвенкии, заметив, что он «за пределами Красноярского края не известен».

До представленных здесь новых данных в Гербарии им. П.Н. Крылова (ТК) хранилось 16 образцов *A. schumilovae*, 6 из которых представляют собой типовые, собранные Л.В. Шумиловой в 1932 г. (Гуреева, Балашова, 2011), а 10 образцов являются сборами других коллекторов, сделанными в 1970–1980-е годы. С 2006 по 2019 гг. авторами статьи было собрано еще 25 образцов этого вида, в основном по рекам Подкаменная Тунгуска, Чамба, Хушма и Верхняя Лакура (рис. 1), часть

из них была упомянута в работе Е.Е. Тимошок и др. (2008). Всего в ТК в настоящее время хранится 41 образец *A. schumilovae* (табл. 1).

Как показывает анализ эколого-ценотической приуроченности, *A. schumilovae* встречается в высотном диапазоне 239–377 м над ур.м., в узкой полосе по берегам рек Подкаменная Тунгуска, Чуня, Чамба, Хушма, Верхняя Лакура, Макикта, Тэтэрэ на систематически нарушаемых ледоходом и половодьями песчаных, галечниковых и каменистых участках с разреженным травостоем, в злаково-разнотравных и разнотравных закустаренных незадернованных сообществах. Весной во время ледохода местообитания *A. schumilovae* находятся под выпахивающим и истирающим действием движущихся масс льда, затем заливаются водой на 14–20 дней, на глубину 70–100 см. Реже *A. schumilovae* встречается в прирусловых лиственнично-

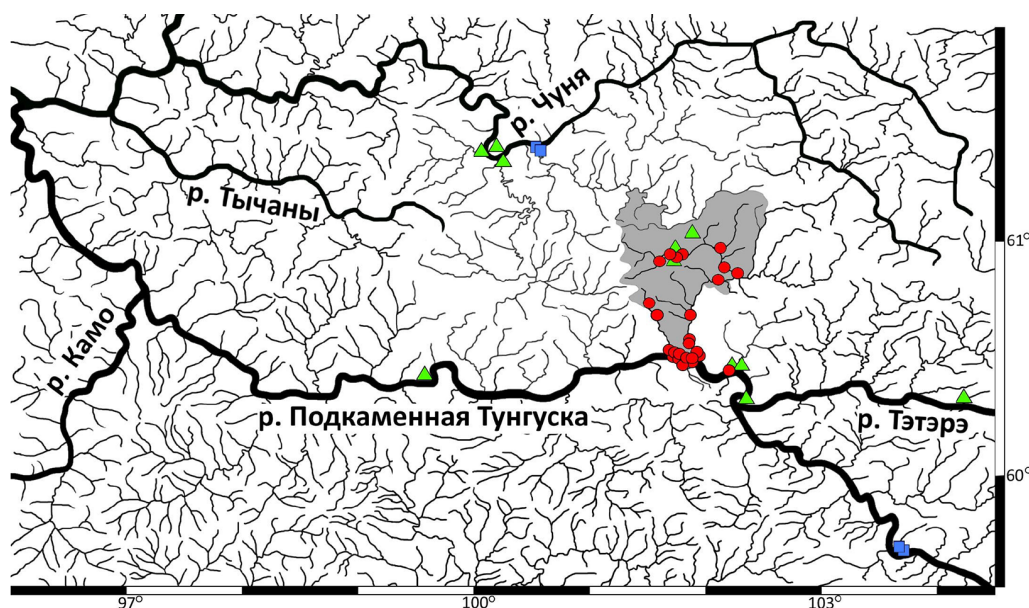


Рис. 1. Карта-схема местонахождений *Astragalus schumilovae* в междуречье рр. Подкаменная Тунгуска и Чуня: ■ – сборы 1930-х гг.; ▲ – сборы 1970–1980-х гг.; ● – сборы, произведенные после 2000 г. Затемненной заливкой показана территория Государственного природного заповедника «Тунгусский»

Fig. 1. Map of *Astragalus schumilovae* locations in the interfluve of the Podkamennaya Tunguska and the Chunya: ■ – collections of the 1930s; ▲ – collections of the 1970–1980s; ● – collections after 2000. The shaded field shows the territory of the Tunguska State Nature Reserve

Таблица 1. Образцы *Astragalus schumilovae* Polozhij, хранящиеся в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) Томского государственного университета
 Table 1. Specimens of *Astragalus schumilovae* Polozhij stored in the P. N. Krylov Herbarium (TK) of Tomsk State University

№ ПП	Местонахождение и местообитание (текст этикетки)	Координаты местонахождений: с.ш. / в.д. / высота над ур.м., м	Даты сбора и фамилии коллекторов	Номер образца в Гербарии им. П. Н. Крылова
Типовые образцы				
1	Красноярский край, Евенкийский округ, бассейн р. Подкаменной Тунгуски, луг по р. Чуне	61°30' / 96°20'–102°20'	10.08.1932, Л. В. Шумилова	TK-000824 (голотип)
2	Красноярский край, Евенкийский округ, бассейн р. Подкаменной Тунгуски, луга	–	03.07.1932, Л. В. Шумилова	TK-000825 (паратип)
3–5	Красноярский край, Евенкийский округ, бассейн р. Подкаменной Тунгуски, р. Чуя, луга близ уст.р. Климчу	61°30' / 96°20'–102°20'	10.08.1932, Л. В. Шумилова	TK-000826, TK-000827, TK-000828 (паратипы)
6	Красноярский край, Евенкийский округ, бассейн р. Подкаменной Тунгуски, верхняя контора на р. Подкаменной Тунгуске	59°40' / 103°20'	03.07.1932, Л. В. Шумилова	TK-000829 (первоначальный материал)
Образцы, собранные в 70–80-е годы XX века				
7	Красноярский край, Евенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, р. Подкаменная Тунгуска, 1050 км от устья, злаково-разнотравный луг	–	18.07.1978, Н. А. Олонов, Е. П. Слезко, А. А. Аушев	TK-004375
8	Красноярский край, Евенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, окрестности с. Муторай, левый берег р. Чуя, галечник	–	25.07.1977, Н. А. Олонов, Т. В. Жигальцова	TK-004376
9	Красноярский край, Евенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, р. Хушма, приток Чамба	–	11.08.1976, Н. А. Олонов	TK-004377
10	Красноярский край, Евенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, окр.с. Ванавара, лев. берег р. Ванаварка, выходы скал	–	03.07.1977, Т. В. Жигальцова	TK-004378
11	Красноярский край, Евенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, окр.с. Муторай, прав. берег р. Чуя, выходы скал	–	19.07.1977, Н. А. Олонов, Т. В. Жигальцова	TK-004380
12	Красноярский край, Евенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, окр.с. Муторай, устье р. Муторай, прав. берег, луга	–	20.07.1977, Н. А. Олонов, Т. В. Жигальцова	TK-004387
13	Красноярский край, Евенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, среднее течение р. Тэтэрэ, галечник	–	01.08.1977, Т. В. Жигальцова	TK-004379
14	Красноярский край, Евенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, берег р. Укочит, ерник	–	12.07.1983, П. Бляхарчук	TK-004381
15	Красноярский край, Евенкийский нац. окр., Тунгусско-Чунский р-н, прав. берр. Подкаменная Тунгуска, 845 км от устья, галечник	–	07.1978, Н. А. Олонов, Е. П. Слезко, А. А. Аушев	TK-004382

16	Красноярский край, Эвенкийский нац. окр. Тунгусско-Чунский р-н, окр.с. Ванавара, прав. берег р. Подкаменная Тунгуска, галечник	–	07.1977, Н. А. Олонов, Т. В. Жигальцова	TK-004383
Образцы, собранные авторами статьи				
17	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 30 км вниз по течению от пос. Ванавара, устье р. Чамба, галечниково-песчаный разнотравный участок (2д)	60°23'13" / 101°58'14" / 244	12.07.2006, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004401
18	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, вниз по течению 39 км от пос. Ванавара и 9 км от устья р. Чамба, «Песчаная коса», каменисто-галечниковый разнотравный участок (1а)	60°20'39" / 101°48'55" / 244	14.07.2006, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004404
19	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, окр. пос. Ванавара, разнотравье в понижениях на выходах туфов	60°19'59" / 101°15'46" / 249	09.06.2007, Е. Е. Тимошок	TK-004399
20	[Красноярский край, Эвенкийский район], 47 км вниз по течению реки Подкаменной Тунгуски от с. Ванавара, кордон Малина, правый берег р. П. Тунгуска	–	06.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004384
21	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 45 км вниз по течению от пос. Ванавара, 800 м на запад от кордона Малина, каменистый участок берега (1б)	60°23'29" / 101°49'57" / 244	06.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004390
22	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 45 км вниз по течению от пос. Ванавара, 800 м на запад от кордона Малина, разнотравный луг.	60°23'29" / 101°49'57" / 244	06.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004400
23	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, вниз по течению 38 км от пос. Ванавара и 8 км от устья р. Чамба, «Белая гора», каменистый участок (1г)	60°21'00" / 101°49'59" / 245	14.07.2006, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004388
24	[Красноярский край, Эвенкийский район], 39 км вниз по течению реки Подкаменной Тунгуски от с. Ванавара, ключевой участок «Белая гора», правый берег р. Подкаменной Тунгуски, мелкокаменистый берег (1г)	–	7.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004386
25	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, вниз по течению 38 км от пос. Ванавара и 8 км от устья р. Чамба, «Белая гора», 2-я полоса мелкокаменистого берега, разнотравье (1г)	60°21'00" / 101°49'59" / 244	07.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004389
26	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, вниз по течению 38 км от пос. Ванавара, «Белая гора», каменистый участок у подножия горы (1г)	60°21'00" / 101°49'55" / 247	12.07.2018, Ю. Г. Райская	TK-004403
27	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 50 км по течению от пос. Ванавара и 200 м от устья р. Верхняя Лакура, разнотравно-кровохлебково-хвощевый луг (2б)	60°24'08" / 101°47'23" / 239	06.07.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004405
28	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Подкаменная Тунгуска, 30 км вниз по течению от пос. Ванавара, устье р. Чамба, кровохлабково-разнотравный участок	60°23'13" / 101°58'14" / 244	20.06.2014, Ю. Г. Райская	TK-004402
29	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 63 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Пристаень», берег с зарослями кустарников	60°51'17" / 101°52'59" / 310	03.06.2007, Е. Е. Тимошок	TK-004396
30	Красноярский край, Эвенкийский район, левый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 63 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Пристаень», разнотравно-горшковый луг (2е)	60°51'17" / 101°52'59" / 310	30.06.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004398

Продолжение табл. 1

Continuation of the Table. 1

№ ПП	Местонахождение и местообитание (текст этикетки)	Координаты местонахождений: с.ш. / в.д. / высота над ур.м., м	Даты сбора и фамилии коллекторов	Номер образца в Гербарии им. П. Н. Крылова
31	[Красноярский край, Эвенкийский район], 90 км на север от с. Ванавара, кордон «Пристань» по левому берегу р. Хушмы, заросли кустарников (2ж)	60°51'17" / 101°52'59" / 310	30.06.2008, Е. Е. Тимошок, Ю. Г. Райская	TK-004397
32	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 69 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Пристань», подножье известняковых выходов	60°50'46" / 101°49'52" / 322	03.06.2007, Е. Е. Тимошок	TK-004408
33	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 63 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Пристань», берег с зарослями кустарников	–	30.06.2008, Е. Е. Тимошок	TK-004385
34	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 6 км вверх по течению р. Хушма от устья, песчано-галечниковый участок у подножья глинистого склона	60°44'37" / 102°20'16" / 270	06.06.2007, Е. Е. Тимошок	TK-004406
35	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Хушма (приток р. Чамба), 17 км вверх по течению р. Хушма от устья, кордон «Укатиктон», прибрежные заросли ив и курильского чая	60°49'00" / 102°16'10" / 277	06.06.2007, Е. Е. Тимошок	TK-004407
36	Красноярский край, Эвенкийский район, левый берег р. Верхняя Лакура (приток р. Подкаменная Тунгуска), 38 км вверх по течению р. Верхняя Лакура от устья, оз. Среднее, листовнично-еловый разнотравно-хвоцево-зеленомошный лес (3г)	60°35'24" / 101°40'54" / 364	06.07.2014, Ю. Г. Райская	TK-004394
37	Красноярский край, Эвенкийский район, левый берег р. Верхняя Лакура (приток р. Подкаменная Тунгуска), 43 км вверх по течению р. Верхняя Лакура от устья, у оз. Пеюнда, елово-лиственный разнотравно-хвоцево-зеленомошный лес (3в)	60°37'46" / 101°38'55" / 364	03.07.2014, Ю. Г. Райская	TK-004395
38	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Чамба (приток р. Подкаменная Тунгуска), 70 км вверх по течению р. Чамба от устья, песчано-галечниковый участок у подножья крутого глинистого склона	60°42'31" / 102°11'34" / 266	06.07.2008, Е. Е. Тимошок	TK-004409
39	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Чамба (приток р. Подкаменная Тунгуска), 13 км вверх по течению р. Чамба от устья, «1-я Баркулиха», разнотравье по щебнистому берегу (2в)	60°26'11" / 101°56'08" / 245	28.06.2012, Ю. Г. Райская	TK-004391
40	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Чамба (приток р. Подкаменная Тунгуска), 13 км вверх по течению р. Чамба от устья, 1-я Баркулиха, мелкощепнистый берег	60°26'11" / 101°56'08" / 245	24.06.2014, Ю. Г. Райская	TK-004392
41	Красноярский край, Эвенкийский район, правый берег р. Чамба (приток р. Подкаменная Тунгуска), 41 км вверх по течению р. Чамба от устья, кордон «Выезд», разнотравно-купальнищцево-элаковый луг (2г)	60°33'50" / 101°58'08" / 252	10.07.2013, Ю. Г. Райская	TK-004393

Примечание: Прочерк в ячейке означает отсутствие данных в тексте этикетки; даты сбора представлены в едином формате (дд.мм.гггг); в скобках после текста этикетки дан номер сообщества из таблицы 2.

еловых лесах (на прирусловых валах) с различным составом травяно-кустарничкового яруса по берегам рек Хушма, Верхняя Лакура и Макикта: разнотравно-брусничном (р. Хушма), бруснично-зеленомошном (р. Макикта), разнотравном и разнотравно-хвощево-зеленомошном (р. Верхняя Лакура). Эти местообитания также почти ежегодно заливаются паводковыми водами, но почти не подвергаются действию ледохода. Местообитания находятся в условиях хорошей влагообеспеченности и дренированности почв под охлаждающим влиянием водных потоков в летнее и отепляющим – в осеннее и зимнее время.

Анализ геоботанических описаний выявил три типа местообитаний, отличающихся частотой нарушаемости естественными факторами. В каждом типе местообитаний выявлены варианты сообществ, в которых устойчиво существует *A. schumilovae*.

1. Ежегодно нарушаемые во время ледохода и паводка местообитания с разреженным (10–20 %) травяным покровом: мелкокаменистые, галечниковые и глинисто-галечниковые участки по берегам рек, временные водотоки по туфам. В таких местообитаниях *A. schumilovae* встречается единично или с проективным покрытием 1–3 %, другие виды также присутствуют единично, с невысоким проективным покрытием, некоторые виды образуют одновидовые пятна зарослевого типа. К первому типу относятся разнотравное, разнотравно-кровохлебково-хвощевое сообщества и разреженное разнотравье с молодым подростом деревьев и кустарников на правом берегу Подкаменной Тунгуски (табл. 2).

2. Местообитания, нарушаемые не ежегодно, на которых формируются луговые сообщества с общим проективным покрытием 30–60 %, иногда с участием кустарников. С участием *A. schumilovae* на исследуемой территории отмечены 7 сообществ по бе-

регам рр. Подкаменная Тунгуска, Чамба и Хушма – разнотравно-хвощевый сырой луг, закустаренный разнотравно-кровохлебково-хвощевый луг, разнотравно-сабельниково-полевицевый сырой луг, закустаренный разнотравно-купальничево-злаковый луг, разнотравно-полевицевый луг, разнотравные и закустаренные луга со значительным участием или доминированием бобовых (табл. 2, рис. 2).

3. Слабо нарушаемые лесные сообщества на прирусловых валах, располагающиеся полосой шириной до 20–30 м по рекам Макикта, Хушма, Верхняя Лакура (оз. Пенюгда, оз. Среднее), заливаемые во время половодья: лиственнично-еловый бруснично-зеленомошный, лиственнично-еловый разнотравно-бруснично-зеленомошный, елово-лиственничный разнотравно-хвощево-зеленомошный и лиственнично-еловый с березой разнотравный леса (табл. 2, рис. 2).

В целом ценокомплекс *A. schumilovae* включает 168 видов сосудистых растений. Постоянными спутниками этого вида, встречающимися в более чем половине сообществ с участием *A. schumilovae*, являются 9 видов: *Sanguisorba officinalis*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Astragalus danicus*, *Veronica longifolia*, *Equisetum pratense*, *Galium boreale*, *Tanacetum vulgare* L., *Epilobium angustifolium*; еще 9 видов встречаются в 30 % сообществ: *Salix saposhnikovii*, *Dasiphora fruticosa*, *Cerastium maximum* L., *Lathyrus palustris*, *Thalictrum simplex* L., *Stellaria palustris* Ehrh., *Lilium pensylvanicum*, *Taraxacum officinale* s.l., *Hedysarum alpinum*. Лишь 18 видов ценокомплекса (около 11 %) являются более или менее постоянными спутниками *A. schumilovae*, 39 видов (24 %) встречены в 3–4 сообществах, 111 видов (66 %) в 1–2 сообществах.

A. schumilovae имеет узкую экологическую амплитуду по факторам увлажнения

Таблица 2. Типы местообитаний и сообщества с участием *Astragalus schumilovae*
 Table 2. The types of habitats and communities which involve *Astragalus schumilovae*

Тип местообитания по нарушаемости	Местонахождение	Местообитание	Состав сообщества
1. Ежегодно нарушаемые во время ледохода и паводка местообитания с разрезанным (10–20 %) травяным покровом: мелкокаменистые, галечниковые и глинисто-галечниковые участки по берегам рек, временные водотоки по туфам	1а. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ кордона Малина	Разнотравное травянистое сообщество на каменистом участке	ОПП 10–20 %, 24 вида: преобладают <i>Galium boreale</i> L. 3–5 %, <i>Trifolium lupinaster</i> L., <i>Galium verum</i> L. по 2–3 %, <i>Plantago urvillei</i> Opiz, <i>Veronica longifolia</i> L., <i>Hedysarum alpinum</i> L., <i>H. arcticum</i> B. Fedtsch. по 1–2 %, <i>Astragalus schumilovae</i> менее 1 % и др.
	1б. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ кордона Малина	Разнотравно-кровохлебково-хвощевое сообщество на глинисто-каменистом участке	ОПП 15–20 %, 28 видов, в том числе: <i>Sanguisorba officinalis</i> L. 7 %, <i>Equisetum arvense</i> L. 3–5 %, <i>Astragalus danicus</i> Retz., <i>Carex acuta</i> L., <i>Trifolium lupinaster</i> , <i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg. и <i>Rubus saxatilis</i> L. по 1 %, <i>Astragalus schumilovae</i> 1–2 %
	1в. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ кордона Малина	Разреженное разнотравье с молодым подростом деревьев и кустарников (<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Betula nana</i> L., <i>B. pendula</i> Roth) на каменистом участке	ОПП 15–20 %, 30 видов, все виды участвуют с низким обилием: <i>Equisetum pratense</i> Ehrh. и <i>Thymus jenniseensis</i> Ilijin. по 2–3 %, <i>Aconogonon divaricatum</i> (L.) Nakai, <i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link., <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Veronica longifolia</i> и <i>Astragalus schumilovae</i> по 1–2 % и др.
	1 г. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, ключевой участок «Белая гора»	Мозаичное разнотравное сообщество на мелкокаменистом участке	Пятна <i>Trifolium pratense</i> L. 20 %, <i>Sanguisorba officinalis</i> до 10 %, <i>Astragalus schumilovae</i> 2–3 % и др.
	2а. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ устья р. Верхняя Лакура	Разнотравно-хвощевый сырой луг	ОПП 50 %, 24 вида: преобладают <i>Equisetum pratense</i> 30 %, <i>Galium boreale</i> 5–10 %, <i>Vicia cracca</i> L. 5 %, <i>Alopecurus pratensis</i> L. и <i>Poa pratensis</i> L. 5 % в сумме, <i>Astragalus schumilovae</i> единично и др.
2. Местообитания, нарушаемые не ежегодно, на которых формируются луговые сообщества с общим проективным покрытием 30–60 %, иногда с участием кустарников	2б. Правый берег р. Подкаменная Тунгуска, близ устья р. Верхняя Лакура	Закустаренный разнотравно-кровохлебково-хвощевый луг	ОПП 60 %, 17 видов, в том числе: <i>Rosa majalis</i> Herrtm. 5 %, <i>Equisetum pratense</i> 40 %, <i>Sanguisorba officinalis</i> 10 %, <i>Epilobium angustifolium</i> L., <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Ranunculus glabriusculus</i> Rupr. по 1 %, <i>Astragalus schumilovae</i> единично
	2в. Правый берег р. Чамба, ключевой участок «Баркулиха»	Разнотравно-сабельниково-полевичиновый сырой луг	ОПП 40 %, 34 вида, в том числе: доминирует <i>Agrostis gigantea</i> Roth 20–30 %, <i>Comarum palustre</i> L. 5–10 %, <i>Equisetum pratense</i> , <i>Astragalus schumilovae</i> по 3–5 % (пач. 2), <i>Galium boreale</i> 2–3 %, <i>Anemone ochotensis</i> (Fisch. ex Pritz.) Juz., <i>Astragalus danicus</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Lilium pensylvanicum</i> Ker Gawl. по 1–2 %
	2 г. Правый берег р. Чамба, кордон «Выезд»	Закустаренный разнотравно-купальничево-злаковый луг	ОПП 60 %, 38 видов в том числе: <i>Betula fruticosa</i> Pall. 2 %, <i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb., <i>Salix saposhnikovii</i> A. K. Skvortsov по 1 %, <i>Agrostis gigantea</i> , <i>Trollius asiaticus</i> L. по 20 %, <i>Carex anguinensis</i> F. Schmidt, <i>Viola brachyceras</i> Turcz. по 5 %, <i>Lathyrus pratensis</i> L., <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub., <i>Lathyrus palustris</i> L., <i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert по 1–2 %, <i>Astragalus schumilovae</i> – 1 %

	2д. Устье р. Чамба, кордон «Чамба»	Разнотравно-полевичиновый луг	ОПП 50–55 %, доминирует <i>Agerostis gigantea</i> 30 %, со значительным участием встречаются <i>Lilium pensylvanicum</i> 5–7 %, <i>Veronica longifolia</i> , <i>Trollius asiaticus</i> по 3–5 %, <i>Hedysarum alpinum</i> , <i>Carex nigra</i> (L.) Reichenb. <i>Astragalus schumilovae</i> по 1–2 %
	2е. Левый берег р. Хушма, кордон «Пристань»	Разнотравные луга со значительным участием бобовых	ОПП – 40 %, 23 вида, в том числе: <i>Vicia cracca</i> 20 %, <i>Galium boreale</i> 10 %, <i>Astragalus schumilovae</i> 1–2 %
	2ж. Левый берег р. Хушма, кордон «Пристань»	Закустаренный луг с доминированием бобовых	ОПП 35–40 %, 25 видов, в том числе: <i>Salix</i> до 20 % в сумме, доминирует <i>Astragalus schumilovae</i> 10–15 %, <i>Vicia cracca</i> 5 %
3. Слабо нарушаемые лесные сообщества на прирусловых валах, расположенные полосой шириной до 20–30 м по рекам Маикта, Хушма, Верхняя Лакура, заливаемые во время половодья	3а. Правый берег р. Маикта, «Омутки»	Лиственнично-еловый бруснично-зеленомошный прирусловый лес	Древесный ярус из <i>Larix sibirica</i> Ledeb. и <i>Picea obovata</i> Ledeb., СК 0,7; кустарниковый ярус (7–10 %) – <i>Salix saposhnikovii</i> 4 %, <i>Betula humilis</i> Schrank, <i>Rosa acicularis</i> Lindl. по 2 %, <i>Ribes atropurpureum</i> C. A. Mey., <i>Spiraea media</i> F. Schmidt по 1 %, травяно-кустарничковый ярус с ОПП 100 %, 30 видов: <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. 50 %, <i>Pyrola incarnata</i> (DC.) Fisch. ex Freyn 3 %, <i>Rubus arcticus</i> L., <i>Trollius asiaticus</i> по 2 %, <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin., <i>Equisetum pratense</i> , <i>Paeonia anomala</i> L., <i>Poa pratensis</i> , <i>Senecio nemorensis</i> L., <i>Astragalus schumilovae</i> по 1 % и др.; зеленые мхи 75 %
	3б. Правый берег р. Хушма	Лиственнично-еловый разнотравно-бруснично-зеленомошный прирусловый лес	Древесный ярус из <i>Larix sibirica</i> и <i>Picea obovata</i> , СК 0,5; кустарниковый ярус (3–5 %) – <i>Juniperus sibirica</i> Burgsd. 3 %, <i>Ribes hispidulum</i> (Janch.) Pojarkova, <i>Betula humilis</i> , <i>Lonicera pallasi</i> Ledeb., <i>Rosa acicularis</i> , <i>Dasiphora fruticosa</i> по 1 %; травяно-кустарничковый ярус с ОПП 100 %, 23 вида: <i>Vaccinium vitis-idaea</i> 60 %, <i>Equisetum scirpoides</i> Michx. 3 %, <i>Pyrola incarnata</i> , <i>Vicia cracca</i> по 2 %, <i>Astragalus schumilovae</i> 1 % и др.; зеленые мхи 75–80 %
	3в. Верхнее течение р. Верхняя Лакура, озеро Пенонгда	Елово-лиственничный разнотравно-хвощево-зеленомошный лес	Древесный ярус из <i>Larix sibirica</i> и <i>Picea obovata</i> , СК 0,3; травяно-кустарничковый ярус с ОПП 60–70 %, 19 видов: доминирует <i>Equisetum sylvaticum</i> L. 25–30 %, <i>Pyrola incarnata</i> 5 %, <i>Linnaea borealis</i> L., <i>Trientalis europaea</i> L., <i>Tephrosia integrifolia</i> (L.) Holub. по 1–2 %, <i>Astragalus schumilovae</i> единично и др.; зеленые мхи 75 %
	3 г. Левый берег р. Верхняя Лакура, оз. Среднее	Лиственнично-еловый с березой разнотравный лес	Древесный ярус из <i>Larix sibirica</i> и <i>Picea obovata</i> с примесью <i>Betula pendula</i> , СК 0,3–0,4; кустарники (2–3 %): <i>Ribes spicatum</i> E. Robson 1–2 %, <i>Lonicera altaica</i> Pall., <i>Rosa acicularis</i> , <i>Rosa majalis</i> , <i>Spiraea salicifolia</i> L., <i>Salix jenisseensis</i> (F. Schmidt) Flod. единично; в травяно-кустарничковом ярусе с ОПП 30–35 % преобладает <i>Astragalus schumilovae</i> 10 %, <i>Equisetum sylvaticum</i> 5–6 %, <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> L. по 2–3 %, <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh., <i>Lathyrus palustris</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Matantheum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt, <i>Viola brachyceras</i> по 1 % и др.

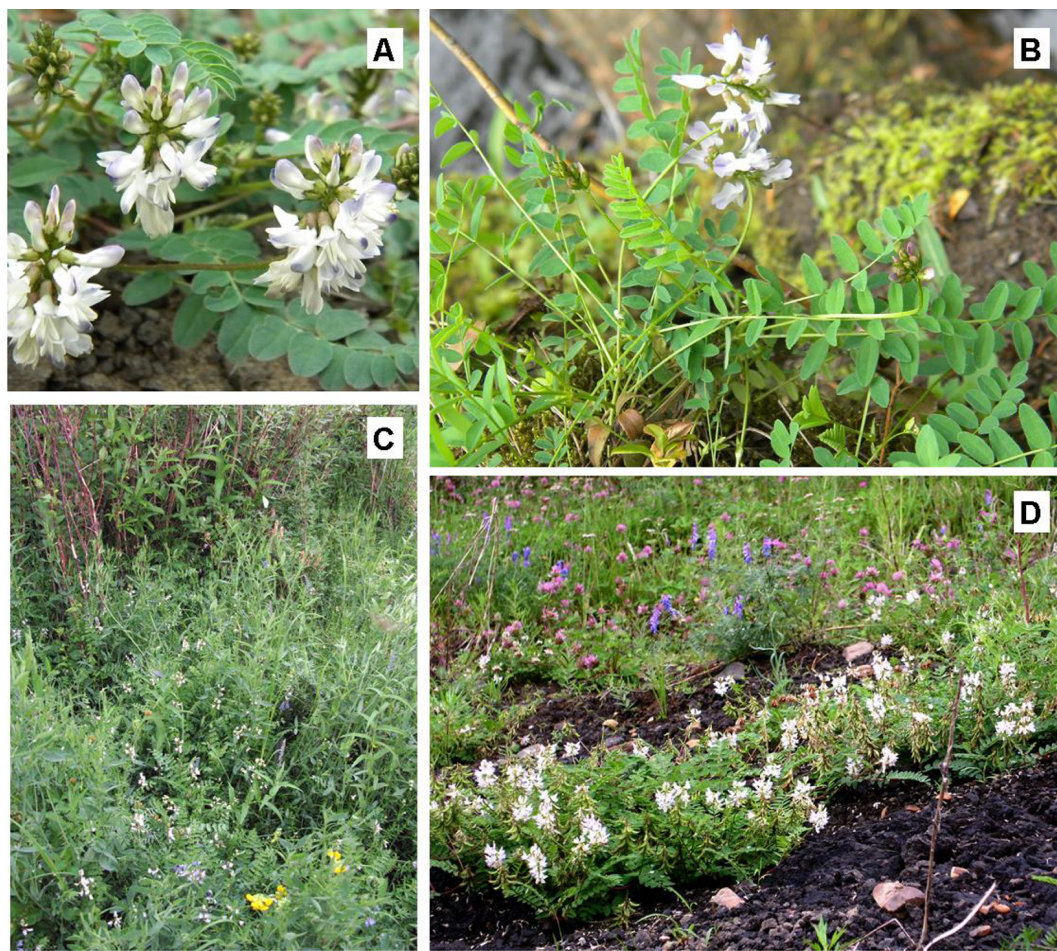


Рис. 2. *Astragalus schumilovae* в различных местообитаниях в бассейне р. Подкаменная Тунгуска: А – цветущая особь *A. schumilovae* на правом берегу р. Чамба (фото Ю. Г. Райской, 2012 г.); В – *A. schumilovae* в слово-лиственничном разнотравно-хвощево-зеленомошном лесу, правый берег р. Верхняя Лакура (фото Ю. Г. Райской, 2014 г.); С – закустаренный луг с доминированием бобовых на левом берегу р. Хушма (фото В. Ромейко, 2008 г.); D – разнотравное сообщество с преобладанием бобовых на туфовых выходах по правому берегу р. Подкаменная Тунгуска, окр. пос. Ванавара (фото Ю. Г. Райской, 2008 г.).

Fig. 2. *Astragalus schumilovae* in different habitats in the Podkamennaya Tunguska Basin: A – flowering individual of *A. schumilovae* on the right bank of the Chamba River (photo by Yu. G. Raiskaya, 2012); B – *A. schumilovae* in a spruce-larch forb-horsetail-green-moss forest, the right bank of the Verkhnyaya Lakura River (photo by Yu. G. Raiskaya, 2014); C – bushy meadow with leguminous dominance on the left bank of the Khushma River (photo by V. Romeiko, 2008); D – forb community with the predominance of legumes on tuff outcrops along the right bank of the Podkamennaya Tunguska River, near the settlement of Vanavara (photo by Yu. G. Raiskaya, 2008).

и богатства почв. По шкале увлажнения амплитуда его толерантности составляет 7 ступеней (из 120) – с 63 по 69, что в основном соответствует влажно-луговой серии местообитаний; по шкале активного богатства и засоленности почв Л. И. Раменского и др. (1956)

амплитуда составляет 3 ступени (из 30) – с 9 по 11, что соответствует в основном мезоэуτροφной серии местообитаний (Раменский и др., 1956). Согласно Е. П. Прокопьеву (2001) такая амплитуда по шкале увлажнения соответствует экологической группе эумезофитов,

по шкале богатства и засоления почв – группе мезоэутрофитов. *A. schumilovae*, таким образом, является эумезофитом и мезоэутрофитом.

В большинстве исследованных сообществ, как значительно, так и слабо нарушаемых, вид встречается единично или его проективное покрытие достигает 1–2 %. Лишь в двух сообществах его проективное покрытие было довольно высоким: на закустаренном лугу по левому берегу р. Хушмы у кордона «Пристань» (10–15 %) (2ж) и в листовеннично-еловом с березой разнотравном лесу по правому берегу р. Верхняя Лакура у оз. Среднее (10 %) (3г) (табл. 2). Еще в двух местообитаниях проективное покрытие *A. schumilovae* превышало 2 %: на разнотравно-сабельниково-полевициевом лугу по правому берегу р. Чамбы (3–5 %) (2в) и в мозаичном разнотравном сообществе на мелкокаменистом участке по правому берегу р. Подкаменная Тунгуска (2–3 %) (1г). В ненарушаемых местообитаниях этот вид не встречается, не выдерживая сосуществования с более конкурентоспособными растениями. Таким образом, спектр местообитаний этого вида определяется в основном режимом нарушений и ограничен местообитаниями с ежегодным воздействием ледоходов и разливов рек.

A. schumilovae – длинностержнекорневой моноцентрический полукустарничек. Надземная часть взрослой особи состоит из удлиненных моноциклических и дициклических побегов, образующихся из зимующих и спящих почек в базальной части побегов, подземная часть представлена длинным маловетвящимся стержневым корнем и иногда одним или несколькими хорошо развитыми придаточными корнями.

Развитие особи начинается с прорастания семени и образования проростка, состоящего

из побега, несущего на первом этапе 2 супротивные семядоли, а затем еще 1–3 настоящих непарноперистых ассимилирующих листа, и длинного тонкого неветвящегося стержневого корня. После отмирания семядольных листьев продолжается формирование первичного побега путем моноподиального нарастания за счет деятельности верхушечной почки, продолжающегося до того момента, пока почка сохраняется живой. Первые междоузлия первичного побега укороченные, в пазухе каждого листа закладываются пазушные почки, которые становятся спящими и впоследствии обеспечивают формирование разветвленной побеговой системы. С образованием первых боковых побегов из спящих и зимующих почек начинается формирование системы надземных побегов. Моноциклические удлиненные побеги формируются весной текущего года, дициклические побеги – озимые, их формирование начинается осенью, образуется базальная часть с укороченными междоузлиями и чешуевидными листьями, в пазухах которых закладываются почки. На следующий год такой побег продолжает моноподиальное нарастание с образованием ортотропного побега с очередно расположенными зелеными листьями, отмирающего осенью; его базальная часть одревесневает и остается в составе особи. В составе взрослых генеративных особей имеются моно- и дициклические побеги, несущие зеленые листья и соцветия. Почки, заложившиеся в пазухах низовых листьев на базальной части побега, развиваются в моноциклические или новые дициклические побеги или остаются спящими. В результате формируется разветвленная система побегов – компактный куст, многолетние одревесневшие части взрослой особи не превышают 6–8 см. Развитые ортотропные побеги средневозрастных генеративных особей несут вегетативные пазушные побеги ветвления и паракладии. Листья сложные,

непарноперистые с развитым черешком и зелеными прилистниками, в процессе онтогенеза число листочков изменяется от 1–3 пар в начале до 7–11 пар у генеративных особей с последующим уменьшением до 5–2 пар в конце онтогенеза. Соцветие – простая брактеозная кисть. Главный стержневой корень сохраняется в течение всей жизни растения, у взрослых особей он может иметь 1–3 боковых корня, располагающихся ближе к верхушке главного. Первый боковой корень появляется в конце прегенеративного периода у верхушки главного корня, в дальнейшем боковой и главный корень растут с одинаковой скоростью, в результате чего размеры этих корней после разветвления становятся одинаковыми и корень выглядит раздвоенным. У взрослых особей на многолетних базальных частях побегов, наиболее близких к базальной части стержневого корня, могут дополнительно развиваться один или несколько придаточных корней. Моноцентрическая жизненная форма, сохранение главного корня до конца жизни особи, отсутствие дезинтеграции многолетней побеговой части особи обуславливают вегетативную неподвижность и исключительно семенное самоподдержание ценопопуляций.

Благодаря длинному, прочному стержневому корню *A. schumilovae* хорошо переносит мощные весенние половодья, выпахивающее и истирающее действие ледохода. Корневая система «заякоривает» растение, не давая возможности вырвать его из грунта (почвы), хотя часть почек, находящихся на многолетней части побеговой системы, может повреждаться. После половодья многолетние скелетные части особей нередко оказываются погребенными слоем осаждающегося песка и глины. Отрастание побегов начинается после спада паводковых вод, цветение растянуто во времени в зависимости от окончания половодья, в среднем оно начинается в первой

декаде июля и продолжается до начала августа, плодоношение – с конца июля по середину августа. Наиболее устойчивыми к воздействиям являются генеративные растения, имеющие развитый корень, хорошо удерживающий растение в грунте.

Ценопопуляции *A. schumilovae* занимают небольшие, вытянутые вдоль берегов рек участки 4–6 м шириной и 15–25 м длиной; самые большие площади ценопопуляций отмечены на правом берегу р. Чамбы у кордона «Выезд» (4–5 м × 120–150 м) и на ключевом участке «Баркулиха» (10 м × 80 м), плотность особей во всех популяциях составляет в среднем 2–4 ос./м² при колебаниях 1–11 ос./м². Онтогенетическая структура определена в ценопопуляции на глинисто-каменистом участке берега р. Подкаменная Тунгуска близ кордона Малина (местообитание 1б): в ценопопуляции преобладают прегенеративные особи, составляющие более половины (53 %) всех особей, большая их часть представлена виргинильным онтогенетическим состоянием; генеративные особи составляют в сумме 47 % от всего числа, причем 30 % приходится на молодые генеративные особи (рис. 3).

Такая структура характерна для ценопопуляций в местообитаниях с несформировавшимся травяным покровом, где ослаблена конкуренция со стороны других растений. В целом же особи начальных стадий онтогенеза с большой вероятностью уничтожаются во время ледохода и половодья, поэтому их участие в ценопопуляциях невелико или они отсутствуют. В местообитаниях с более сомкнутым травяным покровом в ценопопуляциях *A. schumilovae* абсолютно преобладают генеративные особи, отличающиеся большей устойчивостью к воздействиям и большей конкурентоспособностью, например, на разнотравно-сабельниково-полевициевом лугу (2в) все попавшие в подсчеты особи

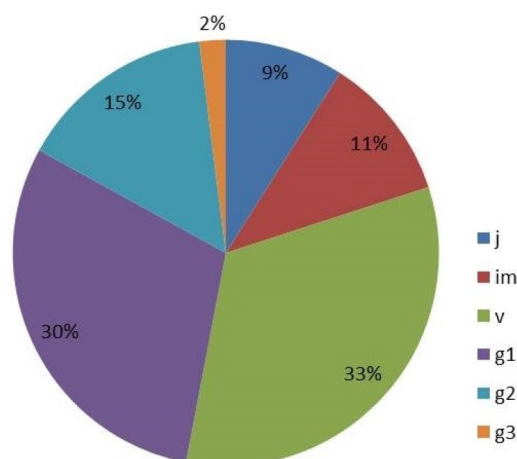


Рис. 3. Онтогенетическая структура ценопопуляции *Astragalus schumilovae* на глинисто-каменистом участке берега р. Подкаменная Тунгуска близ кордона Малина. Онтогенетические состояния особей: *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g1* – молодые генеративные, *g2* – средневозрастные генеративные, *g3* – стареющие генеративные

Fig. 3. Ontogenetic structure of the cenopopulation of *Astragalus schumilovae* on a clay-stony site of the bank of the Podkamennaya Tunguska River near the guard post Malina. Ontogenetic stages of individuals: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g1* – young generative, *g2* – middle-aged generative, *g3* – old generative

были генеративными. В целом *A. schumilovae* стабильно существует в одних и тех же или близких местонахождениях, о чем свидетельствуют повторные сборы и наблюдения, сделанные в разные годы: в окрестностях пос. Ванавара гербарные сборы сделаны в 1977 и 2007 гг., на берегу Подкаменной Тунгуски на участке «Белая гора» – в 2008 и 2018 гг., на берегу р. Хушмы в районе кордона «Пристань» – в 1976, 2007 и 2008 гг. (см. табл. 1). Это позволяет предполагать, что семенное самоподдержание ценопопуляций происходит в отдельные годы успешно, вид способен к нерегулярному, но достаточному для выживания семенному размножению даже в наиболее нарушаемых местообитаниях.

Заключение

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что *A. schumilovae* является эндемиком Юго-Восточной Эвенкии, занимающим периодически нарушаемые

своеобразные экотопы долин Подкаменной Тунгуски, Чуни и их притоков – Чамбы, Хушмы, Верхней Лакуры, Тэтэрэ, Ванаварки, Муторая, Макикта и Укочита. Большинство местонахождений *A. schumilovae* в Эвенкийском районе Красноярского края, в том числе и вновь обнаруженных, находятся под охраной в пределах государственного природного заповедника «Тунгусский». По экологической приуроченности *A. schumilovae* – пойменный стенопотный вид, обитающий на песчаных, галечниково-песчаных, каменистых и глинисто-каменистых участках с несформировавшейся растительностью, в луговых и лесных прирусловых сообществах в ежегодно заливаемой пойме. Проективное покрытие *A. schumilovae* на галечниках, галечниково-каменистых и каменистых участках не превышает 1–2 %, на туфах в понижениях с разрушенным материалом по временным водотокам вид образует полосы с довольно высоким проективным покрытием (3–5 %). Только

в двух местообитаниях – на закустаренном лугу с доминированием бобовых на левом берегу р. Хушмы и в прирусовом разреженном лиственнично-еловом разнотравном лесу на правом берегу р. Верхняя Лакура у оз. Среднее *A. schumilovae* имеет значительное проективное покрытие (10–15 %) и является доминантом или содоминантом травяного яруса. *A. schumilovae* длинностержнекорневой моноцентрический вегетативно неподвижный

полукустарничек, ценопопуляциям которого свойственно исключительно семенное самоподдержание. Долговременное существование ценопопуляций даже в наиболее нарушаемых местообитаниях обеспечивается длительностью жизни особей, длинным, прочным стержневым корнем, надежно удерживающим растения и препятствующим их вырыванию ледоходом, нерегулярным, но достаточным для выживания семенным воспроизведением.

Список литературы / References

- Васильев Н.В., Львов Ю.А., Плеханов Г.Ф., Логунова Л.Н., Мульдьяров Е.Я., Бибикова В.В., Волков А.Е., Кузьмин С.Л., Лапшина Е.Д., Папанотиди А.И., Сергиева З.М., Сидоров К.С., Травинский И.В., Шефтель Б.И., Щербина С.С. (2003) Государственный природный заповедник «Тунгусский» (очерк основных данных). *Тунгусский заповедник. Биоценозы северной тайги и влияние на них экстремальных природных факторов. Труды ГПЗ «Тунгусский». Выпуск 1.* Томск, Издательство Томского университета, с. 33–89 [Vasiliev N.V., Lvov Yu. A., Plekhanov G.F., Logunova L.N., Mul'diyarov E. Ya., Bibikova V.V., Volkov A.E., Kuz'min S. L., Lapshina E.D., Papanotidi A.I., Sergieva Z.M., Sidorov K.S., Travinskii I.V., Sheftel' B. I., Shcherbina S.S. (2003) The Tunguska State Nature Reserve (survey of basic data). *Tunguska Nature Reserve. Biocenoses of the northern taiga and extreme natural impacts on them. Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 1.* Tomsk, Tomsk University, p. 33–89 (in Russian)]
- Выдрина С.Н. (1994) Род *Astragalus* L. – Астрагал. *Флора Сибири. Т. 9.* Новосибирск, Наука, с. 20–74 [Vydrina S.N. (1994) *Astragalus* L. *Flora of Siberia. Vol. 9.* Novosibirsk, Nauka, p. 20–74 (in Russian)]
- Гроссвальд М.Г. (1999) *Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики.* Москва, Научный мир, 120 с. [Grosswald M.G. (1999) *Hydrosphere catastrophes in Eurasia and glaciation of the Arctic.* Moscow, Nauchnyi mir, 120 p. (in Russian)]
- Гуреева И.И., Балашова В.Ф. (2011) Типовые образцы Fabaceae в Гербарии им. П.Н. Крылова (ТК). *Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета*, 103: 3–41 [Gureyeva I.I., Balashova V.F. (2011) Type specimens of Fabaceae in the Krylov Herbarium (TK). *Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University* [Sistematicheskiye zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 103: 3–41 (in Russian)]
- Зверев А.А. (2007) *Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учебное пособие.* Томск, Томский государственный университет, 304 с. [Zverev A. A. (2007) *Information technology in research into vegetation cover: textbook.* Tomsk, Tomsk State University, 304 p. (in Russian)]
- Конспект флоры Азиатской России. Сосудистые растения* (2012) Байков К.С. (ред.) Новосибирск, Издательство СО РАН, 640 с. [Conspectus florum Rossiae Asiaticae. Plantae vasculares (2012) Baikov K. S. (ed.) Novosibirsk, SB RAS, 640 p. (in Russian)]

Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения (2005) Байков К. С. (ред.) Новосибирск, Наука, 362 с. [*Conspectus florae Sibiriae. Plantae vasculares* (2005) Baikov K. S. (ed.) Novosibirsk, Nauka, 362 p. (in Russian)]

Обручев С. В. (1931) Поездка на реку Подкаменная Тунгуска. Красноярск, 34 с. [Obruchev S. V. (1931) *A trip to the Podkamennaya Tunguska River*. Krasnoyarsk, 34 p. (in Russian)]

Пармузин Ю. П. (1964) Средняя Сибирь: очерк природы. Москва, Мысль, 310 с. [Parmuzin Yu. P. (1964) *Middle Siberia: An essay on the wildlife*. Moscow, Mysl, 310 p. (in Russian)]

Положий А. В. (1954) Новые виды рода *Astragalus* L. из Средней Сибири. Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета, 77–78: 1–5 [Polozhij A. (1954) Species novae generis *Astragali* L. e Sibiria media. *Systematics notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University* [Sistematicheskiye zametki po materialam Gerbariya im. P. N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 77–78: 1–5 (in Russian)]

Положий А. В. (1960) Семейство бобовые – Papilionaceae. Флора Красноярского края, Т. 6. Томск, Издательство Томского университета, 94 с. [Polozhij A. V. (1960) Papilionaceae. *Flora of Krasnoyarsk Krai*, Vol. 6. Tomsk, Tomsk University, 94 p. (in Russian)]

Прокопьев Е. П. (2001) Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): Учебник для биологических факультетов вузов. Томск, Томский государственный университет, 340 с. [Prokopiev E. P. (2001) *Ecology of plants (individuals, species, ecogroups, life forms): Textbook for biological faculties of universities*. Tomsk, Tomsk State University, 340 p. (in Russian)]

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижииков О. Н., Антипин Н. А. (1956) Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. Москва, Сельхозгиз, 472 с. [Ramenskiy L. G., Tsatsenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. (1956) *Ecological assessment of forage lands by vegetation cover*. Moscow, Selkhozgiz, 472 p. (in Russian)]

Сапронов Н. Л., Вальчак В. И. (2003) Хушминский палеовулканический комплекс: геология и базовая минерализация. Тунгусский заповедник. Биоценозы северной тайги и влияние на них экстремальных природных факторов. Труды ГПЗ «Тунгусский». Выпуск 1. Томск, Издательство Томского университета, с. 96–101 [Sapronov N. L., Valchak V. I. (2003) Khushminsky paleovolcanic complex: geology and basic mineralization. *Tunguska Nature Reserve. Biocenoses of the northern taiga and extreme natural impacts on them. Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 1*. Tomsk, Tomsk University, p. 96–101 (in Russian)]

Сопин В. Ю. (2008) К метеорологической характеристике территории заповедника «Тунгусский». Труды государственного природного заповедника «Тунгусский». Выпуск 2. Томск, Издательство НТЛ, с. 7–16 [Sopin V. Yu. (2008) On the meteorological characteristics of the Tunguska State Nature Reserve. *Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 2*. Tomsk, NTL, p. 7–16 (in Russian)]

Степанов Н. В. (2012) Астрагал Шумиловой – *Astragalus schumilovae* Polozh. Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Т. 2. Красноярск, 154 с. [Stepanov N. V. (2012) *Astragalus schumilovae* Polozh. *Red Data Book of Krasnoyarsk Krai. Rare and endangered species of wild plants and fungi. Vol. 2*. Krasnoyarsk, 154 p. (in Russian)]

Степанов Н. В. (2022) Астрагал Шумиловой – *Astragalus schumilovae* Polozh. Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и гри-

бов. Т. 2. Красноярск, 208 с. [Stepanov N. V. *Astragalus schumilovae* Polozh. *Red Data Book of Krasnoyarsk Krai. Rare and endangered species of wild plants and fungi. Vol. 2.* Krasnoyarsk, 208 p. (in Russian)]

Тимошок Е. Е., Райская Ю. Г., Скороходов С. Н. (2008) Новые и редкие виды цветковых растений для заповедника «Тунгусский» и Тунгусского флористического района. *Труды государственного природного заповедника «Тунгусский». Выпуск 2.* Томск, Издательство НТЛ, с. 82–88 [Timoshok E. E., Rayskaya Yu. G., Skorokhodov S. N. (2008) New and rare species of flowering plants in the Tunguska State Nature Reserve and the Tungus floristic region. *Proceedings of the Tunguska State Nature Reserve. Issue 2.* Tomsk, NTL, p. 82–88 (in Russian)]

Цаценкин И. А. (1967) *Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала.* Душанбе, Дониш, 225 с. [Tsatsenkin I. A. (1967) *Ecological scales for plants on pastures and hayfields in mountain and plain regions of Central Asia, the Altai and the Urals.* Dushanbe, Donish, 225 p. (in Russian)]

Шумилова Л. В. (1963) Очерк природы района падения Тунгусского метеорита. *Проблема Тунгусского метеорита. Выпуск 1.* Томск, Издательство Томского университета, с. 22–33 [Shumilova L. V. (1963) Essay on the wildlife of the Tunguska meteorite impact site. *Problem of the Tunguska meteor. Issue 1.* Tomsk, Tomsk University, p. 22–23 (in Russian)]

POWO: Plants of the World online. URL: <https://powo.science.kew.org/taxon/479713–1>. Accessed on: 28 Nov. 2022

Tropicos: Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. URL: <http://legacy.tropicos.org/Name/13039383>. Accessed on: 28 Nov. 2022

WFO: World Flora Online. URL: <http://www.worldfloraonline.org/search?query=Astragalus+schumilovae>. Accessed on: 28 Nov. 2022

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Y. R. (1996) *Legumes of Northern Eurasia. A checklist.* Kew, Royal Botanic Gardens, 724 p.

EDN: MCAJJA

УДК 582.32(571.16)

***Bryetum argenteo-violacei (Physcomitrellion patentis),
a New Association from the Ob River Floodplain
(the Tomsk Region, Russia)***

Alexander P. Dyachenko^a and Georgy S. Taran^{*b}

^a*Urals State Pedagogical University
Ekaterinburg, Russian Federation*

^b*West-Siberian Division of V. N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS
Branch of FRC «Krasnoyarsk Scientific Center» SB RAS
Novosibirsk, Russian Federation*

Received 26.11.2022, received in revised form 13.02.2023, accepted 17.05.2023

Abstract. In Russia, the bryophyte vegetation included in the alliance *Physcomitrellion patentis* von Hübschmann 1957 (*Funarietalia hygrometricae* von Hübschmann 1957, *Psoretea decipientis* Mattick ex Follmann 1974) has been studied very little. Until recently, only one syntaxon of the alliance has been known in Russia, namely the subassociation *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* (Allorge 1921) von Hübschmann 1957 *riccietosum frostii* Cortini Pedrotti et Aleffi 1990, which rarely occurs in northern Italy (*locus classicus*), but is common on the banks of the Ob and Irtysh in the taiga zone of Western Siberia. In 2021, in the south of the southern taiga section of the Ob River (Krivosheinsky District of the Tomsk Region, in the vicinity of the Kaibasovo Research Station), the authors studied original bryocoenoses with high abundances of *Physcomitrella patens* and *Bryum violaceum* using the Braun-Blanquet approach. These bryocoenoses are described as a new association of the *Physcomitrellion patentis*: *Bryetum argenteo-violacei* Dyachenko et Taran ass. nov. The diagnostic species of the association are *Bryum violaceum*, *Dicranella varia*, and *Barbula convoluta*. In six relevés, 16 species of mosses and 1 species of liverworts were revealed. The average moss projective cover is 80 %, the average species richness is 11 bryophyte species per relevé. In years when the water level is high during the low water period, the subassociation *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis riccietosum frostii* dominates the alluvial bryophyte vegetation in the study area. In years when the water level is extremely low during the low water period, the coenoses of the *Riccio-Physcomitrelletum riccietosum frostii* in higher parts of the bank are replaced by coenoses of the association *Bryetum argenteo-violacei*. For the first time, bryocoenoses with high constancy and abundance of *Bryum violaceum* have been

© Siberian Federal University. All rights reserved

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

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

ORCID: 0000-0003-4598-6419 (Dyachenko A.); 0000-0003-3365-402X (Taran G.)

found not on arable lands, as is observed in European countries, but in natural ecotopes.

Keywords: *Bryum violaceum*, *Physcomitrella patens*, alluvial bryophyte communities, bryosociology, Braun-Blanquet approach, primary succession.

Acknowledgments. The study was carried out within the framework of the basic project of the V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS No. 0287–2021–0009. G. S. Taran thanks Prof. Michele Aleffi (University of Camerino, Italy) for information support. G. S. Taran expresses his gratitude to the team of the unique scientific facility “System of experimental bases located along the latitudinal gradient (<http://ckp-rf.ru/usu/586718/>)” for their help during field research at the Kaibasovo Research Station.

Citation: Dyachenko A. P., Taran G. S. *Bryetum argenteo-violacei* (*Physcomitrellion patentis*), a new association from the Ob River floodplain (the Tomsk Region, Russia). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 149–163. EDN: MCARJA



***Bryetum argenteo-violacei* (*Physcomitrellion patentis*),
новая ассоциация из поймы реки Оби
(Томская область, Россия)**

А. П. Дьяченко^а, Г. С. Таран^б

^аУральский государственный педагогический университет
Российская Федерация, Екатеринбург

^бЗападно-Сибирское отделение Института леса
им. В. Н. Сукачева СО РАН –
филиал ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Новосибирск

Аннотация. Моховая растительность, входящая в союз *Physcomitrellion patentis* von Hübschmann 1957 (порядок *Funarietalia hygrometricae* von Hübschmann 1957, класс *Psoretea decipiens* Mattick ex Follmann 1974), в России почти не изучена. До последнего времени в России был известен лишь один синтаксон этого союза, а именно субассоциация *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* (Allorge 1921) von Hübschmann 1957 *riccietosum frostii* Cortini Pedrotti et Aleffi 1990, которая редка в северной Италии (*locus classicus*), но обычна на берегах Оби и Иртыша в таежной зоне Западной Сибири. В 2021 г. на юге южнотаежного отрезка реки Оби (Кривошеинский район Томской области, окрестности научно-исследовательской станции Кайбасово) авторы изучили методом Браун-Бланке оригинальные бриоценозы с высоким обилием *Physcomitrella patens* и *Bryum violaceum*. Эти бриоценозы описаны как новая ассоциация союза *Physcomitrellion patentis*: *Bryetum argenteo-violacei* Dyachenko et Taran ass. nov. Диагностические виды ассоциации: *Bryum violaceum*, *Dicranella varia*, *Barbula convoluta*. В шести описаниях выявлено 16 видов мхов и 1 вид печеночников. Среднее проективное покрытие мхов – 80 %, среднее видовое богатство –

11 видов мохообразных на описание. В годы, когда уровень воды в период межени высок, в аллювиальной бриофитной растительности в районе исследований преобладает субассоциация *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis riccietosum frostii*. В годы, когда уровень воды в период межени экстремально низок, ценозы *Riccio-Physcomitrelletum riccietosum frostii* на более высоких участках берега сменяются ценозами ассоциации *Bryetum argenteo-violacei*. Впервые бриоценозы с высокими постоянством и обилием *Bryum violaceum* найдены не на пахотных землях, как это наблюдается в странах Европы, а в природных экотопах.

Ключевые слова: *Bryum violaceum*, *Physcomitrella patens*, аллювиальные бриофитные сообщества, бриосоциология, метод Браун-Бланке, первичные сукцессии.

Благодарности. Исследования выполнены в рамках базового проекта Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН № 0287–2021–0009. Г. С. Таран благодарит Prof. Michele Aleffi (Университет Камерино, Италия) за информационную поддержку. За помощь в проведении полевых исследований на научно-исследовательской станции Кайбасово Г. С. Таран выражает благодарность коллективу уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента (<http://ckp-rf.ru/usu/586718/>)».

Цитирование: Дьяченко, А. П. *Bryetum argenteo-violacei* (*Physcomitrellion patentis*), новая ассоциация из поймы реки Оби (Томская область, Россия) / А. П. Дьяченко, Г. С. Таран // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 149–163. EDN: MCARJA

Введение

В маловодные годы в конце вегетационного сезона на низких илистых берегах Оби и Иртыша в пределах таежной зоны можно встретить желтоватые участки, заселенные бриотерофитом фискомитреллой, *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch et al. Аспект участков задается множеством спорогонов фискомитреллы, окрашенных в желтый цвет. В русской синтаксономической литературе такие сообщества отнесены к фискомитрелловой фации (*physcomitrellosum patentis*) субассоциации (субасс.) *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae rumicetosum ucranici* Taran 2005 (Таран, 2001, 2005а; Таран и др., 2018).

В европейской литературе, посвященной классификации открытых бриоценозов, характеризующихся, как правило, на небольших учетных площадках, подобные сообщества из-

вестны как ассоциация (асс.) *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* (Allorge 1921) von Hübschmann 1957 (Hübschmann, 1957, 1986; Diekjobst, Ant, 1970; Janovicová, Kubinská, 2003; Schäfer-Verwimp, 2009; Marstaller, 2013). Близкие по составу среднетаежные отдельные сообщества из пойм Оби и Иртыша отличаются от европейских аналогов высоким постоянством *Riccia frostii* Aust. На этом основании Обь-Иртышские сообщества отнесены к асс. *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis*, а внутри нее выделены в субасс. *R.c.-Ph.p. riccietosum frostii* Taran 2005 (Таран, 2005б). Последняя оказалась синонимом очень редкой в Европе субасс. *R.c.-Ph.p. riccietosum frostii* Cortini Pedrotti et Aleffi 1990, описанной на севере Италии (Cortini Pedrotti, Aleffi, 1990).

В пойме р. Оби на южной границе подзоны южной тайги (Ильина и др., 1985) нами обна-

ружены оригинальные моховые ценозы с высоким обилием *Physcomitrella patens* и *Bryum violaceum*, заметно отличающиеся по видовой композиции от известных аналогов. Синтаксономической характеристике этих бриоценозов посвящено данное сообщение.

Материалы и методы

Материал собран Г. С. Тараном в сентябре 2021 г. близ научно-исследовательской станции (НИС) Кайбасово (57°14'44"N, 84°11'05"E), расположенной в 12 км на запад-северо-запад от с. Никольского Кривошеинского района Томской области (Vorobyev et al., 2015). Станция – компонент уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента (<http://ckp-rf.ru/usu/586718/>)».

Пять бриосоциологических описаний выполнены на учетных площадках (УП) величиной 4 дм² (Berg et al., 2016); из них четыре УП – квадратные, одна – прямоугольная (10×40 см). Одно описание (далее – оп.) сделано на квадрате размером 25 дм². В пределах УП моховые дернины срезались вместе с подстилающим их слоем илистого наноса и помещались в пакет. Видовой состав и проективное покрытие (ПП) мхов в пакетах определил А. П. Дьяченко. Для этого применялась прозрачная палетка. На почвенно-моховой вырезке, помещенной в пакет, ПП мхов определялось с точностью до 1 %, ПП менее 0,5 % обозначалось знаком «+». Почвенные вырезки для бриоописания, выполненного на площади 25 дм², разместились в семи пакетах: пяти больших (по 4,5 дм²) и двух малых (2 дм² и 0,5 дм²). В этом случае все показатели вычислялись сначала для отдельных пакетов, а затем пересчитывались для 25 дм² как средние арифметические ПП, взвешенные по площади соответствующих пакетов.

Синтаксономическую обработку материала методом Браун-Бланке (Westhoff, van der

Maarel, 1978) выполнил Г. С. Таран. Описание нового синтаксона проведено согласно правилам Международного кодекса фитоценологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021). Номенклатура сосудистых растений приводится по С. К. Черепанову (1995), мхов – по М. С. Игнатову с соавт. (Ignatov et al., 2006), печеночников – по Н. А. Константиновой с соавт. (Konstantinova et al., 2009).

Результаты и обсуждение

Синтаксономический анализ кайбасовских бриоценозов на уровне ассоциации

В шести описаниях отмечено 16 видов мхов, 1 вид печеночников и 8 видов сосудистых растений. Для оценки оригинальности материала, собранного близ НИС Кайбасово, его сравнили с сообществами асс. *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* (далее – *Riccio-Physcomitrelletum*), ранее изученными в Европе и Западной Сибири (табл. 1).

В локальных европейских наборах описаний субасс. *Riccio-Physcomitrelletum typicum* виды *Physcomitrella patens* и *Riccia cavernosa* обычно указаны с высоким постоянством (табл. 1, столбцы 1, 2, 5, 6), но в некоторых из них *Riccia cavernosa* отсутствует либо редка (столбцы 3, 4). Обь-Иртышские таежные сообщества субасс. *Riccio-Physcomitrelletum riccietosum frostii* (столбцы 8, 9) вполне соответствуют протологу этого бриосинтаксона, приведенному из северной Италии (столбец 7).

С лесостепного отрезка р. Оби в составе субасс. *Cypero-Limoselletum riccietosum frostii* Таран 2019 приводятся два описания, сделанные на УП в 10 м² (Таран, 2019: табл. 2, оп. 25, 26). Состав и ПП мохообразных в этих описаниях таковы: *Riccia frostii* 35–40 %, *Riccia cavernosa* г–г, *Physcomitrella patens* г–+. Поскольку ПП сосудистых растений в описаниях невелико (5–7 %), их можно интерпретировать и как фа-

Таблица 1. Европейские и западносибирские сообщества с доминированием *Physcomitrella patens* и *Riccia* spp.Table 1. European and West Siberian communities dominated by *Physcomitrella patens* and *Riccia* species

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Страна либо регион России	Ге	Фр	Ге	Ге	Че	Ит	Ит	ХМ	ТО	ТО	ТО	Ге
Число описаний	5	5	5	8	5	14	11	10	10	5	6	10
Средняя площадь, дм ² , м ²	3	—	—	1	8	1,3	1,6	1	33	10	7,5	1–2
Среднее ПП мохообразных, %	39	—	—	94	62	85	80	17	36	7	80	70
Среднее ПП сосудистых, %	0	—	—	0	0	0	0	+	1,5	21	0,5	—
Среднее ЧВ мохообразных	5,0	3,8	4,8	3,4	6,6	2,9	3,5	2,9	4,8	6,8	11,0	5,8
Общее ЧВ мохообразных	9	7	9	4	10	7	7	3	5	11	17	9
Д. в. асс. <i>Riccio cavernosae-Physcomitrelletum</i>												
<i>Physcomitrella patens</i>	V ¹³	IV	V	V ⁵	V ¹³	V ⁺²	V ¹⁴	V ²	V ²³	V ¹²	V ²⁴	V ³⁴
<i>Riccia cavernosa</i>	III ⁺²	IV	.	I ⁺	V ²³	V ¹⁴	III ⁺²	V ⁺¹	V ^{r1}	V ⁺²	.	.
Д. в. субасс. <i>Riccio-Physcomitrelletum riccietosum frostii</i>												
<i>Riccia frostii</i>	.	.	.	.	.	.	V ⁺³	V ⁺¹	V ⁺¹	V ⁺²	.	.
Д. в. кайбасовских бриоценозов (далее – асс. <i>Bryetum argenteo-violacei</i>)												
<i>Bryum violaceum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V ⁺	V ²	.
<i>Dicranella varia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III ⁺	V ¹²	.
<i>Barbula convoluta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II ^r	V ¹	.
Д. в. субасс. <i>Riccio-Physcomitrelletum phascetosum cuspidati</i>												
<i>Pohlia melanodon</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V ⁺¹	V ⁺²
<i>Barbula unguiculata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV ⁺¹	III ⁺²
<i>Tortula acaulon</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I ⁺	V ⁺²
<i>Dicranella staphylina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II ⁺
Д. в. союза <i>Physcomitrellion patentis</i>												
<i>Botrydium granulatatum</i>	III ⁺²	II	.	IV ^{r+}	V ¹²	V ⁺²	V ⁺²	.	I ^r	.	.	.
<i>Pseudephemerum nitidum</i>	I ²	.	.	.	I ⁺	III ⁺¹	IV ⁺¹	.	.	.	.	.
<i>Physcomitrium pyriforme</i>	III ⁺¹	.	IV	.	.	I ⁺	I ⁺	.	.	.	.	.
<i>Physcomitrium sphaericum</i>	.	IV	.	.	.	.	.	.	V ^{r+}	.	.	.
<i>Physcomitrium eurystomum</i>	.	.	.	V ²	.	.	.	.	.	I ^r	.	.
<i>Riccia huebeneriana</i>	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Д. в. порядка <i>Funarietalia hygrometricae</i>												
<i>Leptobryum pyriforme</i>	.	.	II	.	.	.	.	.	.	I ^r	V ⁺¹	IV ⁺²
<i>Marchantia polymorpha</i>	.	.	.	.	I ⁺	.	.	.	V ^{r1}	.	I ⁺	+ ⁺
<i>Bryum klinggraeffii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V ⁺²
Д. в. класса <i>Psoretea decipientis</i>												
<i>Tortula truncata</i>	III ⁺¹	I	III	.	.	.	.	.	.	.	II ⁺¹	.
<i>Riccia glauca</i>	II ⁺	I	.	.	II ⁺	.	.	.	.	.	.	.
Прочие виды мохообразных												
<i>Bryum caespitium</i>	I ⁺	.	II	.	.	.	.	.	.	.	V ⁺¹	.
<i>Bryum argenteum</i>	.	I	II	I ²	II ⁺²	+ ⁺	+ ⁺	.	.	V ⁺	V ¹³	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	V ⁺	.

Продолжение табл. 1

Continuation of the Table 1

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Pohlia camptotrachela</i>	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bryum funckii</i>	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Riccia fluitans</i>	.	.	.	.	II ⁺¹	.	.	.	.	.	.	.
<i>Brachythecium rutabulum</i>	.	.	.	.	II ⁺	.	.	.	.	.	.	.
<i>Amblystegium humile</i>	.	.	.	.	.	II ⁺	.	.	.	.	.	.
<i>Amblystegium serpens</i>	.	.	.	.	.	II ⁺	++	.	.	.	.	.
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II ⁺¹	.
Прочие водоросли												
<i>Vaucheria</i> sp.	.	.	.	.	.	V ⁺³	V ⁺¹	.	.	.	.	.
<i>Algae</i> sp. div.	II ⁺¹	.	.	.	III ¹²	.	.	.	.	.	.	.

Примечания. Синтаксоны: 1–6 – субасс. *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum typicum* (Allorge 1921) v. Hübschm. 1957; 7–8 – субасс. *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum riccietosum frostii* Cortini Pedrotti et Aleffi 1990; 9 – субасс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae rumicetosum ucranici* Taran 2005 (syn. субасс. *Cypero-Limoselletum rumicetosum ucranici* Taran 2001), фация *physcomitrellosum patensis*; 10 – синузия мохообразных в ценозах субасс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae juncetosum nasthanthii* Taran in Taran et al. 2018; 11 – бриоценозы из окрестностей НИС Кайбасово, обсуждаемые в статье; 12 – субасс. *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum phascetosum cuspidati* Marstaller 2013. Источники информации по синтаксонам: 1 – Hübschmann, 1957; 2–3 – Hübschmann, 1986; 4 – Schäfer-Verwimp, 2009; 5 – Janovicová, Kubinská, 2003; 6–7 – Cortini Pedrotti, Aleffi, 1990; 8 – Таран, 2005б; 9 – Таран, 2001; 10 – Таран и др., 2018; 11 – Дьяченко, Таран, настоящая статья; 12 – Marstaller, 2013. Страны: Ге – Германия, Фр – Франция, Че – Чехия, Ит – Италия. Регионы России: ХМ – Ханты-Мансийский автономный округ, ТО – Томская область. Условные знаки: Д. в. – диагностические виды; «–» – нет данных; ПП – проективное покрытие; ЧВ – число видов. Классы постоянства: «+» – 6–10 %; I – 11–20 %; II – 21–40 %; III – 41–60 %; IV – 61–80 %; V – 81–100 %. ПП видов указано в баллах: «г» – не более 0,01 %; «+» – более 0,01, но менее 1 %; «1» – 1–5 %; «2» – 6–25 %; «3» – 26–50 %; «4» – 51–75 %; «5» – 76–100 %. Для видов справа от класса постоянства надстрочными индексами (баллами ПП) указан полный диапазон варьирования ПП; для экономии места черточка между баллами опущена: V⁺² означает V⁺², II⁺ – II⁺⁺, и т.д. Виды мохообразных и водорослей, чье постоянство не превышает I класса, в таблице не указаны. Виды сосудистых не указаны.

цию *riccietosum frostii* в составе субасс. *Riccio-Physcomitrelletum riccietosum frostii*.

На кайбасовском отрезке Оби субасс. *Riccio-Physcomitrelletum riccietosum frostii* довольно обычна, но к середине сентября на самых высоких участках риччии (*Riccia cavernosa*, *Riccia frostii*) могут отмирать, что особенно ярко проявляется в годы с экстремально низкой летне-осенней меженью. Субасс. *R.c.-Ph.p. riccietosum frostii* в типичном виде на кайбасовском участке детально нами не описана. О ее видовом составе можно судить, обратившись к описаниям пространственно смежных с нею сообществ субасс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae juncetosum nasthanthii* Taran in Taran et al. 2018 (Таран и др.,

2018), в которых аллювиальные мхи и печеночники, входящие в субасс. *R.c.-Ph.p. riccietosum frostii*, образуют напочвенную синузию. Во второй половине августа 2017 г. в составе таких синузий (столбец 10) с V классом постоянства отмечены *Bryum violaceum* и *Bryum argenteum*. По набору этих двух видов кайбасовские сообщества субасс. *R.c.-Ph.p. riccietosum frostii* можно назвать вариантом *Bryum violaceum*.

На поздней стадии развития (к середине-концу сентября) эти виды увеличивают ПП в бриоценозах (*Bryum violaceum* V², *Bryum argenteum* V¹³), к ним же добавляется еще одна группа видов высокого постоянства: *Dicranella varia* V¹², *Barbula convoluta* V¹, *Bryum caespitium* V⁺¹, *Leptobryum pyriforme* V⁺¹, *Pohlia*

melanodon V⁺, *Ceratodon purpureus* V⁺, *Barbula unguiculata* IV⁺ (табл. 1, столбец 11).

Некоторое сходство с кайбасовскими ценозами (столбец 11) можно найти в сообществах из Германии (столбец 12), известных как субасс. *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis phascetosum cuspidati* Marstaller 2013 (Marstaller, 2013). Субасс. *R.c.-Ph.p. phascetosum cuspidati* заметно отличается от прочих локальных наборов асс. *Riccio-Physcomitrelletum*: в ней не только отсутствует *Riccia cavernosa*, но и с высоким постоянством отмечена весомая группа видов, входящих в диагнозы иных союзов класса *Psoretea decipiens* Mattick ex Follmann 1974: *Tortula acaulon* (= *Phascum cuspidatum*), *Pohlia melanodon*, *Bryum klinggraeffii*, *Barbula unguiculata*. По этой причине субасс. *R.c.-Ph.p. phascetosum cuspidati*, на наш взгляд, близка к уровню самостоятельной ассоциации.

Сравнение субасс. *R.c.-Ph.p. phascetosum cuspidati* с бриоценозами из окрестностей НИС Кайбасово позволяет выявить видовую специфику последних. Ее определяют *Bryum violaceum*, *Dicranella varia*, *Barbula convoluta*. Поскольку изученные нами южнотаежные обские сообщества существенно отличаются от европейских и среднетаежных обских, они заслуживают описания в ранге новой ассоциации.

Асс. *Bryetum argenteo-violacei* Dyachenko et Taran ass. nov. hoc loco.

Номенклатурный тип (*holotypus hoc loco*) – оп. 3 (табл. 2): полевой номер 166, 27.09.2021, Томская область, Кривошеинский район, окрестности научно-исследовательской станции Кайбасово, илистый берег р. Оби, площадь описания 4 дм² (10×40 см), 57°14'55.7" N, 84°11'15.1" E, 61 м над уровнем моря, авторы описания – Г. С. Таран (сбор мхов и общая характеристика учетной площадки) и А. П. Дьяченко (определение видов мхов и их проективного покрытия).

Диагностические виды: *Bryum violaceum*, *Dicranella varia*, *Barbula convoluta*.

Асс. *Bryetum argenteo-violacei* включается в союз *Physcomitrellion patentis* von Hübschmann 1957 (Hübschmann, 1957, 1986).

Ценозы асс. *Bryetum argenteo-violacei* отмечены на левобережном побочке р. Оби. Они занимают небольшие открытые илистые либо илисто-песчаные площадки в новейшей прирусловой зоне. Изученные бриоценозы (табл. 2) сбоку умеренно притенены: невысокими куртинами ив (оп. 1, 2, 6) либо разреженным травостоем многолетних трав (оп. 3–5). Толщина речного ила под УП варьирует от 0,5 до 13 см, под илом залегает песок.

Массовое развитие спорофитов на всех УП отмечалось только у *Physcomitrella patens*. Изредка спорофиты отмечались еще у трех видов (табл. 2): *Tortula acaulon* (оп. 2), *Tortula truncata* (оп. 3, 4), *Bryum argenteum* (оп. 4).

Bryum violaceum имеет ряд интересных особенностей. В России он довольно редок. В Западной Сибири он найден в г. Когалыме Ханты-Мансийского автономного округа (Zolotov, 2006), удаленном на 777 км на север от НИС Кайбасово, и на юге Тюменской области (Игнатов, 2018). В европейской части России *Bryum violaceum* отмечен в Ленинградской, Московской, Костромской, Рязанской, Курской, Орловской областях, Пермском крае и Республике Карелия, на Дальнем Востоке – в Камчатском и Приморском краях (Игнатов, 2018). В русской литературе по бриосоциологии *Bryum violaceum* не упоминается.

В Европе *Bryum violaceum* известен как типичный обитатель пахотных полей (Callaghan, Ashton, 2008; Preston et al., 2010; Andriušaitytė, Jukonienė, 2010; Hofmann, Schröder, 2014; Bisang et al., 2021), тогда как на берегах Оби произрастает в природных экотопах. В 2017–2022 гг. у НИС Кайбасово этот мох регулярно регистрируется нами на открытых участках и в напочвенном ярусе фитоценозов, характерных для активной прирусловой зоны и входящих в клас-

Таблица 2. Асс. *Bryetum argenteo-violacei* Dyachenko et Taran ass. nov.Table 2. Ass. *Bryetum argenteo-violacei* Dyachenko et Taran ass. nov.

Номер описания	1	2	3	4	5	6	П-во
Полевой номер	154	165	166	167	168	169	
Высота над уровнем моря, м	62	61	61	61	61	62	
Площадь описания, дм ²	25	4	4	4	4	4	
ПП всходов ив, %	+	0	1	0,5	0	0	
ПП трав, %	г	0	+	0,5	1	0,5	
ПП мхов, %	74	73	91	89	76	74	
Число видов мхов	10	11	13	10	12	9	
Число видов печеночников	1	0	0	0	0	0	
Число видов сосудистых	3	0	3	4	2	1	
Толщина ила, см	1	0,5	13	13	1	0,8	
Уклон поверхности, градусы	12	10	7	10	0	2	
Экспозиция	С	3	С	С	—	С	
Д. в. ассоциации <i>Bryetum argenteo-violacei</i>							
<i>Bryum violaceum</i>	13	21	12	14	21	18	V ²
<i>Dicranella varia</i>	2	4	5	5	8	4	V ¹²
<i>Barbula convoluta</i>	1,5	3	2	3	2	4	V ¹
Д. в. союза <i>Physcomitrellion patentis</i>							
<i>Physcomitrella patens</i>	42	12	53	42	23	40	V ²⁴
Д. в. порядка <i>Funarietalia hygrometricae</i>							
<i>Pohlia melanodon</i>	3	0,7	2	3	2	3	V ⁺¹
<i>Leptobryum pyriforme</i>	3	.	3	4	0,7	1,5	V ⁺¹
Д. в. класса <i>Psoretea decipientis</i>							
<i>Barbula unguiculata</i>	+	0,7	1	.	0,7	1,5	IV ⁺¹
<i>Tortula truncata</i>	.	.	+	2	.	.	II ⁺¹
<i>Tortula acaulon</i>	.	0,7	.	.	.	.	I ⁺
<i>Weissia controversa</i>	.	.	+	.	.	.	I ⁺
Прочие виды мохообразных							
<i>Bryum argenteum</i>	9	31	12	13	15	2	V ¹³
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	+	+	+	+	+	V ⁺
<i>Bryum caespitium</i>	+	0,7	1	3	0,7	.	V ⁺¹
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	.	+	.	.	2	.	II ⁺¹
<i>Bryum cf. lonchocaulon</i>	.	.	.	.	0,7	.	I ⁺
<i>Bryum creberrimum</i>	.	.	+	.	.	.	I ⁺
<i>Marchantia polymorpha</i>	+	.	.	.	.	.	I ⁺
Сосудистые растения							
<i>Equisetum arvense</i>	г	.	+	+	.	0,5	IV ⁺⁺
<i>Salix alba</i> (juv.)	+	.	1	0,5	.	.	III ⁺¹
<i>Chenopodium rubrum</i>	.	.	.	.	0,5	.	I ⁺
<i>Rorippa dogadovae</i>	.	.	.	.	0,5	.	I ⁺
<i>Juncus compressus</i>	.	.	+	.	.	.	I ⁺

Продолжение табл. 2

Continuation of the Table 2

Номер описания	1	2	3	4	5	6	П-во
<i>Dichostylis micheliana</i>	.	.	.	+	.	.	I ⁺
<i>Eleocharis palustris</i>	.	.	.	+	.	.	I ⁺
<i>Salix triandra</i> (juv.)	+	.	.	.	.	.	I ⁺

Примечания. П-во – постоянство; ПП – проективное покрытие; Д. в. – диагностические виды; juv. – всходы. Расстояние между оп. 3 и 4 – 1 м. ПП видов в описаниях указано в процентах; «+» – ПП менее 0,5 %. Серой заливкой выделено описание-голотип ассоциации. Даты описаний: 1 – 7.09.2021; 2–5 – 27.09.2021; 6 – 28.09.2021. Координаты описаний: 1 – 57°15'13.3"N, 84°11'58.5"E; 2 – 57°14'57.3"N, 84°11'19.2"E; 3–4 – 57°14'55.7" N, 84°11'15.1" E; 5 – 57°14'55.7"N, 84°11'14.0"E; 6 – 57°15'13.6"N, 84°11'59.7"E.

сы *Isoëto-Nanojuncetea*, *Bidentetea tripartitae*, *Phragmito-Magnocaricetea*, *Salicetea purpureae*.

Наконец, в Европе *Bryum violaceum* причисляется к диагностическим видам союза *Phascion cuspidati* Waldheim ex v. Krusenstjerna 1945 (Schlüsslmayr, 2001; Bardat, Hauguel, 2002; Marstaller, 2008; Puglisi, Privitera, 2012). Оптимум прочих диагностических видов асс. *Bryetum argenteo-violacei* также лежит за пределами союза *Physcomitrellion*: *Dicranella varia* – диагностический вид асс. *Dicranelletum rubrae* Giacomini 1939, входящей в союз *Phascion cuspidati*, *Barbula convoluta* – диагностический вид асс. *Barbuletum convolutae* Hadac et Šmarda 1944 из ксерофильного союза *Grimaldion fragrantis* Šmarda et Hadac (Bardat, Hauguel, 2002; Marstaller, 2009, 2010; Schubert, 2009; Puglisi, Privitera, 2012).

Таким образом, в асс. *Bryetum argenteo-violacei* прослеживается переход от гигрофитного союза *Physcomitrellion patentis* к мезофитному союзу *Phascion cuspidati*, что можно объяснить особенностями сезонной и погодичной динамики уровней воды в русле р. Оби.

Сообщества пойменного эфемеретума развиваются на низких уровнях речных берегов, где из-за позднего освобождения участков суши от воды не могут формироваться сомкнутые ценозы многолетних трав. Этот высотный береговой пояс назван поясом пойменных эфе-

меров (Таран, 2001). На Оби близ Кайбасова верхняя граница пояса эфемеров совпадает с нижней границей микропояса сомкнутых подбеловых (*Petasites spurius*) лугов, известных как асс. *Physcomitrello-Petasitetum spurii* Taran et al. 2018 из класса *Phragmito-Magnocaricetea* (Таран и др., 2018). В поясе пойменных эфемеров на кайбасовском отрезке Оби преобладают комплексы ценозов, относимых к субасс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae juncetosum nastanthi* Taran in Taran et al. 2018 (Таран и др., 2018) и *Riccio-Physcomitrelletum riccietosum frostii* и асс. *Bryetum argenteo-violacei*.

Нижняя высотная граница пояса эфемеров подвижна и определяется динамикой осушения речных берегов в период вегетации. Ориентировочно нижнюю границу можно провести по линии берега, освободившейся от воды месяца назад. Месяц – достаточное время, чтобы пойменные эфемеры обнаружили себя массовым появлением имматурных, виргинильных и молодых генеративных особей. В 2017 г. нижняя граница пояса эфемеров опускалась до уровня, соответствующего 370 см над нулем гидропоста с. Никольского.

Верхняя граница пояса пойменных эфемеров в окрестностях Кайбасова выявлена в 2017 г. благодаря кратковременному (26–27 июля) подъему воды до 532 см над нулем Никольского

гидропоста, что вызвало массовое отмирание риччий на затопленных речных берегах. Узкая полоса с живыми и обильными риччиями (Таран и др., 2018: табл. 1, оп. 10) возвышалась над линией затопления на 33 см, упираясь в нижнюю границу микропояса подбеловых лугов. Таким образом, верхняя граница пояса пойменных эфемеров у Кайбасова соответствует уровню 565 см над нулем гидропоста с. Никольского.

Асс. *Bryetum argenteo-violacei* объединяет ценозы, приуроченные к верхней полосе пояса пойменных эфемеров. Сообщества этой ассоциации отмечены в годы с экстремально низкой летне-осенней меженью. В годы высокой межени вероятнее формирование ценозов субасс. *R.c.-Ph.p. riccietosum frostii*, отнесенных выше к варианту *Bryum violaceum*.

Поясним это на примере ранее опубликованного описания, в коем синузия мхов и риччий выражена достаточно ярко (Таран и др., 2018, табл. 1, оп. 10). Перечислим самые обильные виды этого описания (ПП дано в %): *Salix alba* (juv.) 12, *Rorippa palustris* 3, *Limosella aquatica* 0,5, *Rorippa dogadovae* 0,4, *Filaginella pilularis* 0,3, *Plantago intermedia* 0,3, *Riccia frostii* 7, *Riccia cavernosa* 7, *Physcomitrella patens* 6. Поскольку покров сосудистых растений в этом сообществе разрежен, его можно рассматривать как комплекс микроценозов из всходов ветлы, одно- и малолетних трав и открытых мохово-риччиевых участков. Последние – не что иное, как субасс. *R.c.-Ph.p. riccietosum frostii*, вар. *Bryum violaceum* (рис. 1).

В приведенном выше описании риччии наблюдались до сентября, что можно объяснить высокой меженью. В 2017 г. эта учетная площадка (УП), высота которой соответствует диапазону 532–565 см над нулем графика Никольского гидропоста, освободилась от воды 23 июня и ко дню описания (18 августа) оставалась незатопленной уже 56 дней. К началу

августа уровень воды упал до 437 см, 6 числа поднялся до 506 см, 18 августа вновь упал до 420 см над нулем гидропоста с. Никольского. Таким образом, разница высот между уровнем воды в Оби и нижней высотной границей УП на день описания составила 112 см, а за 12 дней до этого равнялась лишь 26 см.

Иная ситуация сложилась в 2021 г. Линия берега, соответствующая уровню 532 см, освободилась от воды 7 июля. Уровень воды в Оби неуклонно снижался и к 18 августа достиг 270 см, что на 262 см ниже нижней границы рассмотренного выше описания (Таран и др., 2018, оп. 10 в табл. 1). К 7 сентября, дню первого описания ценозов асс. *Bryetum argenteo-violacei* (данная статья, табл. 2, оп. 1), уровень воды упал до 238 см (разница уровней – 296 см), к 16–18 сентября – до 199 см (разница – 333 см), а на дни последних описаний (табл. 2, оп. 2–6) вновь поднялся до 229–234 см. Таким образом, быстрое отмирание риччий в ценозах асс. *Bryetum argenteo-violacei* (рис. 2) можно объяснить иссушением прирусловых песков, залегающих под верхней илистой коркой, обжитой аллювиальными мхами.

Союз *Physcomitrellion patentis* в системе высших синтаксонов

Автор союза *Physcomitrellion* сначала обоимбил его в пор. *Physcomitrelletalia patentis* и класс *Physcomitrelletea patentis* (Hübschmann, 1957), но в дальнейшем перенес в пор. *Funarietalia hygrometricae* von Hübschmann 1957 (Hübschmann, 1986).

С конца 80-х годов прошлого века союз *Physcomitrellion patentis* чаще всего включается бриосоциологами в пор. *Funarietalia hygrometricae* (Cortini Pedrotti, Aleffi, 1990; Bardat, Hauguel, 2002; Puglisi, Privitera, 2012; Marstaller, 2013), сам же пор. *Funarietalia* они относят в классы *Barbuletea unguiculatae* Mohan 1978 (Cortini Pedrotti, Aleffi, 1990;



Рис. 1. Ценоз субасс. *Riccio-Physcomitrelletum riccietosum frostii* (вар. *Bryum violaceum*) в пойме р. Оби близ научно-исследовательской станции Кайбасово, 18.08.2017. Ведущие виды: 1 – *Physcomitrella patens*, 2 – *Riccia cavernosa*, 3 – *Riccia frostii* (женское слоевище), 4 – *R. frostii* (мужское слоевище). Автор Г. С. Таран

Fig. 1. The coenose of the *Riccio-Physcomitrelletum riccietosum frostii* (var. *Bryum violaceum*) in the Ob River floodplain near the Kaibasovo Research Station, 18.08.2017. Leading species: 1 – *Physcomitrella patens*, 2 – *Riccia cavernosa*, 3 – *Riccia frostii* (female thallus), 4 – *R. frostii* (male thallus). By G. S. Taran



Рис. 2. Ценоз асс. *Bryetum argenteo-violacei* (см. табл. 2, оп. 4) в пойме р. Оби близ научно-исследовательской станции Кайбасово, 27.09.2021. Автор Г. С. Таран

Fig. 2. The *Bryetum argenteo-violacei* coenose (see Table 2, relevé 4) in the Ob River floodplain near the Kaibasovo Research Station, 27.09.2021. By G. S. Taran

Bardat, Hauguel, 2002; Puglisi, Privitera, 2012) либо *Psoretea decipientis* Mattick ex Follmann 1974 (Marstaller, 2010, 2013; Alataş, 2018). Гораздо реже пор. *Funarietalia hygrometricae* и союз *Physcomitrellion* включались в класс *Funarietalia hygrometricae* von Hübschmann 1957 (Schubert, 2009). Ныне принято, что *Barbuletea unguiculatae* – синоним класса *Psoretea decipientis* Mattick ex Follmann 1974 (Marstaller, 2008, 2010, 2013; Alataş, 2018; Parolly et al., 2018; Poponessi et al., 2018).

В недавней сводке по растительности Европы (Mucina et al., 2016) структура ряда классов моховой растительности была существенно пересмотрена. Эту ревизию выполнила лишеносоциолог Н. Bültmann. Она изъяла из класса *Psoretea decipientis* пор. *Funarietalia hygrometricae*, а из него, в свою очередь, союз *Physcomitrellion patentis*, переместив его в пор. *Diplophylletalia albicantis* Philippi 1963 класса *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis* Ježek et Vondráček 1962. Н. Bültmann не привела веских доводов в пользу своих перестановок. Пор. *Diplophylletalia albicantis* она характеризует как объединяющий «тенелюбивые и субгигрофильные моховые (иногда с лишайниками) сообщества на кислых почвах и выветрелых поверхностях влажных силикатных пород»: “Sciophilous and sub-hygrophilous bryophyte communities occasionally with lichens on acidic soil and weathered surfaces of moist siliceous rocks” (Mucina et al., 2016: 245).

Союз *Physcomitrellion patentis* не соответствует этому определению. Ценозы асс. *Riccio-Physcomitrelletum*, служащей голотипом союза *Physcomitrellion*, светолюбивы, они развиваются на открытых солнцу берегах. Эти берега затопляются полыми водами, имеющими реакцию от субнейтральной до слабощелочной. На таежных отрезках Обь-Иртышской поймы, где ценозы асс. *Riccio-Physcomitrelletum* весьма обычны, значения pH воды с лета до осени ва-

рьируют (Михайлова и др., 1988) от 7,03 до 7,66 на нижнем Иртыше (отрезок от г. Тобольска до г. Ханты-Мансийска), от 6,67 до 7,56 на средней Оби (отрезок от с. Александровское до с. Белогорье). На р. Оби в створе НИС Кайбасово в 2018 г. pH воды с мая по сентябрь менялось от 7,5 до 8,9 (Krickov et al., 2021). Субстраты, на коих развиваются ценозы ассоциаций *Riccio-Physcomitrelletum* и *Bryetum argenteo-violacei*, можно отнести, согласно классификации А. И. Шепелева (Шепелев, Шепелева, 1995), к аллювиальным песчаным примитивным дерновым почвам. В пределах Томской области замерялись значения pH водных суспензий, взятых из этих почв вдоль русла Оби: на среднетаежном отрезке (Александровский район) значение pH составило 6,9, на южнотаежном (Колпашевский район) – 7,3–7,5, на подтаежном (Кожевниковский район) – 7,6–8,0 (Шепелев, Шепелева, 1995).

Таким образом, синтаксономическое положение союза *Physcomitrellion* остается дискуссионным. Выяснение данного вопроса мы оставляем за рамками данной статьи: для его решения требуются в достаточном числе пойменные бриоописания из разных регионов (особенно Сибири и Дальнего Востока), которых к настоящему времени нет. По этой причине мы предпочитаем держаться устоявшихся представлений о союзе *Physcomitrellion patentis* и вслед за большинством бриосоциологов (Cortini Pedrotti, Aleffi, 1990; Bardat, Hauguel, 2002; Puglisi, Privitera, 2012; Marstaller, 2013) включаем его в пор. *Funarietalia hygrometricae* и класс *Psoretea decipientis*. Ревизия класса *Psoretea decipientis*, выполненная лишеносоциологом Н. Bültmann (Mucina et al., 2016), на наш взгляд, неубедительна, поскольку не снабжена ни синоптическими таблицами, которые могли бы пояснить ее новации, ни даже списками диагностических видов ревизованных синтаксонов.

Закключение

Описанная в настоящей статье ассоциация *Bryetum argenteo-violacei* Dyachenko et Taran ass. nov. – первый в мировой литературе брио-синтаксон, в котором с высокими постоянством и проективным покрытием указывается *Bryum*

violaceum. Впервые бриоценозы с весомым участием *Bryum violaceum* найдены не на пахотных землях, что характерно для стран зарубежной Европы, а в природных экотопах. Представляется весьма интересным дальнейшее изучение этих сообществ на территории России.

Список литературы / References

Игнатов М. С. (отв. ред.) (2018) *Флора мхов России. Том 4. Bartramiales – Aulacomniales*. М., Товарищество научных изданий КМК, 543 с. [Ignatov M. S. (Editor-in-Chief) (2018) *Moss flora of Russia. Volume 4. Bartramiales – Aulacomniales*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 543 p. (in Russian)]

Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. (1985) *Растительный покров Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск, Наука, 251 с. [Ilyina I. S., Lapshina E. I., Lavrenko N. N., Meltser L. I., Romanova E. A., Bogoyavlenskiy B. A., Makhno V. D. (1985) *Vegetation cover of West Siberian Plain*. Novosibirsk, Nauka, 251 p. (in Russian)]

Михайлова Л. В., Уварова В. И., Бархович О. А. (1988) Особенности ионного состава и минерализации воды р. Обь и некоторых ее притоков. *Водные ресурсы*, 3: 25–35 [Mikhailova L. V., Uvarova V. I., Barkhovich O. A. (1988) Water ionic composition and mineralization in the Ob River and some its tributaries. *Water Resources*, 3: 25–35 (in Russian)]

Таран Г. С. (2001) Ассоциация *Суперо-Limoselletum* (Oberd. 1957) *Korneck* 1960 (*Isoëto-Nanojuncetea*) в пойме средней Оби. *Растительность России*, 1: 43–56 [Taran G. S. (2001) Association *Суперо-Limoselletum* (Oberd. 1957) *Korneck* 1960 (*Isoëto-Nanojuncetea*) in the middle Ob River floodplain. *Vegetation of Russia* [Rastitel'nost' Rossii], 1: 43–56 (in Russian)]

Таран Г. С. (2005a) Новая ассоциация пойменного эфемеретума – *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* ass. nov. (*Isoëto-Nanojuncetea*). *Биологические ресурсы и природопользование*. Вып. 8. Сургут, Дефис, с. 66–72 [Taran G. S. (2005a) New association of floodplain ephemeral vegetation – *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* ass. nov. (*Isoëto-Nanojuncetea*). *Biological resources and nature management*. Issue 8. Surgut, Defis, p. 66–72 (in Russian)]

Таран Г. С. (2005b) Находка асс. *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum* (*Barbuletea unguiculatae*) в пойме нижнего Иртыша. *Биологические ресурсы и природопользование*. Вып. 8. Сургут, Дефис, с. 154–159 [Taran G. S. (2005b) Find of ass. *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum* (*Barbuletea unguiculatae*) in lower Irtysh floodplain. *Biological resources and nature management*. Issue 8. Surgut, Defis, 154–159 (in Russian)]

Таран Г. С. (2019) Пойменный эфемеретум р. Оби в лесостепной зоне Западной Сибири. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 12 (1): 15–31 [Taran G. S. (2019) Ephemeral wetland vegetation of the Ob River in the forest-steppe zone of Western Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 12 (1): 15–31 (in Russian)]

Таран Г. С., Тюрин В. Н., Дьяченко А. П. (2018) О двух ассоциациях аллювиальной растительности реки Оби (Томская область). *Фиторазнообразие Восточной Европы*, 12 (2): 153–169 [Taran G. S., Tyurin V. N., Dyachenko A. P. (2018) About two associations of the Ob River alluvial vegetation, Tomsk Region. *Phytodiversity of Eastern Europe* [Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy], 12 (2): 153–169 (in Russian)]

Черепанов С. К. (1995) *Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)*. СПб., Мир и Семья-95, 992 с. [Czerepanov S. K. (1995) *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*. St. Petersburg, Mir i Semya-95, 992 p. (in Russian)]

Шепелев А. И., Шепелева Л. Ф. (1995) Принципы эколого-хозяйственной оценки пойменных земель: почвенно-генетические аспекты. *Проблемы региональной экологии*. Вып. 5. Томск, Изд-во «Красное знамя», с. 1–152 [Shepelev A. I., Shepeleva L. F. (1995) The concepts of ecologo-economical estimation of flood plain lands: soil-genetical aspects. *Problems of regional ecology*. Issue 5. Tomsk, “Krasnoye Znamya” Publishing, p. 1–152 (in Russian)]

Alataş M. (2018) Checklist of Turkish bryophyte vegetation. *Botanica Serbica*, 42 (2): 173–179

Andriušaitytė D., Jukonienė I. (2010) Mosses with specialized asexual propagules in arable fields of Lithuania. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, Suppl. 2: 121–132

Bardat J., Hauguel J.-C. (2002) Synopsis bryosociologique pour la France. *Cryptogamie, Bryologie*, 23 (4): 279–343

Berg C., Schwager P., Pörtl M., Dengler J. (2016) Plot sizes used for phytosociological sampling of bryophyte and lichen micro-communities. *Herzogia*, 29 (2): 654–667

Bisang I., Schnyder N., Bergamini A. (2021) Are agri-environment schemes beneficial to arable specialist bryophytes in Switzerland? *Field Bryology*, 125: 50–59

Callaghan D. A., Ashton P. A. (2008) Bryophyte distribution and environment across an oceanic temperate landscape. *Journal of Bryology*, 30 (1): 23–35

Cortini Pedrotti C., Aleffi M. (1990) Associazioni di briofite e di alghe dei Laghi Idro e Terlago (Italia settentrionale). *Documents Phytosociologiques, Nouvelle série*, 12: 265–272

Diekjobst H., Ant H. (1970) Die Schlammbodenvegetation am Möhnesee in den Jahren 1964 und 1969. *Dortmunder Beiträge zur Landeskunde*, 4: 3–17

Hofmann H., Schröder W. (2014) *Bryum violaceum* Crundw. & Nyholm. *Moosflora der Schweiz*. Swissbryophytes Working Group (Hrsg.), www.swissbryophytes.ch, compiled 27/11/2020 (date of access: 26.11.2022)

Hübschmann A. von (1957) Kleinmoosgesellschaften extremster Standorte. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 6/7: 130–146

Hübschmann A. von (1986) *Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas*. Berlin-Stuttgart, J. Cramer, 413 p.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. (2006) Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*, 15: 1–130

Janovicová K., Kubinská A. (2003) Spoločenstvá machorastov biotopov periodicky obnažených dien v oblasti Bratislavy. *Bulletin Slovenskej botanickej spoločnosti, Bratislava*, 25: 39–44

Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andrejeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S. (2009) Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia. *Arctoa*, 18: 1–64

- Krickov I. V., Serikova S., Pokrovsky O. S., Vorobyev S. N., Lim A. G., Siewert M. B., Karlsson J. (2021) Sizable carbon emission from the floodplain of Ob River. *Ecological Indicators*, 131: 108164
- Marstaller R. (2008) Moosgesellschaften der Bleicheröder Berge (Landkreise Nordhausen und Eichsfeld). 127. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens. *Hercynia N. F.*, 41: 39–61
- Marstaller R. (2009) Die Moosvegetation des Naturschutzgebietes “Muschelkalkhänge zwischen Lieskau, Köllme und Bennstedt” bei Halle (Sachsen-Anhalt). *Mitteilungen zur floristischen Kartierung in Sachsen-Anhalt (Halle)*, 14: 3–32
- Marstaller R. (2010) Moosgesellschaften in der Porphyrkuppenlandschaft bei Halle/S. (Sachsen-Anhalt). *Hercynia N. F.*, 43: 19–70
- Marstaller R. (2013) Die Moose und Moosgesellschaften des Naturschutzgebietes „Brembacher Weinberge“ bei Kleinbrembach (Landkreis Sömmerda). 156. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens. *Vernate*, 32: 153–173
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberova K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Guerra A. S., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. (2016) Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19 (Suppl. 1): 3–264
- Parolly G., Qasimov T., Kürschner H. (2018) *Riccia lamellosa* Raddi (*Marchantiophyta*), a new record for Azerbaijan. *Cryptogamie, Bryologie*, 39 (2): 163–168
- Poponessi S., Aleffi M., Maneli F., Venanzoni R., Gigante D. (2018) Bryophytic vegetation of fragile and threatened ecosystems: the case of the Mediterranean temporary ponds in inland Central Italy. *Plant Sociology*, 55 (1): 31–44
- Preston C. D., Hill M. O., Porley R. D., Bosanquet S. D. S. (2010) Survey of the bryophytes of arable land in Britain and Ireland 1: a classification of arable field assemblages. *Journal of Bryology*, 32 (2): 61–79
- Puglisi M., Privitera M. (2012) A synopsis of the Italian bryophyte vegetation. *Cryptogamie, Bryologie*, 33 (4): 357–382
- Schlüsslmayr G. (2001) The bryophyte vegetation of the Leithagebirge in Burgenland (Austria). *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich*, 138: 65–93
- Schäfer-Verwimp A. (2009) Neue bemerkenswerte Moosfunde aus dem südlichen Baden-Württemberg, II. *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg*, 165 (1): 187–234
- Schubert R. (2009) Synopsis der Moosgesellschaften Sachsens-Anhalts. *Schlechtendalia*, 18: 1–158
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. (2021) International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition. *Applied Vegetation Science*, 24 (1): e12491
- Vorobyev S. N., Pokrovsky O. S., Kirpotin S. N., Kolesnichenko L. G., Shirokova L. S., Manasypov R. M. (2015) Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course. *Applied Geochemistry*, 63: 133–145
- Westhoff V., van der Maarel E. (1978) The Braun-Blanquet approach. *Classification of Plant Communities*. Whittaker R. H. (ed.) The Hague, Dr W. Junk bv Publishers, p. 287–399
- Zolotov V. I. (2006) On systematics and distribution of some species of *Bryum* (*Bryaceae*, *Bryophyta*) in Russia. *Arctoa*, 15: 155–162

EDN: HZZHYH

УДК 582.475:581.33–021.3(1–924.7)

Ecological Features of Pollen Dispersal in Populations of *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba Mountain Crimea

Vladimir P. Koba,
Olesya O. Korenkova* and Nikita A. Makarov
*The Nikitsky Botanical Gardens –
National Scientific Center of the RAS
Russian Federation, Yalta*

Received 19.07.2022, received in revised form 09.03.2023, accepted 27.03.2023

Abstract. Pollen emission and dispersal is the major stage of the reproductive cycle of anemophilous plants critical for sustaining their natural populations. Qualitative and quantitative characteristics of pollen determine the efficiency of seed formation, stability of generational change and maintenance of intraspecific diversity. This paper studies the process of pollen flight in connection with the dynamics of growth conditions in natural populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains. Methods of forest inventory and phenological observations were used. Some features of the pollen emission phenophase in the western and eastern coastal habitats of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains were revealed. It has been established that in the natural populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains, the onset of pollination occurs in late April – early May. In the western areas, this process begins earlier in comparison with the eastern ones. It was revealed that the pollination phenophase changes with an increase in the altitude of the forest stands; in the upper zone, it occurs later and increases in duration. The sum of active temperatures above 5° at the beginning of *P. brutia* var. *pityusa* pollination in its coastal growth area varies within 467°–493° in the western territories, and from 418° to 439° in the eastern territories. Based on the analysis of the long-term data on average monthly temperatures in spring, trends to their increase were revealed. The total increase in the average monthly temperature in April was 1.3° in the western territories based on 190 years of observations, and in the eastern territories this parameter has increased by 2.0° over 140 years. A significant change in the temperature regimen within a lifespan of individual trees affects the state and demographic structure of populations. A further increase in temperature can cause phenological divergence – a shift of the bioecological optimums of pollen flight and the receptive phase of the female cone for an unpredictable

© Siberian Federal University. All rights reserved

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

* Corresponding author E-mail address: o.o.korenkova@mail.ru

ORCID: 0000-0002-2144-0836 (Koba V.); 0000-0001-6482-7312 (Korenkova O.); 0009-0009-0536-4747 (Makarov N.)

time period, which reduces the chances of implementing the subsequent stages of the reproductive cycle. Taking into account these phenomena, a critical situation is currently developing in the eastern part of the natural populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains.

Keywords: *P. brutia* var. *pityusa*, populations, phenology, pollen, distribution, reproductive system.

Acknowledgements. The work was supported by the Russian Science Foundation grant № 22–24–20128.

Citation: Koba V.P., Korenkova O.O., Makarov N.A. Ecological features of pollen dispersal in populations of *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba Mountain Crimea. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 164–177. EDN: HZZHYH



Экологические особенности распространения пыльцы в популяциях *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba Горного Крыма

В. П. Коба, О. О. Коренькова, Н. А. Макаров

Никитский ботанический сад –
Национальный научный центр РАН
Российская Федерация, Ялта

Аннотация. Вылет и распространение пыльцы является важнейшим этапом репродуктивного цикла различных видов анемофильных растений и играет существенную роль в процессах естественного воспроизводства их природных популяций. Ее качественные и количественные характеристики определяют эффективность формирования семян, стабильность смены поколений и поддержания внутривидового разнообразия. В работе приведены результаты исследований особенностей распространения пыльцы в связи с динамикой условий произрастания в природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма. При проведении исследований использовали методы таксации и фенологических наблюдений. Выявлены некоторые особенности прохождения фенофазы пыления в западной и восточной части распространения *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму. Установлено, что в природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма начало высыпания и распространения пыльцы происходит в конце апреля – начале мая. В западных территориях произрастания этот процесс начинается раньше в сравнении с восточными. Выявлено изменение фенофазы пыления с увеличением высоты местопроизрастания древостоев, в верхнем поясе она наступает позже и увеличивается по продолжительности. Сумма активных температур выше 5° в период начала пыления в прибрежной зоне произрастания *P. brutia* var. *pityusa* в западных территориях изменяется в пределах 467°–493°, в восточных варьирует от 418° до 439°. На основе анализа многолетних данных выявлены тенденции повышения среднемесячных температур весеннего периода. Общий рост среднемесячной температуры апреля в течение 190 лет в западных территориях проведения наблюдений составил 1,3°, в восточных этот показатель

за 140 лет увеличился на 2,0°. Значительное изменение температурного режима во временных масштабах, сопоставимых с продолжительностью жизни отдельных деревьев, оказывает влияние на состояние и демографическую структуру популяций. Дальнейший рост температур может вызвать фенологическую дивергенцию – смещение во времени биоэкологических оптимумов лета пыльцы и рецептивной фазы женской шишки на неопределенный срок, что снижает возможности реализации последующих этапов репродуктивного цикла. С учетом данных явлений наиболее кризисная ситуация в настоящее время складывается в восточной части природных популяций *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма.

Ключевые слова: *P. brutia* var. *pityusa*, популяции, фенология, пыльца, распространение, репродуктивная сфера.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 22–24–20128.

Цитирование: Коба В. П. Экологические особенности распространения пыльцы в популяциях *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba Горного Крыма / В. П. Коба, О. О. Коренькова, Н. А. Макаров // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 164–177. EDN: HZZHYH

Введение

Вылет и распространение пыльцы является важнейшим этапом репродуктивного цикла различных видов анемофильных растений и играет существенную роль в процессах естественного воспроизводства их природных популяций. Ее качественные и количественные характеристики определяют эффективность формирования семян, стабильность смены поколений и поддержания внутривидового разнообразия (Sonstebo et al., 2018). Особое значение это имеет для редких и исчезающих видов растений, к которым относится *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba (Красная книга..., 2008). Произрастая в приморской зоне Черноморского побережья, данный вид, как в прошлом, так и в настоящее время, в значительной степени подвержен негативному антропогенному воздействию. Физическое уничтожение и сокращение площади произрастания оказывают влияние на демографическую структуру и процессы репродукции природных популяций *P. brutia* var. *pityusa*. В настоящее время усиление деструктивных явлений в определенной степени

связано с глобальным изменением климата и техногенным загрязнением природной среды (Vergotti et al., 2019; López-Orozco et al., 2021; Dias et al., 2022).

Изменение погодных условий в период лета пыльцы, их отклонение от нормы, могут оказать существенное влияние на эффективность опыления, снизить возможности успешного развития последующих этапов репродуктивного цикла. Поэтому сегодня важное значение приобретают исследования, связанные с изучением специфики процессов лета пыльцы, продолжительности периода ее пребывания и дальности переноса в воздушной среде. Анализ погодных условий в период лета пыльцы, сравнение их характеристик с многолетними средними показателями позволяют оценить тенденции изменения состояния генеративной сферы растений, развитие которой адаптировано к экологическим условиям естественного ареала произрастания, где флуктуация отдельных факторов не превышает уровень эволюционно сложившейся толерантности индивидов при прохождении отдельных этапов онтогенеза.

Цель исследований состояла в проведении фенологических наблюдений развития мужской репродуктивной сферы, оценке особенностей влияния погодных условий на вылет пыльцы *P. brutia* var. *pityusa* природных популяций Горного Крыма.

Объекты и методы исследования

Исследования проводили в природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма в период с 2020 по 2022 гг. Для изучения фенологии пыления с использованием методов лесной таксации (Вагин, Ушаков, 1978; Анучин, 1982) были заложены пробные площади по четырем гипсометрическим профилям в западной части южного макросклона Главной гряды Крымских гор на мысе Айя, в урочищах Аязьма и Батилиман и восточной на г. Караул-Оба и в урочище Новый Свет (рис. 1). В урочище Аязьма пробные площади расположены на высотах 50 м, 180 м, и 290 м н.у.м., в Батилимане – 50 м и 120 м н.у.м.,

на г. Караул-Оба – 40 м, 70 м и 120 м н.у.м., в урочище Новый Свет – 50 м, 100 м и 140 м н.у.м. Все пробные площади имели юго-восточную экспозицию с крутизной склонов 10° – 15° .

На пробных площадях было выбрано по 10 модельных деревьев в каждой. В апреле – мае 2022 г. изучали особенности вылета и распространения пыльцы *P. brutia* var. *pityusa* в природных популяциях Горного Крыма. По модельным деревьям анализировали состояние микростробилов с момента начала их раскрывания до полного высыпания пыльцы. В масштабах насаждений проводили общую оценку фенологии вылета пыльцы (Елагин, 1961). С использованием данных метеорологических станций г. Севастополя и г. Феодосии анализировали влияние погодных условий на фенологию пыления древостоев *P. brutia* var. *pityusa*. Результаты наблюдений обрабатывали, применяя методы вариационной статистики (Лакин, 1990).

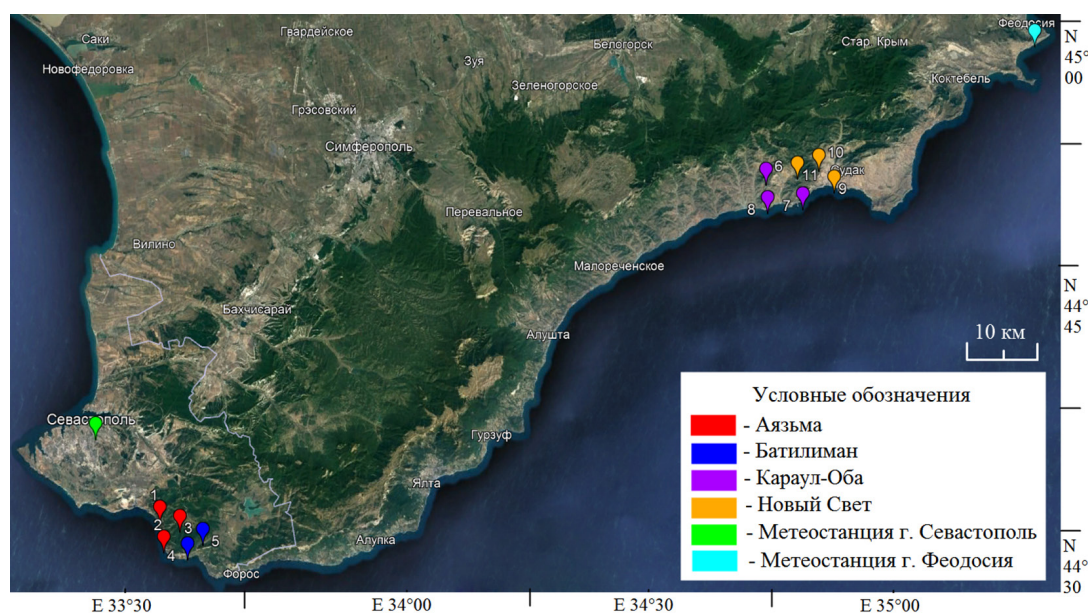


Рис. 1. Карто-схема размещения пробных площадей фенологических наблюдений в насаждениях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма

Fig. 1. Map of trial plots for phenological observations in populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains

Результаты и обсуждение

Формирование микростробилов и продуцирование пыльцы у *P. brutia* var. *pityusa*, как и у других видов сосен, начинает происходить в возрасте 10–15 лет и продолжается практически до конца жизненного цикла растений, включая синильную стадию онтогенеза (Некрасова, 1957а, 1957б, 1960; Санников, 1992; Николаева, 2002). В природных популяциях наблюдается половой диморфизм по типу сексуализации растений – одни деревья в большей степени формируют микростробилы, другие – мегастробилы. Доля первых в общей структуре составляет 60–70 %, вторых – 20–30 %. При этом растения мужской сексуализации формируют микростробилы на значительной части побегов (50–60 % от общего количества) с достаточно равномерным их распределением по внешней контуре кроны, с некоторым преобладанием с южной ее стороны. Растения женской сексуализации формируют мегастробилы в основном в верхней и средней части кроны. Около 10–15 % деревьев насаждений *P. brutia* var. *pityusa* имеют низкие показатели по образованию как микростробилов, так и мегастробилов. Следует отметить, что проблема полового диморфизма у сосны обыкновенной рассмотрена в работах С.А. Мамаева (1973), Е.Г. Мининой (1975), «Особенности формирования популяции сосны обыкновенной» (1984), В.Л. Черепнина (1980), И.В. Тихоновой (Tikhonova, 2007). Данное явление в насаждениях *P. brutia* var. *pityusa* малоизученно (Самер и др., 2022).

Специфика полового диморфизма, а также климатические и эдафо-орографические условия произрастания оказывают влияние на развитие репродуктивной сферы *P. brutia* var. *pityusa*. Многолетние наблюдения показали, что наиболее важным фактором, лимитирующим развитие микростробилов у *P. brutia*

var. *pityusa*, является уровень влагообеспеченности деревьев (Коба, 2004, 2005). Влияние данного фактора проявляется в пролонгирующем действии: снижение пыльцевой продуктивности насаждений *P. brutia* var. *pityusa* происходит в последующие годы после засушливого периода. Осцилляция уровня пыльцевой продуктивности *P. brutia* var. *pityusa* определяется 10–12-летним циклом динамики режима увлажненности, который, как считают многие специалисты, связан с изменением солнечной активности (Zhu et al., 2022). Более детальный анализ данного явления требует проведения дополнительных длительных исследований.

Формирование женских генеративных структур в насаждениях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма характеризуется меньшей стабильностью. Низкий уровень семенной продуктивности может наблюдаться в течение 5–6 лет, когда шишки формируются на отдельных деревьях в небольшом количестве. В целом периодичность массового семеношения составляет 7–8 лет. У *Pinus sylvestris* L. этот период в зависимости от условий произрастания колеблется от 3–4 до 5–6 лет. В реализации процесса формирования семян важное значение имеют два фактора: благоприятные погодные условия в период лета пыльцы и показатели ее качества. Дождливая погода, повышенная влажность и низкая температура воздуха существенно снижают возможности распространения пыльцы, успешного ее попадания в мегастробилы в период рецептивной фазы. Снижение таксационных характеристик и особенно полноты древостоя также негативно влияет на процессы семеношения, что связано с уменьшением вероятности контакта пыльцы с мегастробилами. Средняя высота и диаметр изучаемых насаждений *P. brutia* var. *pityusa* в урочище Аязьма были $7,4 \pm 0,1$ м и $18,7 \pm 0,2$ см,

возраст – $90,5 \pm 0,5$ лет, полнота – 0,6. В урочище Батилиман данные показатели имели величины: высота – $6,5 \pm 0,1$ м, диаметр – $17,5 \pm 0,3$ см, возраст – $86,3 \pm 0,6$ лет, полнота – 0,4. В восточных территориях, на г. Караул-Оба, средняя высота насаждений составила $4,7 \pm 0,1$ м, диаметр $18,2 \pm 0,2$ см, возраст – $92,1 \pm 0,6$ лет, полнота – 0,3. В урочище Новый Свет данные показатели были: высота – $6,8 \pm 0,1$ м, диаметр – $21,1 \pm 0,4$ см, возраст – $108,2 \pm 0,4$ лет, полнота – 0,5. Очевидно, большая изреженность и фрагментированность насаждений урочища Батилиман и г. Караул-Оба являются главными причинами их низкой семенной продуктивности.

Весной 2022 г. фенологические фазы растрескивания микростробилов и начала вылета пыльцы ранее всего наблюдались в урочище Батилиман. В древостоях нижней границы произрастания *P. brutia* var. *pityusa* на высоте 50 м н.у.м. это явление начиналось 24 апреля (рис. 2). Пыление прошло в течение 4–5 дней. При этом отмечалась достаточно высокая хронологическая синхронность данной фенофазы по отдельным деревьям. В верхней части основного массива насаждений на высоте 120 м н.у.м. вылет пыльцы начался на 4 дня позже и продолжался более длительное

время. Наблюдалось увеличение индивидуальных различий по срокам начала и продолжительности фенофазы пыления. Деревья с шарообразной формой кроны раньше начинали и быстрее завершали пыление в сравнении с деревьями, имеющими форму кроны, которую в той или иной степени можно было характеризовать как пирамидальную.

В урочище Аязьма вылет пыльцы проходил несколько позже. В прибрежной границе древостоев на высоте 50 м н.у.м. первые признаки растрескивания микростробилов и высыпания пыльцы у отдельных деревьев начали проявляться 26 апреля, в центре массива лесов на высоте 180 м н.у.м. данное явление наблюдалось 29 апреля, и позже всего оно проходило в верхней части насаждений *P. brutia* var. *pityusa* на высоте 290 м н.у.м. – 1 мая. При этом с повышением высоты над уровнем моря увеличивалась продолжительность фазы пыления и дифференциация деревьев по срокам начала и длительности пыления. Следует отметить, что если в урочище Батилиман это в большей степени было связано с индивидуальными различиями формы кроны, то в урочище Аязьма более заметное влияние оказывало расположение дерева в пологе древостоя. У деревьев верхнего

Местополож. ПП	Высота н.у.м., м	24.04	25.04	26.04	27.04	28.04	29.04	30.04	01.05	02.05	03.05	04.05	05.05	06.05	07.05	08.05	09.05	10.05	11.05	12.05	13.05	14.05	15.05
Аязьма	50																						
	180																						
	290																						
ур. Батилиман	50																						
	120																						
г. Караул-Оба	40																						
	70																						
	120																						
Новый Свет	50																						
	100																						
	140																						

Рис. 2. Фенология лета пыльцы в природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма

Fig. 2. Phenology of pollen flight in natural populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains

яруса в результате увеличения освещенности кроны пыление наступало раньше. Очевидно, в условиях изреженных насаждений урочища Батилиман на открытых пространствах в большей степени реализуется фенотипическое разнообразие деревьев по форме кроны. С увеличением сомкнутости древостоя, при повышении внутривидовой конкуренции, биоэкологическая дифференциация индивидов в основном связана с интенсивностью их роста и развития.

Объясняется это следующим образом. Различия пыльцевого режима отдельных деревьев в условиях открытого пространства эволюционно определяют увеличение гетерогенности в компенсации негативных процессов изреживания древостоев, снижения их численности. Экологическая составляющая возрастания гетерогенности в данной ситуации способствует повышению устойчивости изреженных древостоев к абиотическим факторам, когда при резком нарушении структуры и состава растительного сообщества происходит деградация биоценотической среды и возрастает лимитирующее внешнее воздействие. В древостое с высокой сомкнутостью дифференциация пыльцевого режима в большей степени имеет синэкологическую составляющую в поддержании устойчивого развития популяции, когда приоритет в развитии процессов репродукции имеют индивиды повышенной энергии роста и конкурентного статуса, в большей степени соответствующие биоценотическим условиям произрастания.

В восточной части распространения *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму фенофаза пыления проходила заметно позже. На г. Караул-Оба на высоте 40 м н.у.м. ее начало наблюдалось 4 мая, продолжительность составила 5–6 дней. С увеличением высоты места произрастания растрескивание микро-стробилов и высыпание пыльцы происходи-

ло с отставанием 1–2 дня с подъемом по высоте на 40–50 м н.у.м., увеличивалась также продолжительность пыления. Анализ общей динамики фенофазы пыления в масштабах всей территории произрастания *P. brutia* var. *pityusa* на г. Караул-Оба выявил достаточно четко выраженную связь начала и интенсивности лета пыльцы с орографическими характеристиками рельефа. На склонах южной экспозиции повышенной крутизны, где существенно возрастает уровень инсоляции (Антюфеев, 2015; Плугатарь и др., 2015), у деревьев *P. brutia* var. *pityusa* фаза пыления наступает раньше и быстрее завершается. В отдельных локалитетах *P. brutia* var. *pityusa*, сформировавшихся в лощинах и оврагах, процесс пыления несколько задерживается и растянут по времени.

Наиболее поздно пыление проходит в насаждениях урочища Новый Свет. Очевидно, это связано с тем, что основная часть массива древостоев *P. brutia* var. *pityusa* здесь находится в амфитеатре котловины, где микроклиматические условия, прежде всего по температурному режиму, значительно отличаются от г. Караул-Оба. В среднем отставание по высотным поясам начала фазы пыления в урочище Новый Свет составляло 2 суток в сравнении с аналогичными показателями в экотопах г. Караул-Оба. При этом отмечался более равномерный режим прохождения фазы пыления, что связано с достаточно однородными орографическими характеристиками и определенной замкнутостью пространства в условиях котловины, способствующего снижению вариации микроклимата в урочище Новый Свет в сравнении с экотопами г. Караул-Оба.

Как показано во многих исследованиях, начало высыпания пыльцы в значительной степени определяется температурным режимом в период ее созревания (Санников и др.,

2008; Корсакова и др., 2020). С использованием данных метеорологических станций г. Севастополя и г. Феодосии было установлено, что начало фенофазы пыления в прибрежной зоне на высоте 50 м н.у.м. в урочище Аязма проходило при сумме активных температур выше 5° – 493° . В урочище Батилиман на той же высоте над уровнем моря данное явление наблюдалось при 467° . На г. Караул-Оба и в урочище Новый Свет на пробных площадях прибрежной зоны начало фазы пыления проходило при сумме активных температур выше 5° , 418° и 439° соответственно. Таким образом, в условиях восточных территорий произрастания *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму, где среднегодовая температура ниже в сравнении с западными (среднегодовая температура в Феодосийском районе на $1,2^{\circ}$ ниже в сравнении с Севастопольским), процессы формирования мужских репродуктивных структур более адаптированы к низким температурам и их развитие проходит при меньшей сумме активных температур, в сравнении с насаждениями западной части. Таким образом, если бы фенофаза на западном и восточном макросклонах наступала при близких суммах активных температур, то различия в сроках между ними были бы еще больше. Адаптация развития генеративной сферы различных видов сосны к температурному режиму конкретных условий произрастания рассмотрена в работах некоторых исследователей (Земляной, 1971; Подгорный, Ругузов, 1979; Некрасова, 1983; Efimov, Komarovskaya, 2015).

Анализируя в целом тепловой режим в весенние месяцы в период лета пыльцы в насаждениях *P. brutia* var. *pityusa*, следует отметить некоторые тенденции изменения температурного фона в последние десятилетия. В западной части произрастания насаждений *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму

среднемесячные показатели температур по десятилетиям для апреля характеризуются устойчивой тенденцией роста за последние 190 лет (рис. 3). В третьем десятилетии XIX в. среднемесячная температура апреля составляла $9,5^{\circ}$, в последнем десятилетии нашего столетия она достигла величины $10,8^{\circ}$. В абсолютном выражении данный показатель увеличился на $1,3^{\circ}$, в относительных величинах на 14 %. Если оценивать скорость роста средней температуры апреля, то она составляет $0,07^{\circ}$, или 0,72 % за десятилетие. Для мая данные характеристики имеют не столь устойчивые тенденции увеличения, хотя общий рост средних температур, особенно в последние десятилетия, просматривается достаточно четко.

Для восточных территорий произрастания *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму метеонаблюдения охватывают менее длительный период – 140 лет (рис. 4). Однако тенденции, выявленные в западной части распространения *P. brutia* var. *pityusa*, здесь проявляются более значительно. Во второй половине XIX в. среднемесячная температура апреля в восточной части Горного Крыма составляла $9,5^{\circ}$, в последнем десятилетии XXI столетия она была $11,5^{\circ}$. В абсолютном выражении увеличение составило $2,0^{\circ}$, в относительных величинах – 21,1 %. Скорость роста данного показателя за десятилетие составила $0,14^{\circ}$, или 1,51 %, то есть в два раза выше, чем это происходило в западных территориях произрастания *P. brutia* var. *pityusa*. Средние температуры мая, так же как и в западном районе, характеризуются меньшей стабильностью, для них также отмечается достаточно устойчивый рост в последние десятилетия.

Очевидно, столь значительные различия изменения температурного режима изучаемых районов в весенние месяцы связаны с особенностями расположения береговой

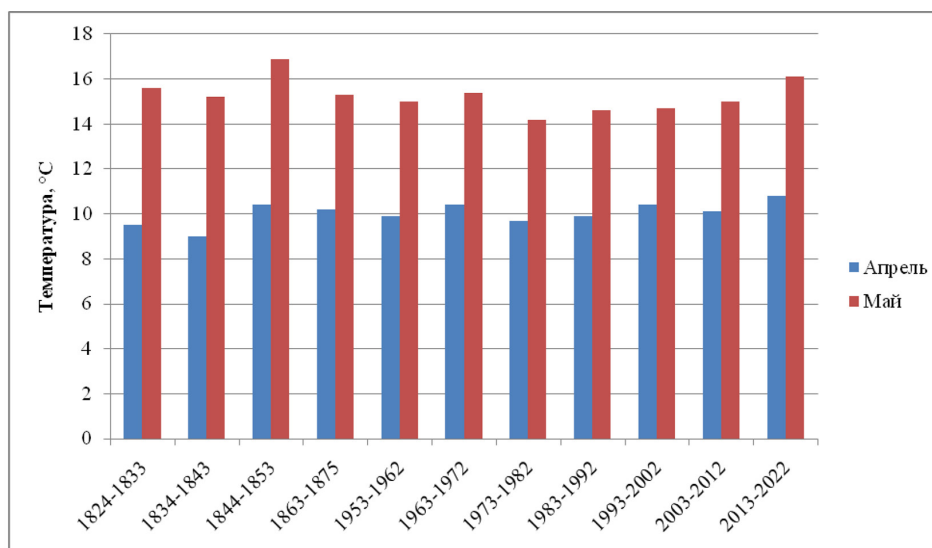


Рис. 3. Среднемесячные показатели температур по десятилетиям в западной части насаждений *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму

Fig. 3. Monthly average temperatures over decades in the western part of *P. brutia* var. *pityusa* populations in the Crimean Mountains

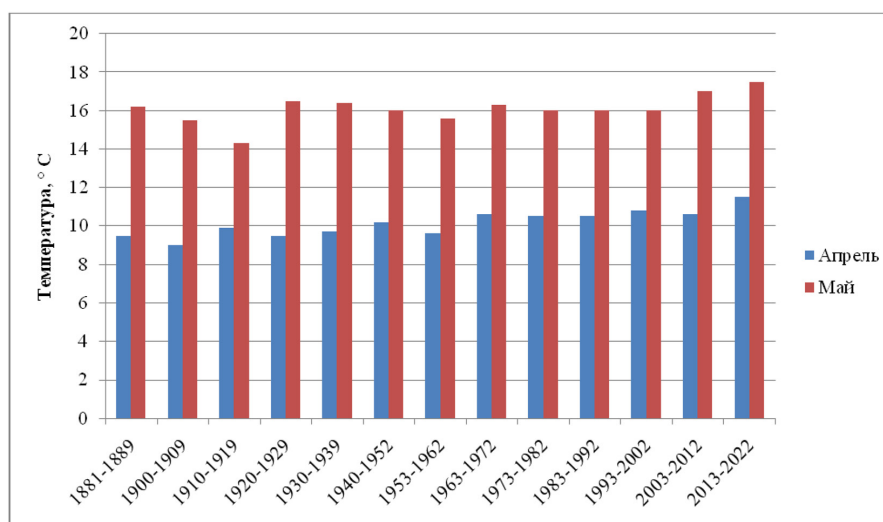


Рис. 4. Среднемесячные показатели температур по десятилетиям в восточной части насаждений *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму

Fig. 4. Average monthly temperatures over decades in the eastern part of *P. brutia* var. *pityusa* populations in the Crimean Mountains

линии Черного моря. Севастопольский район имеет береговую линию, значительно выступающую в море, береговой шельф здесь характеризуется резким увеличением глубин. Весной остывшие в зимний период водные

массы морской среды оказывают значительное влияние на температурный режим прибрежной зоны, снижая уровень и перепады температур. В восточном районе проведения наблюдений подводный рельеф имеет более

пологие склоны, береговая линия изогнута вовнутрь территории полуострова. В целом в восточном Крыму увеличивается континентальность климата (Горбунов и др., 2020). Влияние моря здесь менее значительно, что определяет более высокий уровень флуктуации температур в весенний период.

Анализируя возможные последствия изменения температурного режима для развития генеративной сферы *P. brutia* var. *pityusa*, следует отметить, что данный фактор оказывает наиболее активное влияние на начало и продолжительность лета пыльцы. Значительное его изменение во временных масштабах, сопоставимых с продолжительностью жизни отдельных деревьев, оказывает влияние на состояние и демографическую структуру популяций. В процессе реализации генетической программы онтогенеза в рамках одного поколения резко снижается возможность успешной адаптации популяций к флуктуации факторов внешней среды, уровень которой может превышать эволюционно обусловленную толерантность вида. В данной ситуации механизмы адаптации реализуются в процессе естественного отбора, определяющего выживание индивидов последующих поколений, наиболее соответствующих новым условиям произрастания.

Вторым наиболее важным явлением, связанным с увеличением температур, может быть «хронологический сбой» фенологии пыления и рецептивной фазы женской шишки. Развитие мужской генеративной сферы более чувствительно к действию факторов внешней среды в сравнении с женской (Геодакян, 1977, 1993; Chropenova et al., 2016). При дальнейшем росте температур не исключается временная фенологическая дивергенция, когда формирование мужских репродуктивных структур будет значительно опережать развитие женских, и фенофазы пыления и рецептивного

состояния мегастробилов будут «разведены» во времени настолько, что пыльца в период лета не сможет попасть в еще нераскрывшийся мегастробил. В настоящее время как фактор, снижающий возможности успешного опыления, он, безусловно, действует, хотя бы на уровне смещения во времени биоэкологических оптимумов процесса пыления и рецептивной фазы женской шишки.

Оценивая в целом особенности вылета и распространения пыльцы *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму, можно констатировать, что негативные явления в развитии репродуктивной сферы, связанные с выявленной тенденцией повышения температур весеннего периода, в большей степени будут возрастать в восточной части территории ее произрастания. Снижение репродуктивного потенциала при всевозрастающем антропогенном прессинге может привести в достаточно короткий срок к полной деградации и исчезновению насаждений *P. brutia* var. *pityusa* на г. Караул-Оба и в урочище Новый Свет.

Заключение

В природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма начало высыпания и распространения пыльцы происходит в конце апреля – начале мая. В западных территориях произрастания этот процесс начинается раньше в сравнении с восточными. Выявлено изменение фенофазы пыления с увеличением высоты местопроизрастания древостоев, в верхнем поясе она наступает позже и увеличивается по продолжительности. Сумма активных температур выше 5° начала пыления в прибрежной зоне произрастания *P. brutia* var. *pityusa* в западных территориях изменяется в пределах 467°–493°, в восточных варьирует от 418° до 439°. На основе анализа многолетних данных

по характеристике среднемесячных температур весеннего периода выявлены тенденции их заметного повышения, особенно в последние десятилетия. Общий рост среднемесячной температуры апреля в течение 190 лет в западных территориях проведения наблюдений составил 1,3°, в восточных этот показатель за 140 лет увеличился на 2,0°. Значительное изменение температурного режима во временных масштабах, сопоставимых с продолжительностью жизни отдельных деревьев, оказывает влияние на состояние

и демографическую структуру популяций. Дальнейший рост температур может вызвать фенологическую дивергенцию – смещение во времени биоэкологических оптимумов лета пыльцы и рецептивной фазы женской шишки на неопределенный срок, что снижает возможности реализации последующих этапов репродуктивного цикла. С учетом данных явлений наиболее кризисная ситуация в настоящее время складывается в восточной части природных популяций *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма.

Список литературы / References

- Анучин Н.П. (1982) *Лесная таксация*. М., Лесная промышленность, 512 с. [Anuchin N.P. (1982) *Forest inventory*. Moscow, Lesnaya promyshlennost', 512 p. (in Russian)]
- Антюфеев В.В. (2015) Агроклиматический потенциал субтропического садоводства в Крыму. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*, 4: 185–188 [Antyufeev V.V. (2015) Agroclimatic potential of subtropical gardening in Crimea. *News of the Orenburg State Agrarian University* [Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 4: 185–188 (in Russian)]
- Вагин А.В., Ушаков А.И. (1978) *Лесная таксация и лесоустройство*. М., Лесная промышленность, 368 с. [Vagin A. V., Ushakov A. I. (1978) *Forest inventory and forest management*. Moscow, Lesnaya promyshlennost', 368 p. (in Russian)]
- Геодакян В.А. (1977) Количество пыльцы как показатель эволюционной пластичности перекрестноопыляющихся растений. *Доклады Академии наук СССР*, 234(6): 1460–1463 [Geodakyan V.A. (1977) Pollen amount as an indicator of the evolutionary plasticity of cross-pollinating plants. *Reports of the Academy of Sciences of the USSR* [Doklady Akademii nauk SSSR], 234(6): 1460–1463 (in Russian)]
- Геодакян В.А. (1993) Асинхронная асимметрия (половая и латеральная дифференциация-следствие асинхронной эволюции). *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова*, 43(3): 543–561 [Geodakian V. A. (1993) Asynchronous asymmetry (sexual and lateral differentiation-a consequence of asynchronous evolution). *I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity* [Zhurnal vysshei nervnoi deyatel'nosti im. I. P. Pavlova], 43(3): 543–561 (in Russian)]
- Горбунов Р.В., Горбунова Т.Ю., Дрыгваль А.В., Табунщик В.А. (2020) Изменение температуры воздуха в Крыму. *Социально-экологические технологии*, 10(3): 370–383 [Gorbunov R. V., Gorbunova T. Yu., Drygval A. V., Tabunshchik V. A. (2020) Change of air temperature in Crimea. *Environment and Human: Ecological Studies* [Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii], 10(3): 370–383 (in Russian)]
- Елагин И.Н. (1961) Методика определения фенологических фаз у хвойных. *Ботанический журнал*, 46(7): 985–992 [Elagin I. N. (1961) Method for determining phenological phases in conifers. *Botanical Journal* [Botanicheskii zhurnal], 46(7): 985–992 (in Russian)]

Земляной А. И. (1971) Особенности микроспорогенеза у кедра сибирского на Алтае. *Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологических наук*, 15–3: 51–58 [Zemlyanoy A. I. (1971) Microsporogenesis in Siberian stone pine in Altai. *Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR. Biological Sciences Series* [Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskikh nauk], 15–3: 51–58 (in Russian)]

Коба В. П. (2004) Фенология пыления и пыльцевая продуктивность *Pinus pithyusa* Stev. в Южном Крыму. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*, 90: 37–41 [Koba V. P. (2004) Pollination phenology and pollen productivity of *Pinus pithyusa* Stev. in Southern Crimea. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens* [Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada], 90: 37–41 (in Russian)]

Коба В. П. (2005) Исследование качества пыльцы *Pinus pithyusa* Stev. в естественных древостоях Южного Крыма. *Цитология и генетика*, 39(2): 34–41 [Koba V. P. (2005) Pollen quality study of *Pinus pithyusa* Stev. in natural forest stands of Southern Crimea. *Cytology and Genetics* [Tsitologiya i genetika], 39(2): 34–41 (in Russian)]

Корсакова С. П., Корсаков П. Б., Багрикова Н. А. (2020) Климатогенные изменения и прогноз сроков пыления *Juniperus deltoides* (Cupressaceae). *Наука Юга России*, 16(3): 40–52 [Korsakova S. P., Korsakov P. B., Bagrikova N. A. (2020) Climatogenic changes and forecast of blooming timing of *Juniperus deltoides* (Cupressaceae). *Science in the South Russia* [Nauka Yuga Rossii], 16(3): 40–52 (in Russian)]

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) (2008) Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М. В. Ломоносова; Гл. редкол.: Ю. П. Трутнев и др.; Сост. Р. В. Камелин и др. М., Товарищество научных изданий КМК, 855 с. [Red Book of the Russian Federation (plants and fungi) (2008) Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation; Federal Service for Supervision of Natural Resources; RAS; Russian Botanical Society; M. V. Lomonosov Moscow State University; Main editorial board: Yu. P. Trutnev et al.; Compiler: R. V. Kamelin et al. Moscow, KMK Publishing House, 855 p. (in Russian)]

Лакин Г. Ф. (1990) *Биометрия*. М., Высшая школа, 352 с. [Lakin G. F. (1990) *Biometrics*. Moscow, Vysshaya shkola, 352 p. (in Russian)]

Мамаев С. А. (1973) *Формы внутривидовой изменчивости древесных растений*. М., Наука, 284 с. [Mamaev S. A. (1973) *Forms of intraspecific variability of woody plants*. Moscow, Nauka, 284 p. (in Russian)]

Минина Е. Г. (1975) Пол у сосны обыкновенной. *Вопросы физиологии половой репродукции хвойных*. Красноярск, Институт леса и древесины Сибирского отделения Академии наук СССР, с. 68–89 [Minina E. G. (1975) Scotch pine sexual characteristics. *Problems of physiology of sexual reproduction in conifers*. Krasnoyarsk, Institute of Forest and Wood of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences, p. 68–89 (in Russian)]

Некрасова Т. П. (1957а) Семенные годы и проблема прогноза урожаев у хвойных древесных пород. *Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. Вып. 3: Экономика лесного хозяйства, лесоведение, лесоводство и агролесомелиорация*. Новосибирск, АН СССР, Западно-Сибирский филиал, Биологический институт; Всесоюзное научно-техническое общество лесной промышленности «НТОЛЕСПРОМ», Новосибирское отделение, с. 185–191 [Nekrasova T. P. (1957a) High

seed productivity years and forecasting yields in conifers. *Proceedings on forestry in Western Siberia. Issue 3: Economics of forest management, forest science, forestry and agroforestry*. Novosibirsk, Academy of Sciences of the USSR, West Siberian Branch, Biological Institute; All-Union Scientific and Technical Society of the Forest Industry "NTOLESPROM", Novosibirsk branch, p. 185–191 (in Russian)]

Некрасова Т.П. (1957б) Урожай семян сосны в засушливых зонах Западной Сибири. *Труды Томского государственного университета*, 141: 86–95 [Nekrasova T.P. (1957b) Pine seed crops in arid zones of Western Siberia. *Proceedings of Tomsk State University* [Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 141: 86–95 (in Russian)]

Некрасова Т.П. (1960) *Плодоношение сосны в Западной Сибири*. Новосибирск, СО АН СССР, 131 с. [Nekrasova T.P. (1960) *Pine fruiting in Western Siberia*. Novosibirsk, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences, 131 p. (in Russian)]

Некрасова Т.П. (1983) *Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 169 с. [Nekrasova T.P. (1983) *Pollen and pollen regimen of Siberian conifers*. Novosibirsk, Nauka, Siberian Branch, 169 p. (in Russian)]

Николаева С.А. (2002) Начальные этапы онтогенеза *Pinus sibirica* (Pinaceae) в условиях средней тайги. *Ботанический журнал*, 87(3): 62–70 [Nikolaeva S.A. (2002) Early stages of *Pinus sibirica* (Pinaceae) ontogenesis in the subzone of middle taiga. *Botanical Journal* [Botanicheskii zhurnal], 87(3): 62–70 (in Russian)]

Особенности формирования популяции сосны обыкновенной (1984) Некрасов В.И. (Отв. ред.) М., Наука, 128 с. [*Scots pine population formation* (1984) Nekrasov V.I. (Ed.) Moscow, Nauka, 128 p. (in Russian)]

Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. (2015) *Экологический мониторинг Южного берега Крыма*. Симферополь, ИТ «Ариал», 164 с. [Plugatar Yu. V., Korsakova S.P., Ilitsky O.A. (2015) *Environmental monitoring of the southern coast of Crimea*. Simferopol, IT «Ariall», 164 p. (in Russian)]

Подгорный Ю.К., Ругузов И.А. (1979) Особенности микроспорогенеза и развития мужского гаметофита сосны крымской в связи с семеношением и жизнеспособностью популяций. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*, 38: 21–25 [Podgorny Yu. K., Ruguzov I.A. (1979) Microsporogenesis and male gametophyte development in the Crimean pine in relation to seed production and population sustainability. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens* [Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada], 38: 21–25 (in Russian)]

Самер А., Данилов Д.А., Кази И.А. (2022) Сосна брутийская (*Pinus brutia* Ten) как важный компонент лесов Сирии и стран Восточного Средиземноморья. *Леса России: политика, промышленность, наука, образование: материалы VII Всероссийской научно-технической конференции (Санкт-Петербург, 25–27 мая 2022 года)*. Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, с. 20–22 [Samer A., Danilov D.A., Kazi I.A. (2022) Brutus pine (*Pinus brutia* Ten) as an important component of the Syrian and Eastern Mediterranean forests. *Forests of Russia: politics, industry, science, education: Proceedings of the VII All-Russian Scientific and Technical Conference (St. Petersburg, May 25–27, 2022)*. St. Petersburg, S.M. Kirov St. Petersburg State Forest Engineering University, p. 20–22 (in Russian)]

Санников С. Н. (1992) *Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной*. М., Наука, 345 с. [Sannikov S. N. (1992) *Ecology and geography of natural recovery of Scotch pine*. Moscow, Nauka, 345 p. (in Russian)]

Санников С. Н., Шлапаков П. И., Санникова Н. С. (2008) Фенология пыления – «цветения», генетическая дифференциация разновысотных популяций сосны крымской. *Роль об'єктів ПЗФ у збереженні біорізноманіття*, 144–151 [Sannikov S. N., Shlapakov P. I., Sannikova N. S. (2008) Pollination – “flowering” phenology and genetic differentiation of different height populations of the Crimean pine. *The role of NRF objects in biodiversity conservation* [Rol' ob'ektiv PZF u zberezhenni bioriznomanittya], 144–151 (in Russian)]

Черепнин В. Л. (1980) *Изменчивость семян сосны обыкновенной*. Новосибирск, Наука, 183 с. [Cherepnin V. L. (1980) *Variability of Scots pine seeds*. Novosibirsk, Nauka, 183 p. (in Russian)]

Chropenova M., Greguskova E. K., Karaskova P., Pribylova P., Kukucka P., Barakova D., Cupr P. (2016) Pine needles and pollen grains of *Pinus mugo* Turra – a biomonitoring tool in high mountain habitats identifying environmental contamination. *Ecological Indicators*, 66: 132–142

Dias M. C., Oliveira J. M. P. F., Marum L., Pereira V., Almeida T., Nunes S., Araújo M., Moutinho-Pereira J., Correia C. M., Santos C. (2022) *Pinus elliottii* and *P. elliottii* x *P. caribaea* hybrid differently cope with combined drought and heat episodes. *Industrial Crops and Products*, 176: 114428

Efimov V. V., Komarovskaya O. I. (2015) Breeze circulation in the Crimean region atmosphere. *Physical Oceanography*, 6: 69–78

López-Orozco R., García-Mozo H., Oteros J., Galán C. (2021) Long-term trends in atmospheric *Quercus* pollen related to climate change in southern Spain: a 25-year perspective. *Atmospheric Environment*, 262: 118637

Sonstebo J. H., Tollefsrud M. M., Myking T., Steffenrem A., Nilsen A. E., Edvardsen O. M., Johnskas O. R., El-Kassaby Y. A. (2018) Genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seed orchard crops: Effects of number of parents, seed year, and pollen contamination. *Forest Ecology and Management*, 411: 132–141

Tikhonova I. V. (2007) Changes in the sex structure of pine populations related to temperature anomalies. *Russian Journal of Ecology*, 38(5): 306–310

Vergotti M. J., Fernández-Martínez M., Kefauver S. C., Janssens I. A., Penuelas J. (2019) Weather and trade-offs between growth and reproduction regulate fruit production in European forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 279: 107711

Zhu P., Jia X., Zhao C., Shao M. (2022) Long-term soil moisture evolution and its driving factors across China's agroecosystems. *Agricultural Water Management*, 269: 107735

EDN: DQKWHI

УДК 630*114.3:582.475

Biological Activity of Soil in Scots Pine Stands with Varying Degrees of Crown Closure

Nataliya A. Makeeva*,
Elena Yu. Kolmogorova and Vladimir I. Ufimtsev
*Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry SB RAS
Kemerovo, Russian Federation*

Received 21.03.2022, received in revised form 18.04.2023, accepted 17.05.2023

Abstract. The biological activity of soil is influenced by numerous factors, such as hydrothermal regime, acidity, physical and agrochemical properties of the soil, etc. In tree stands, such factors can also include the degree of crown closure. The present study reports data on indicators of biological activity of the soil: the abundance of microorganisms and the activity of soil enzymes in stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) with various degrees of crown closure. The research was carried out in the Kuzbass Botanical Garden, located in the left-bank part of the city of Kemerovo, along the riverside of the Tom River (near Lake Sukhovskiy), east of the existing and future ensembles of the developing city center. The material of the study was soil in *P. sylvestris* stands of age class 2 (28–35 years) with different degrees of closure of the crown canopy: sparsely closed (20–30 %), medium–closed (50–60 %), and highly closed (80–90 %). Under-crown and inter-crown zones were established on each site, and an external zone was additionally established on sparsely closed study site. The soil was not polluted, had a neutral reaction of the medium, and contained average amounts of mobile phosphorus and potassium compounds. The study showed that the abundance of soil microorganisms was determined by soil moisture content. The following trends were revealed in the relationship between biological activity and the degree of closure of pine stands: the highest content of invertase and protease was observed in the under-crown zone of the sparsely and medium-closed pine stands. The soil in the inter-crown zone of highly closed stands was the most abundant in microorganisms that utilize organic forms of nitrogen and microorganisms that decompose mineral forms of nitrogen.

Keywords: crown closure, phytogenic zone, biological activity, soil microorganisms, micromycetes, invertase, protease, phosphatase.

© Siberian Federal University. All rights reserved

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

* Corresponding author E-mail address: natykor@bk.ru

ORCID: 0000-0002-1971-4068 (Makeeva N.); 0000-0002-5703-7168 (Kolmogorova E.); 0000-0001-5854-5802 (Ufimtsev V.)

Acknowledgements. The work was carried out according to the state task No. 0286–2021–0010 “Development of scientific bases for assessing the state and restoration of floral diversity in situ and ex situ in regions with a high degree of ecosystem degradation as a result of anthropogenic and technogenic impacts”.

Citation: Makeeva N. A., Kolmogorova E. Yu., Ufimtsev V. I. Biological activity of soil in Scots pine stands with varying degrees of crown closure. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 178–192. EDN: DQKWHI



Особенности биологической активности почвы в насаждениях сосны обыкновенной различной степени сомкнутости крон

Н. А. Макеева, Е. Ю. Колмогорова, В. И. Уфимцев
*Федеральный исследовательский центр угля и углехимии СО РАН
Российская Федерация, Кемерово*

Аннотация. На биологическую активность почвы оказывают влияние многочисленные факторы, такие как гидротермический режим, кислотность, физические и агрохимические свойства почвы и др. В древесных насаждениях к таким факторам можно также отнести степень сомкнутости крон. В статье представлены данные о показателях биологической активности почвы (количество микроорганизмов и активность почвенных ферментов) в насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) различной степени сомкнутости крон. Исследования проводили на территории Кузбасского ботанического сада, расположенного в левобережной части города Кемерово, в прибрежной части реки Томи (район озера Суховского) к востоку от существующих и проектируемых ансамблей развивающегося общегородского центра. Объект исследования – почва в насаждениях *P. sylvestris* II класса возраста (28–35 лет) разной степени сомкнутости лесного полога: редкосомкнутые (20–30 %), среднесомкнутые (50–60 %) и высокосомкнутые (80–90 %). На каждом участке установлены подкروновые и прикroновые (межкroновые) зоны, на редкосомкнутых площадках наблюдения также установлена внешняя зона. Исследуемая почва не относится к загрязненной, имеет нейтральную реакцию среды и среднее содержание подвижных соединений фосфора и калия. Проведенные исследования показали, что численность почвенных микроорганизмов зависит от влажности почвы. Выявлены отдельные тенденции зависимости биологической активности от степени сомкнутости сосновых насаждений: наибольшее содержание инвертазы и протеазы наблюдалось в редко- и среднесомкнутых насаждениях сосны в подкroновой зоне. Почва высокосомкнутых насаждений в прикroновой зоне наиболее богата микроорганизмами, утилизирующими органические формы азота, и микроорганизмами, разлагающими минеральные формы азота.

Ключевые слова: сомкнутость крон, фитогенная зона, биологическая активность, почвенные микроорганизмы, микромицеты, инвертаза, протеаза, фосфатаза.

Благодарности. Работа выполнена по государственному заданию № 0286–2021–0010 «Разработка научных основ оценки состояния и восстановления флористического разнообразия *in situ* и *ex situ* в регионах с высокой степенью деградации экосистем в результате антропогенного и техногенного воздействий».

Цитирование: Макеева, Н. А. Особенности биологической активности почвы в насаждениях сосны обыкновенной различной степени сомкнутости крон / Н. А. Макеева, Е. Ю. Колмогорова, В. И. Уфимцев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 178–192. EDN: DQKWHI

Введение

В современных исследованиях под биологической активностью почв принято понимать интенсивность всех протекающих в ней биологических процессов (Вальков и др., 2004). В качестве показателей биологической активности почвы могут применяться: биомасса и численность различных групп почвенных микроорганизмов, ферментативная активность почв, количество и скорость накопления продуктов жизнедеятельности почвенных организмов, интенсивность основных процессов, связанных с круговоротом элементов, некоторые энергетические данные (Нетрусов и др., 2004). Почвенные микроорганизмы (бактерии и грибы) и гидролитические ферменты (протеаза, инвертаза и фосфатаза) регулируют интенсивность процессов переработки органических веществ, участвуют в процессах превращения энергии и вещества в наземных экосистемах, тем самым осуществляют функциональные связи между почвой и населяющими ее живыми организмами, а также способствуют поддержанию целостности биогеоценоза (Казеев и др., 2003; Хазиев, 2015; Albiach et al., 2001; Li et al., 2018).

Известно, что на биологическую активность почв оказывают влияние такие факторы, как гидротермический режим, кислотность, физические и агрохимические свойства почвы и др. Изменение водного, воздушного и питательного режимов почвы сказывается, прежде всего, на почвенной микрофлоре, а в результа-

те изменяется не только соотношение отдельных групп микроорганизмов, но и динамика и интенсивность микробиологических процессов превращения органических и минеральных соединений в почве (Хазиев, 2018; Li et al., 2018). Многими авторами отмечена сезонная динамика активности и численности микроорганизмов, обусловленная влажностью и температурой почвы (Henry, 2012; Hashimoto, Suzuki, 2004; Антонов и др., 2014). Несмотря на то что данные показатели, прежде всего, определяются климатическими условиями конкретной территории, в древесных насаждениях гидротермические условия почвы зависят от степени сомкнутости древостоев, поскольку значительная часть атмосферных осадков и солнечного света задерживается кронами деревьев (Рогозин, 2019).

В литературе имеются сведения об изменении экологических условий окружающего пространства древесных растений, причем как в сомкнутых насаждениях, так и вокруг отдельных деревьев (Лашинский, 1981; Горелов, 2013). Такие пространства называют фитогенными полями (Уранов, 1965), которые условно подразделяют на зоны: подкроновая, прикроновая и внешняя, отличающиеся почвенным составом, условиями освещенности и увлажнения (Уфимцев и др., 2015).

Таким образом, целью данной работы является изучение особенностей биологической активности почвы в насаждениях сосны обыкновенной различной степени сомкнутости крон.

Объекты и методы исследования

В качестве объекта исследования взяты почвы в насаждениях сосны обыкновенной II класса возраста (28–35 лет), произрастающей на территории Кузбасского ботанического сада (КузБС). Территория КузБС находится в левобережной части города Кемерово (рис. 1), в прибрежной части реки Томи (район озера Суховского) к востоку от существующих и проектируемых ансамблей развивающегося общегородского центра (Кузбасский ботанический..., 2022).

Геоморфологически КузБС расположен в пойме и первой надпойменной террасе реки Томи. Верхняя часть разреза представлена верхнечетвертично-современными аллювиально-делювиальными бурыми лёссовидными суглинками. На пониженных участках рельефа, в логах и западинах возможно распространение торфов и заторфованных суглинков. Согласно почвенно-географическому районированию Кемеровской области по С.С. Трофимову (1975), почва ботанического сада относится к лугово-черноземной (Gleyic CHERNOZEMS), для которой характерно по-

вышенное содержание гумуса, нейтральная реакция почвенного раствора, насыщенность кальцием и магнием (Шишов и др., 2004). Ранее проведённые исследования показали, что содержание большинства химических элементов (кроме мышьяка) находится в пределах ПДК (Загурская и др., 2015).

Климат района характеризуется как резко континентальный. Среднегодовая температура составляет $-0,9^{\circ}\text{C}$. Средняя температура наиболее холодного месяца -24°C , наиболее жаркого $+24,5^{\circ}\text{C}$. Годовое количество осадков составляет 450–500 мм. Преобладающее направление ветра – юго-западное. Наибольшая глубина снежного покрова равна 29 см (Кузбасский..., 2022). Погодные условия в период исследований (май–сентябрь 2020 г.), по данным Кемеровского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды – филиала ФГБУ «Западно-Сибирское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» (Доклад..., 2021), представлены в табл. 1. В мае преобладала очень теплая погода, в первой и третьей декадах с ливневыми дождями, во второй половине месяца – с суховейными явлениями.

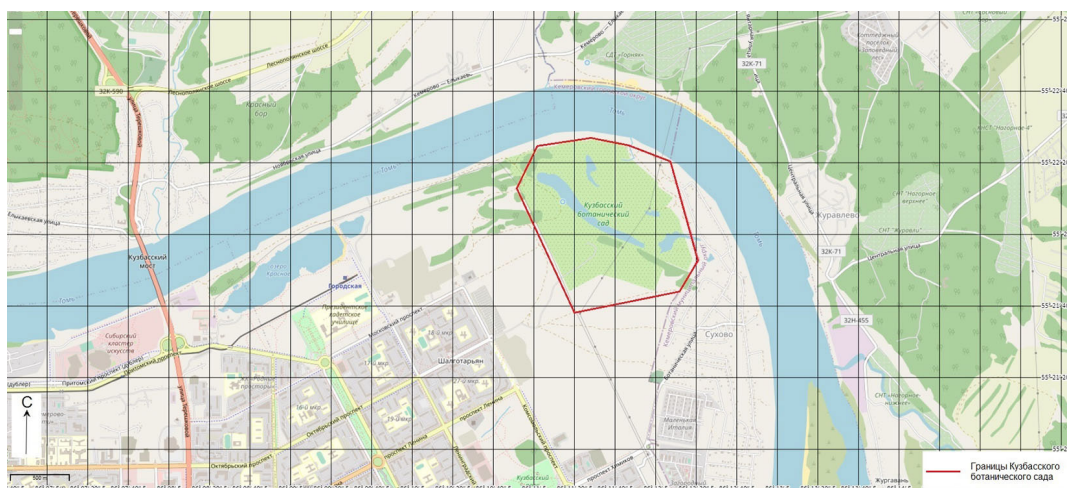


Рис. 1. Расположение Кузбасского ботанического сада в г. Кемерово

Fig. 1. Location of the Kuzbass Botanical Garden in Kemerovo

Таблица 1. Погодные условия в г. Кемерово в течение вегетационного периода 2020 г.

Table 1. Weather conditions in Kemerovo during the growing season of 2020

Месяц	Среднемесячная температура, °С	Количество осадков, мм
Май	10,1	67
Июнь	16,0	22
Июль	18,8	145
Август	18,3	46
Сентябрь	10,0	57

В июне наблюдалась умеренно прохладная сухая погода. В июле обильные ливневые дожди преобладали в первой и третьей декадах. Август характеризовался недобором осадков. В сентябре преобладала неустойчивая погода, с резкими колебаниями температуры, частыми ливневыми дождями, в конце месяца – с мокрым снегом.

Площадки наблюдения (ПН) заложены согласно грациям сомкнутости лесного полога: редкосомкнутые (20–30 %), среднесомкнутые (50–60 %) и высокосомкнутые (80–90 %). На каждом участке установлены подкروновые и прикroновые (межкroновые) зоны, на редкосомкнутых ПН также установлена внешняя зона (табл. 2). Отбор почвенных проб проводился трижды за период вегетации (третья декада мая, июля и сентября 2020 г.) в 5 точках на каждой из семи ПН. Полученные почвенные образцы тщательно перемешивали для получения смешанной пробы.

Учет численности микроорганизмов проводился из смешанной пробы методом посева почвенной суспензии на агаризованные среды в трехкратной повторности из разведений 10^{-2} – 10^{-3} : мясопептонный агар (МПА) – для определения микроорганизмов, использующих органический азот, крахмало-аммиачный агар (КАА) – для определения микроорганизмов, использующих минеральный азот, среду Сабуро – для определения микроскопических грибов (Нетрусов, Котова, 2005). Коэффициент минерализации рассчитывали как отношение численности микроорганизмов, выросших на КАА, к микроорганизмам, выросшим на МПА (Нетрусов, Котова, 2005).

Почвенные ферменты выделяли общепринятыми методами из смешанной пробы в трехкратной повторности. Определение инвертазной активности проводили методом Купревича и Щербаковой, протеазной – по Галстяну и Арутюнян (Титова, Козлов,

Таблица 2. Схема расположения площадок наблюдения

Table 2. Scheme of observation sites

Сосновые насаждения	Координаты	Фитогенная зона		
		Подкroновая	Прикroновая	Внешняя
Редкосомкнутые	55,3668° с.ш., 86,1903° в.д.	30 П	30 Пк	30 В
Среднесомкнутые	55,3668° с.ш., 86,1907° в.д.	60 П	60 Пк	–
Высокосомкнутые	55,3638° с.ш., 86,1871° в.д.	90 П	90 Пк	–

2012), общую фосфатазную активность определяли на фенолфталеин-фосфатном субстрате (Минеев, 2001). Для оценки биологической активности почв использовали общепринятые шкалы биохимической активности (Титова, Козлов, 2012).

Данные о количестве осадков и температуре воздуха за исследуемый период были получены на сайте gp5.ru (URL: https://gp5.ru/Погода_в_Кемерове). Влажность почвы определялась весовым методом (Нетрусов, Котова, 2005).

Математическую и статистическую обработку экспериментальных данных проводили с использованием стандартного пакета MS Excel (Бараз, Пегашкин, 2014). На рисунках и в таблицах показаны средние и стандартные ошибки. Различия между средними значениями оценивали при помощи критерия Пирсона.

Агрохимический анализ проводили для почвы редкосомкнутых насаждений сосны в Испытательном центре ФГБУ центр агрохимической службы «Кемеровский» в соответствии с ГОСТ 26423–85, ГОСТ 26204–91, ГОСТ 27821–88, ГОСТ 26951–86, ГОСТ 26489–85 (Протокол лабораторных испытаний № 1613 от 18.12.2020).

Результаты и обсуждение

Агрохимический анализ почвы показал, что массовая доля нитратов изменяется в пределах от 11,8 до 22,4 мг/кг с максимальным содержанием в прикромовой зоне (табл. 3). Известно, что оптимальными условиями интенсивной нитрификации являются хорошая аэрация почвы, влажность 60–70 % от полной влагоемкости, температура 25–35 °C, pH 6–8. При этих условиях и высоком содержании органики в почве может накапливаться большое количество нитратов (Беляев, 2012). Однако содержание аммонийного и нитратного азота в почве очень динамично и во многом зависит от микробиологической деятельности. Лишь многократное определение этих форм в течение вегетационного периода дает представление об азотном режиме почв.

По уровню кислотности исследуемые образцы относятся к слабокислым или близким к нейтральным (pH находится в пределах 5,8–6,3). Исследуемые образцы почвы содержат 38,9–40,5 ммоль/100 г поглощенных оснований, что определяется как высокое. Как правило, лугово-черноземные почвы имеют достаточно высокую емкость катионного обмена (Национальный..., 2011), что обуслов-

Таблица 3. Агрохимический анализ почвы редкосомкнутых сосновых насаждений Кузбасского ботанического сада

Table 3. Agrochemical analysis of the soil of sparsely closed pine stands of the Kuzbass Botanical Garden

Наименование показателей	Единицы измерения	Результаты испытаний		
		1	2	3
pH водной вытяжки	ед. pH	6,2 ± 0,1	5,8 ± 0,1	6,3 ± 0,1
Массовая доля подвижных соединений фосфора (P ₂ O ₅)	мг/кг	Более 80	Более 80	Более 80
Массовая доля подвижных соединений калия (K ₂ O)	мг/кг	Более 80	Более 80	Более 80
Сумма поглощенных оснований	ммоль/100 г	38,9 ± 5,8	40,5 ± 6,1	40,1 ± 6,0
Массовая доля нитратов	мг/кг	11,8 ± 2,4	22,4 ± 4,5	15,9 ± 3,2
Обменный аммоний	мг/кг	12,0 ± 1,2	10,0 ± 1,0	10,2 ± 1,0

Примечание: 1 – подкромовая зона, 2 – прикромовая зона, 3 – внешняя зона

лено содержанием в почве гумуса, который обладает гораздо более высокой поглотительной способностью, чем глинистые материалы. Обеспеченность почвы фосфором и калием по Чирикову оценивается как средняя (ГОСТ Р 54650–2011). Агрохимические показатели в почве подкроновой, прикроновой и внешней зон существенно не отличаются.

Численность микроорганизмов является важным показателем, характеризующим биологическую активность почв, поскольку именно они синтезируют и выделяют большинство почвенных ферментов (Заварзин, 2004; Мотузова, Безуглова, 2007). В начале периода вегетации преобладают микроорганизмы, утилизирующие минеральный азот, к концу периода исследования наблюдается увеличение микроорганизмов, использующих органический азот (рис. 2 и 3). Максимальное содержание микроорганизмов, усваивающих минеральные и органические формы азота,

наблюдалось в III декаде мая при сочетании теплой погоды и предшествующих дождей, а минимальное – в июле, когда высокая температура воздуха на протяжении нескольких дней привела к снижению влажности почвы. Это подтверждает, что для почвенных микроорганизмов характерна сильная зависимость от температуры воздуха и почвы, а также от количества атмосферных осадков и запасов воды в почве. Статистический анализ показал положительную зависимость количества данных микроорганизмов от влажности почвы в мае ($r = 0,26$ и $0,25$, при $p < 0,05$) и июле ($r = 0,29$ и $0,19$, при $p < 0,05$). Широкая вариабельность численности микроорганизмов, как в течение вегетации, так и на разных участках, может быть обусловлена их неравномерным распределением (Забелина, 2014).

Микроорганизмы, утилизирующие органические формы азота, осуществляют процессы минерализации органических соедине-

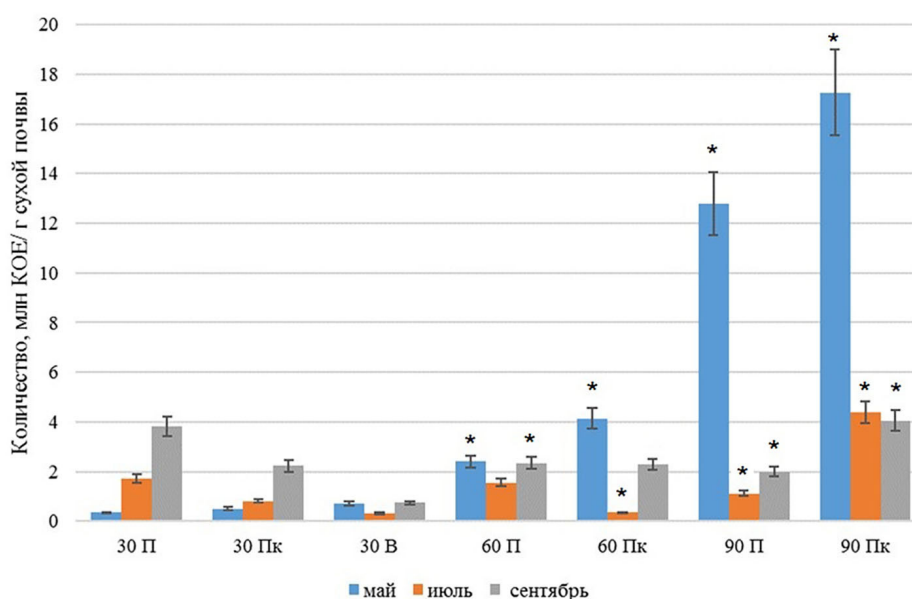


Рис. 2. Количество микроорганизмов, утилизирующих органические формы азота в почве сосновых насаждений Кузбасского ботанического сада. Звездочкой отмечены достоверные ($p < 0,05$) отличия от редкосомкнутых насаждений соответствующей зоны

Fig. 2. The abundance of microorganisms that utilize organic forms of nitrogen in the soil of pine stands of the Kuzbass Botanical Garden. Asterisk marks significant difference from sparsely closed plantings of the corresponding zone

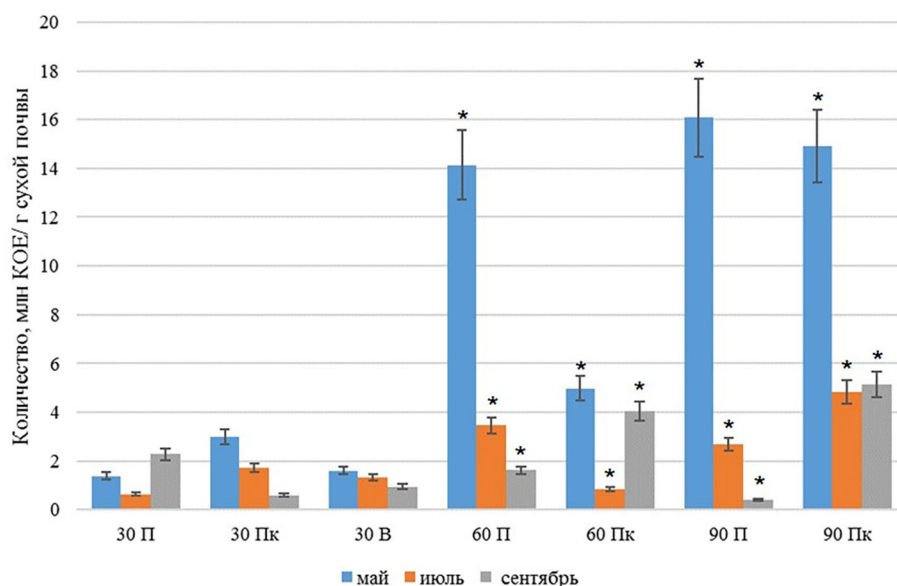


Рис. 3. Количество микроорганизмов, утилизирующих минеральные формы азота в почве сосновых насаждений Кузбасского ботанического сада. Звездочкой отмечены достоверные ($p < 0,05$) отличия от редкосомкнутых насаждений соответствующей зоны

Fig. 3. The abundance of microorganisms that utilize mineral forms of nitrogen in the soil of pine stands of the Kuzbass Botanical Garden. Asterisk marks significant difference from sparsely closed plantings of the corresponding zone

ний в почве, вследствие чего высвобождаются минеральные формы азота. Поэтому наличие микроорганизмов, усваивающих минеральный азот и выявляемых на КАА, указывает на интенсивность процессов минерализации органического вещества и наличие минеральных форм азота. Максимальное количество микроорганизмов, утилизирующих органические формы азота, наблюдалось на площадках с высокой степенью сомкнутости крон преимущественно в прикромной зоне (4,1–17,3 млн КОЕ/г сухой почвы). На тех же площадках зафиксированы наиболее высокие значения численности микроорганизмов, усваивающих минеральный азот (до 16,1 млн КОЕ/г сухой почвы). Установлено, что численность микроорганизмов, использующих минеральный азот в течение вегетации, как правило, больше, чем количество микроорганизмов, трансформирующих его органи-

ческие формы, что служит показателем интенсификации мобилизационных процессов в почве. К концу периода вегетации наблюдалось уменьшение коэффициента минерализации: в мае он находился в пределах от 0,86 до 5,87, в июле – 0,37–4,25, в сентябре – 0,21–1,77 (табл. 4).

Гетеротрофное питание микроскопических грибов обуславливает их участие в начальных стадиях разложения органических соединений, именно им принадлежит главная роль в разложении лигнина (Polyanskaya, Zvyagintsev, 2005). Максимальное количество микроскопических грибов (рис. 4) наблюдалось в июле (736–4051 тыс. КОЕ/г сухой почвы), когда для других групп микроорганизмов было отмечено снижение численности. При этом наблюдается зависимость численности микромицетов от степени сомкнутости крон: в мае их численность в под-

Таблица 4. Коэффициенты минерализации ($K_{мин}$) почвы сосновых насаждений разной степени сомкнутости

Table 4. Mineralization coefficients of the soil of pine stands with different degrees of closure

Площадка наблюдения	Коэффициенты минерализации ($K_{мин}$)		
	Май	Июль	Сентябрь
30 П	4,01	0,37	0,60
30 Пк	5,84	2,10	0,27
30 В	2,25	4,25	1,29
60 П	5,87	2,21	0,69
60 Пк	1,20	2,44	1,77
90 П	1,26	2,41	0,21
90 Пк	0,86	1,11	1,27

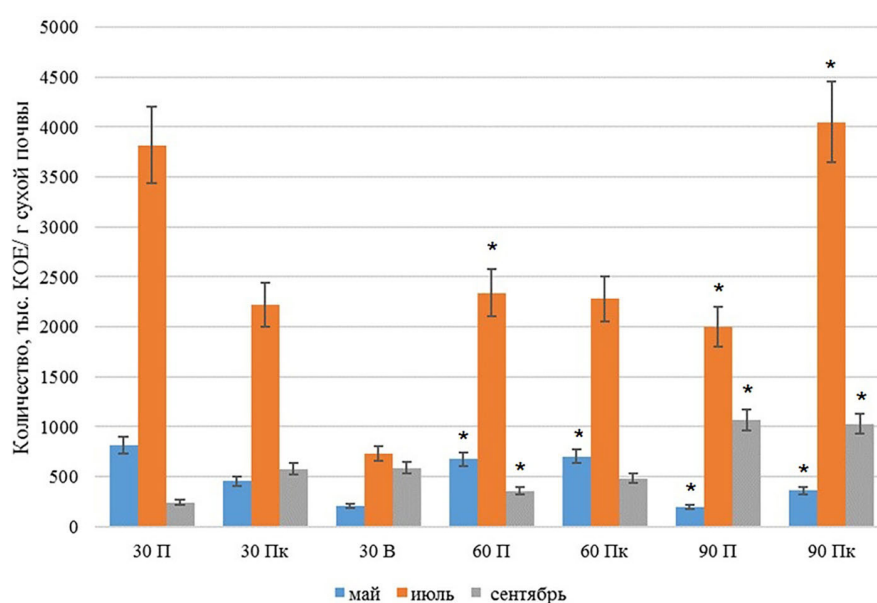
Рис. 4. Количество микроскопических грибов в почве сосновых насаждений Кузбасского ботанического сада. Звездочкой отмечены достоверные ($p < 0,05$) отличия от редкосомкнутых насаждений соответствующей зоны

Fig. 4. The abundance of microscopic fungi in the soil of pine stands of the Kuzbass Botanical Garden. Asterisk marks significant difference from sparsely closed plantings of the corresponding zone

кроновой зоне редкосомкнутых насаждений выше по сравнению с высокосомкнутыми в 4 раза ($p = 0,004$), в июле – в 2 раза ($p = 0,0002$). Мицелиальное строение микроскопических грибов делает их более устойчивыми к кратковременным изменениям гидротермического режима почвы. Однако зависимости их

количества от влажности почвы и температуры воздуха нами не установлены.

Как отмечалось выше, на численность микроорганизмов, утилизирующих органический азот, и микроорганизмов, усваивающих минеральный азот, оказывает значительное влияние влажность почвы,

которая в основном зависит от количества выпавших осадков и температур воздуха. Количество микроскопических грибов выше в редкосомкнутых насаждениях по сравнению с высокосомкнутыми в мае, и наоборот – в сентябре, что, вероятно, может быть связано с накоплением органического вещества в почве к концу периода вегетации. Для микроорганизмов, разлагающих минеральные формы азота, также установлена зависимость от степени сомкнутости крон: наиболее существенные отличия в течение вегетации отмечены в прикрановой зоне в высокосомкнутых насаждениях по сравнению с редкосомкнутыми ($p=0,02$).

Поскольку доказано, что биохимические методы имеют относительно низкие коэффициенты вариации по сравнению с микробиологическими (посев и определение биомассы) (Zvyagintsev et al., 1997; Колесников и др., 2000), активность почвенных ферментов является одним из основных показателей биологической активности почвы. Основными источниками ферментов в почве являются внеклеточные ферменты микроорганизмов и корней растений и внутриклеточные ферменты, поступающие в почву после отмирания почвенных организмов и растений. Ферментативная активность почвы определяется ее генетическими особенностями, гранулометрическим составом, физико-химическими свойствами, агрохимическим составом и гидротермическим режимом (Хазиев, 2018). Ферментативная активность почв тесно связана с изменениями общего климатического режима (Henry, 2012). В активные фазы роста растений при высокой температуре почвы и достаточной влажности в летние месяцы ферментативная активность почв максимальна.

Согласно шкале биологической активности почвы (Титова, Козлов, 2012) активность фосфатазы в почве сосновых насаждений

определяется как слабая и очень слабая и находится в пределах 0,04–1,33 мг P_2O_5 /г почвы за 30 мин. (табл. 5). Выделение ферментов в почву микроорганизмами и корнями растений обычно носит адаптивный характер в форме ответной реакции на присутствие или отсутствие субстрата для действия фермента или продукта реакции, что особенно четко проявляется с фосфатазами (Хазиев, 2005). Поэтому при недостатке в среде подвижного фосфора микроорганизмы и растения резко усиливают выделение ферментов, т.е. активность фосфатазы тем выше, чем меньше в почве подвижных форм фосфора. При этом активность фосфатазы, как большинства почвенных ферментов, динамична в течение вегетационного периода. К концу периода вегетации отмечен рост активности фосфатазы, вызванный, скорее всего, накоплением гумуса в результате разложения подстилки. В сентябре в вариантах с редко- и среднесомкнутыми кронами наблюдается увеличение активности фосфатазы в прикрановой зоне по сравнению с подкрановой, однако данные отличия статистически не достоверны, поэтому говорить о зависимости активности данного фермента от зоны фитогенного поля мы не можем.

Одним из наиболее устойчивых показателей зависимости биологической активности почв от внешних факторов является активность инвертазы, которая катализирует гидролитическое расщепление дисахаридов (сахароза и близкие к ней углеводы) на моносахара (глюкоза, фруктоза). Активность инвертазы также зависит от содержания гумуса в почвах, количества почвенных микроорганизмов, гранулометрического состава. Увеличению инвертазной активности способствует образование мощной дернины под травянистым покровом (Галстян, 1974).

Активность инвертазы во всех образцах почвы была выше, чем у протеазы и фосфа-

Таблица 5. Ферментативная активность почвы сосновых насаждений разной степени сомкнутости

Table 5. Enzymatic activity of the soil of pine stands with varying degrees of closure

Площадка наблюдения	Май	Июль	Сентябрь
Инвертазная активность, мг глюкозы / г почвы за 24 часа			
30 П	45,76±2,19	37,30±0,89	52,48±2,16
30 Пк	38,28±0,89	53,41±2,67	16,58±0,94
30 В	46,55±2,51	44,57±2,08	24,86±1,11
60 П	38,60±1,10 *	68,80±3,01 *	49,31±2,12 *
60 Пк	44,57±1,92 *	53,41±1,14	32,83±0,89 *
90 П	60,49± 3,11 *	30,20±1,21 *	32,04±0,78 *
90 Пк	45,76±1,87 *	69,39±3,05	24,26±0,65 *
Протеолитическая активность, мг глицина/г почвы за 24 часа			
30 П	3,91±0,09	2,89±0,14	5,36±0,33
30 Пк	2,46±0,08	2,93±0,12	5,96±0,29
30 В	1,83±0,01	3,01±0,09	4,08±0,11
60 П	3,12±0,20 *	3,25±0,30 *	7,79±0,22 *
60 Пк	1,88±0,11 *	3,56±0,31 *	5,06±0,19 *
90 П	1,93±0,05 *	2,93±0,22	6,70±0,41 *
90 Пк	2,63±0,07 *	3,26±0,15	4,32±0,35 *
Активность фосфатазы, мг P ₂ O ₅ /г почвы за 30 мин			
30 П	0,27±0,008	0,17±0,008	0,66±0,003
30 Пк	0,33±0,008	0,17±0,006	1,13±0,04
30 В	0,19±0,005	0,25±0,004	1,33±0,02
60 П	0,09± 0,003 *	0,21±0,006 *	1,16±0,02 *
60 Пк	0,09±0,003 *	0,21±0,006 *	1,33±0,03 *
90 П	0,13±0,005 *	0,23±0,006 *	1,04±0,02 *
90 Пк	0,08±0,002 *	0,11±0,005 *	0,44±0,01 *

* отмечены достоверные отличия от редкосомкнутых насаждений соответствующей зоны при P<0,05

тазы. Во всех образцах уровень содержания инвертазы варьировал от 16,58 до 69,39 мг глюкозы / г за 24 ч, что соответствует средней и высокой активности почвы. Сравнительный анализ показал, что за период исследований максимальное накопление фермента в почве отмечено в июле, меньше всего инвертазы наблюдалось в сентябре.

Протеолитическая активность почв характеризует первый этап минерализации сложных азотсодержащих соединений (гуминовых, фульвокислот, белков) до аминокислот и амидов (Минеев, 2001). Протеолитическая

активность в течение вегетационного периода на участках с разной степенью сомкнутости крон изменялась от слабой в мае (1,83–3,91 мг глицина/г почвы за 24 часа) до высокой степени активности в сентябре (4,08–7,79 мг глицина/г почвы за 24 часа). Наиболее интенсивные процессы протеолиза в конце периода вегетации можно объяснить накоплением органических остатков в почве (табл. 5).

В среднем за период вегетации наибольшее содержание инвертазы и протеазы наблюдалось в редко- и среднесомкнутых насаждениях сосны в подкроновой зоне (при

$p < 0,05$). Для значений активности фосфатазы достоверных отличий в зависимости от зоны фитогенного поля не выявлено. В результате статистического анализа полученных данных установлена достоверная положительная корреляция между активностью протеазы и фосфатазы ($r = 0,70$, при $p < 0,05$) и отрицательная между инвертазой и фосфатазой ($r = -0,50$, при $p < 0,05$).

Заключение

Проведенные исследования показали, что существует положительная корреляция между влажностью почвы и численностью микроорганизмов, усваивающих минеральный азот, и микроорганизмов, утилизирующих органические формы азота в мае ($r = 0,26$ и $0,25$, при $p < 0,05$) и июле ($r = 0,29$ и $0,19$, при $p < 0,05$). Микроскопические грибы менее чувствительны к кратковременным изменениям влажности почвы.

Нами установлено, что численность микроорганизмов, использующих минеральный азот в течение вегетации, как правило, больше, чем количество микроорганизмов, трансформирующих его органические фор-

мы, что служит показателем преобладания процессов иммобилизации азота в почве. В почве КузБС уровень инвертазы выше, чем протеазы и фосфатазы; активность инвертазы характеризуется как средняя, фосфатазная активность – слабая, протеолитическая активность изменялась в течение периода вегетации от слабой до высокой. Установлена достоверная положительная корреляция между активностью протеазы и фосфатазы ($r = 0,70$, при $p < 0,05$) и отрицательная между инвертазой и фосфатазой ($r = -0,50$, при $p < 0,05$).

Выявлены отдельные тенденции зависимости биологической активности от степени сомкнутости сосновых насаждений: в среднем за период вегетации наибольшее содержание инвертазы и протеазы наблюдалось в редко- и среднесомкнутых насаждениях сосны в подкроновой зоне (достоверные отличия при $p < 0,05$). Почва в высокосомкнутых насаждениях в прикромовой зоне наиболее богата микроорганизмами, утилизирующими органические формы азота, и микроорганизмами, разлагающими минеральные формы азота.

Список литературы / References

Антонов Г.И., Кондакова О.Э., Семенякин Д.А. (2014) Влияние несплошных рубок на почвенный микробный комплекс сосняков Красноярской лесостепи. *Живые и биокосные системы*, 7; URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-7/article-6> [Antonov G.I., Kondakova O.E., Semenyakin D.A. (2014) Effects of partial cutting on soil microbial complex in pinewoods of Krasnoyarsk forest-steppe region. *Live and Bio-Abiotic Systems* [Zhivye i biokosnye sistemy], 7; URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-7/article-6> (in Russian)]

Бараз В.Р., Пегашкин В.Ф. (2014) *Использование MS Excel для анализа статистических данных: учебное пособие*. Нижний Тагил, НТИ (филиал) УрФУ, 181 с. [Baraz V.R., Pegashkin V.F. (2014) *Using MS Excel for statistical data analysis: textbook manual*. Nizhny Tagil, NTI (branch) of UrFU, 181 p. (in Russian)]

Беляев А.Б. (2012) *Элементы минерального питания в почвах*. Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, 29 с. [Belyaev A.B. (2012) *Elements of mineral nutrition in soils*. Publishing and Printing Center of Voronezh State University, 29 p. (in Russian)]

Вальков В. Ф., Казеев К. Ш., Колесников С. И. (2004) *Почвоведение: учебник для вузов*. Москва, ИКЦ «Март», 496 с. [Valkov V. F., Kazeev K. Sh., Kolesnikov S. I. (2004) *Soil science: textbook for universities*. Moscow, ICC «Mart», 496 p. (in Russian)]

Галстян А. Ш. (1974) *Ферментативная активность почв Армении*. Ереван, Айастан, 273 с. [Galstyan A. Sh. (1974) *Enzymatic activity of Armenian soils*. Yerevan, Ayastan, 273 p. (in Russian)]

Горелов А. М. (2013) Фитогенное поле и его структура. *Вестник Московского государственного областного университета*, 1: 5 [Gorelov A. M. (2013) Phytogenic field and its structure. *Bulletin of Moscow Region State University* [Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo oblastnogo universiteta], 1: 5 (in Russian)]

ГОСТ Р 54650–2011 (2019) *Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Кирсанова в модификации ЦИНАО. Технические требования: дата введения 2013–01–01*. Москва, Стандартинформ, 8 с. [GOST R 54650–2011 (2019) *Soils. Determination of mobile phosphorus and potassium compounds by the Kirsanov method in the modification of the TSINAO. Technical requirements: date of introduction 2013–01–01*. Moscow, Standartinform, 8 p. (in Russian)]

Доклад о состоянии и охране окружающей среды Кемеровской области – Кузбасса в 2020 году (2021) Администрация правительства Кузбасса, Министерство природных ресурсов и экологии Кузбасса, Кемерово, 239 с. [Report on the state and environmental protection of the Kemerovo region – Kuzbass in 2020 (2021) Administration of the Government of Kuzbass, Ministry of Natural Resources and Ecology of Kuzbass, Kemerovo, 239 p. (in Russian)]

Забелина О. Н. (2014) *Оценка экологического состояния почвы городских рекреационных территорий на основании показателей биологической активности (на примере г. Владимира)*. Дисс. ...канд. биол. наук. Владимир, 146 с. [Zabelina O. N. (2014) *Assessment of the ecological state of the soil of urban recreational areas based on indicators of biological activity (a case study of the city of Vladimir)*. Dissertation ... candidate of Biological Sciences. Vladimir, 146 p. (in Russian)]

Заварзин Г. А. (2004) *Лекции по природоведческой микробиологии*. Москва, Наука, 348 с. [Zavarzin G. A. (2004) *Lectures on natural microbiology*. Moscow, Nauka, 348 p. (in Russian)]

Загурская Ю. В., Сиромля Т. И., Сысо А. И. (2015) Химические элементы в почвах ботанических садов юга Западной Сибири. *Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: материалы IV Международной конференции*. Кемерово, с. 41–44 [Zagurskaya Yu. V., Siromlya T. I., Syso A. I. (2015) Chemical elements in soils of botanical gardens of the South of Western Siberia. *Problems of industrial botany of industrially developed regions: Proceedings of the IV International Conference*. Kemerovo, p. 41–44 (in Russian)]

Казеев К. Ш., Колесников С. И., Вальков В. Ф. (2003) *Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований*. Ростов-на-Дону, РГУ, 216 с. [Kazeev K. Sh., Kolesnikov S. I., Valkov V. F. (2003) *Biological diagnostics and indication of soils: methodology and research methods*. Rostov-on-Don, Rostov State University, 216 p. (in Russian)]

Колесников С. И., Казеев К. Ш., Вальков В. Ф. (2000) *Экологические последствия загрязнения почв тяжелыми металлами*. Ростов-на-Дону, СКНЦ ВШ, 232 с. [Kolesnikov S. I., Kazeev K. Sh., Valkov V. F. (2000) *Environmental consequences of soil pollution by heavy metals*. Rostov-on-Don, North Caucasian Scientific Center of Higher Education, 232 p. (in Russian)]

Кузбасский ботанический сад [Электронный ресурс], URL: <http://kuzbs.ru/index.php/> (дата обращения 25.02.22) [Kuzbass Botanical Garden [Electronic resource], URL: <http://kuzbs.ru/index.php/> (accessed 25.02.22) (in Russian)]

Лашинский Н. Н. (1981) *Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья*. Новосибирск, Наука, 274 с. [Laschinsky N. N. (1981) *Structure and dynamics of pine forests of the Lower Angara Region*. Novosibirsk, Nauka, 274 p. (in Russian)]

Минеев В. Г. (2001) *Практикум по агрохимии: учебное пособие*. Москва, Издательство Московского университета, 689 с. [Mineev V. G. (2001) *Practical course in agrochemistry: textbook manual*. Moscow, Moscow University, 689 p. (in Russian)]

Мотузова Г. В., Безуглова О. С. (2007) *Экологический мониторинг почв*. Москва, Академический проект, 237 с. [Motuzova G. V., Bezuglova O. S. (2007) *Ecological monitoring of soils*. Moscow, Akademicheskii proekt, 237 p. (in Russian)]

Национальный атлас почв Российской Федерации (2011) Москва, Астрель, 632 с. [National Atlas of Soils of the Russian Federation (2011) Moscow, Astrel, 632 p. (in Russian)]

Нетрусов А. И., Бонч-Осмоловская Е. А., Горленко В. М. (2004) *Экология микроорганизмов: учебник для студентов вузов*. Москва, Издательский центр «Академия», 272 с. [Netrusov A. I., Bonch-Osmolovskaya E. A., Gorlenko V. M. (2004) *Ecology of microorganisms: textbook for university students*. Moscow, Publishing Center «Akademiya», 272 p. (in Russian)]

Нетрусов А. И., Котова И. Б. (2005) *Микробиология: учебник*. Москва, Академия, 52 с. [Netrusov A. I., Kotova I. B. (2005) *Microbiology: textbook*. Moscow, Akademiya, 52 p. (in Russian)]

Рогозин М. В. (2019) *Структура древостоев: конкуренция или партнерство?* Пермь, Пермский государственный национальный исследовательский университет, 223 с. [Rogozin M. V. (2019) *The structure of tree stands: competition or partnership?* Perm, Perm State National Research University, 223 p. (in Russian)]

Титова В. И., Козлов А. В. (2012) *Методы оценки функционирования микробиоценоза почвы, участвующего в трансформации органического вещества: научно-методическое пособие*. Нижний Новгород, Нижегородская сельскохозяйственная академия, 64 с. [Titova V. I., Kozlov A. V. (2012) *Methods for assessing the functioning of soil microbial community involved in the transformation of organic matter: a scientific and methodological guide*. Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod Agricultural Academy, 64 p. (in Russian)]

Трофимов С. С. (1975) *Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области*. Новосибирск, Наука, 299 с. [Trofimov S. S. (1975) *Soil ecology and soil resources of the Kemerovo Region*. Novosibirsk, Nauka, 299 p. (in Russian)]

Уранов А. А. (1965) Фитогенное поле. *Проблемы современной ботаники. Том 1*. Москва, Ленинград, Наука, с. 251–254 [Uranov A. A. (1965) Phytogenic field. *Problems of modern botany. Vol. 1*. Moscow, Leningrad, Nauka, p. 251–254 (in Russian)]

Уфимцев В. И., Беланов И. П., Бочаров Д. А. (2015) Зонирование фитогенных полей деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающих на участках лесной рекультивации Кедровского угольного разреза. *Вестник Кемеровского государственного университета*, 1–2: 44–48 [Ufimtsev V. I., Belanov I. P., Bocharov D. A. (2015) Zoning of phytogeneous fields of the common pine (*Pinus sylvestris* L.) trees growing on reforestation sites of Kedrovsky coal mine. *Bulletin of Kemerovo State University [Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta]*, 1–2: 44–48 (in Russian)]

Хазиев Ф. Х. (2005) *Методы почвенной энзимологии*. Москва, Наука, 252 с. [Khaziev F. Kh. (2005) *Methods of soil enzymology*. Moscow, Nauka, 252 p. (in Russian)]

Хазиев Ф. Х. (2015) Функциональная роль ферментов в почвенных процессах. *Вестник Академии наук Республики Башкортостан*, 20(2): 14–24 [Khaziev F. Kh. (2015) Functional role of enzymes in soil processes. *Herald of the Academy of Sciences of the Republic of Bashkortostan* [Vestnik Akademii nauk Respubliki Bashkortostan], 20(2): 14–24 (in Russian)]

Хазиев Ф. Х. (2018) Экологические связи ферментативной активности почв. *Экобиотех*, 1(2): 80–92 [Khaziev F. Kh. (2018) Ecological relations of the enzymatic activity of soil. *Ekobiotech* [Ekobiotech], 1(2): 80–92 (in Russian)]

Шишов Л. Л., Тонконогов В. Д., Лебедева И. И. (2004) *Классификация и диагностика почв России*. Смоленск, Ойкумена, 342 с. [Shishov L. L., Tonkonogov V. D., Lebedeva I. I. (2004) *Classification and diagnostics of soils of Russia*. Smolensk, Oyкумена, 342 p. (in Russian)]

Albiach R., Canet R., Pomares F., Ingelmo F. (2001) Organic matter components, aggregate stability and biological activity in a horticultural soil fertilized with different rates of two sewage sludges during ten years. *Bioresource Technology*, 77(2): 109–114

Hashimoto S., Suzuki M. (2004) The impact of forest clear-cutting on soil temperature: a comparison between before and after cutting, and between clear-cut and control sites. *Journal of Forest Research*, 9(2): 125–132

Henry H. A. L. (2012) Soil extracellular enzyme dynamics in a changing climate. *Soil Biology & Biochemistry*, 47: 53–59

Li J., Tong X., Awasthi M. K., Wu F., Ha S., Ma J., Sun X., He C. (2018) Dynamics of soil microbial biomass and enzyme activities along a chronosequence of desertified land revegetation. *Ecological Engineering*, 111: 22–30

Polyanskaya L. M., Zvyagintsev D. G. (2005) The content and composition of microbial biomass as an index of the ecological status of soil. *Eurasian Soil Science*, 38(6): 625–633

Zvyagintsev D. G., Kurakov A. V., Umarov M. M., Philip Z. (1997) Microbiological and biochemical indicators of lead pollution in soddy-podzolic soil. *Eurasian Soil Science*, 30(9): 1003–1009

EDN: FCXTTL

УДК 581.14, 58.04

Expression of Genes Involved in Phenolics and Lignin Biosynthesis in *Zinnia elegans* under Saline Stress

Anastasia S. Tugbaeva^{*a}, Alexander A. Ermoshin^a,
Hada Wuriyanghan^b and Irina S. Kiseleva^a

^a*Ural Federal University
named after the first President of Russia B. N. Yeltsin
Ekaterinburg, Russian Federation*

^b*Inner Mongolia University
Hohhot, China*

Received 6.04.2022, received in revised form 27.10.2022, accepted 17.04.2023

Abstract. Salinization is a common type of agricultural land degradation. It causes inhibition of plant growth and productivity. Previous research into mechanisms of plant resistance to salinity and other stressors has shown that one of nonspecific responses is cell wall lignification which limits translocation of water and ions in the tissues and the whole plant. The current study aims to investigate the responses of *Zinnia elegans* Jacq. grown under regular soil irrigation with 50 mM NaCl. Plant growth parameters and biochemical characteristics, such as the level of hydrogen peroxide and malondialdehyde (MDA), and phenolics and lignin content, were determined. The level of expression of genes encoding the biosynthesis of phenolic compounds and lignin was evaluated by the relative number of transcripts. Application of 50 mM NaCl to soil decreased plant growth and induced lipid peroxidation in stem tissues, despite an increase in the concentration of phenolic compounds. It means that the antioxidant potential of produced phenolics might be insufficient for plant protection. The amount of lignin in stem tissues increased mainly due to Klason lignin which is known to limit cell elongation. The concentration of phenolic compounds correlated with the expression of *PAL*, *C4H* and *4CL* genes involved in their biosynthesis; and the amount of lignin correlated with the expression level of *CCR*, *CAD*, *PRX*, and *LAC* genes.

Keywords: cell wall, hydrogen peroxide, phenolics, lignin, salinization.

© Siberian Federal University. All rights reserved

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

* Corresponding author E-mail address: anastasia.tugbaeva@gmail.com

ORCID: 0000-0001-9231-3650 (Tugbaeva A.); 0000-0003-2784-4898 (Ermoshin A.); 0000-0002-2762-0926 (Wuriyanghan H.); 0000-0002-8709-5203 (Kiseleva I.)

Acknowledgements. This research was supported by Russian Science Foundation, Project No. 22–24–00817, <https://rscf.ru/project/22–24–00817/>.

Citation: Tugbaeva A. S., Ermoshin A. A., Wuriyanghan H., Kiseleva I. S. Expression of genes involved in phenolics and lignin biosynthesis in *Zinnia elegans* under saline stress. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 193–205. EDN: FCXTTL



Экспрессия генов метаболизма фенолов и лигнина в *Zinnia elegans* в условиях засоления

А. С. Тугбаева^а, А. А. Ермошин^а,
Х. Вируянган^б, И. С. Киселева^а

^аУральский федеральный университет
Российская Федерация, Екатеринбург

^бУниверситет Внутренней Монголии
Хух-Хото, Китай

Аннотация. Засоление – распространенный вид нарушения сельскохозяйственных земель. Оно вызывает угнетение роста и продуктивности растений. Изучение механизмов устойчивости растений к засолению показало, что лигнификация клеточной стенки – одна из неспецифических реакций растений на этот и другие стрессоры, что ограничивает транспорт воды и ионов в тканях и целом растениях. Настоящее исследование направлено на изучение реакции растений *Zinnia elegans* Jacq. на засоление в длительном эксперименте при выращивании на почве с регулярным поливом 50 mM NaCl. Определены ростовые характеристики растений и биохимические показатели, такие как уровень пероксида водорода и малонового диальдегида (МДА), содержание фенольных соединений и лигнина. Уровень экспрессии генов, кодирующих биосинтез фенольных соединений и лигнина, оценивали по относительному количеству транскриптов. Внесение 50 mM NaCl в почву подавляло рост растений и индуцировало перекисное окисление липидов в тканях стебля, несмотря на увеличение концентрации фенольных соединений. Вероятно, их антиоксидантного потенциала было недостаточно для защиты растений. Количество лигнина в тканях стебля увеличивалось в основном за счет лигнина Класона, который ограничивал растяжение клеток. Уровень транскриптов генов *PAL*, *C4H*, *4CL*, участвующих в синтезе фенольных соединений, коррелировал с повышением их концентрации; а генов *CCR*, *CAD*, *PRX* и *LAC* – с количеством лигнина.

Ключевые слова: клеточная стенка, пероксид водорода, фенольные соединения, лигнин, засоление.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке Российского Научного Фонда, проект № 22–24–00817, <https://rscf.ru/project/22–24–00817/>.

Цитирование: Тугбаева, А.С. Экспрессия генов метаболизма фенолов и лигнина в *Zinnia elegans* в условиях засоления / А.С. Тугбаева, А.А. Ермошин, Х. Вируянган, И.С. Киселева // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 193–205. EDN: FCXTTL

Introduction

Land disturbance due to improper agricultural irrigation practices and climate change cause soil salinization (Singh, 2021), which limits plant uptake of water, micro- and macronutrients (Negrao et al., 2017) and decreases crop yields (Cuong et al., 2020; Oliveira et al., 2020). Changes in the water balance of plants can lead to the development of osmotic stress; excess accumulation of Na^+ can have a toxic effect. Under salt stress conditions, an oxidative burst develops in plants, provoking serious changes in photosynthesis, respiration, cell division and expansion, and thus limiting plant growth (Zhao et al., 2021).

Most horticultural (zinnia, impatiens, violet, sage, etc.) (Tenhaken, 2015; García-Caparrós, Lao, 2018) and agricultural (wheat, rice, corn, tomato, etc.) (Cuong et al., 2020; Oliveira et al., 2020; Yasemin et al., 2020; Zhao et al., 2021) plants belong to glycophytes, i.e., are sensitive to salinity. Under conditions of moderate salinity, the synthesis of osmolytes and antioxidants occurs in glycophytes (Yasemin et al., 2020; Zhao et al., 2021), and a number of morphological changes, e.g., an increase in root diameter and cell wall lignification, are observed (Oliviera et al., 2020).

The cell wall is a physical barrier which helps to protect plants from environmental stressors. The content of its main components, i.e., polysaccharides (cellulose, pectin, hemicellulose), phenolic compounds (lignin, suberin) and proteins, varies depending on the tissue type, developmental stage, intensity, and duration of external impacts (Tenhaken, 2015; Byrt et al., 2018; Oliveira et al., 2020; Liu et al., 2021). Secondary cell walls, where lignin and

suberin are deposited, contribute to plant salinity resistance (Vaahtera et al., 2019) along with the other mechanisms. Suberin is found mainly in the Casparian strips, and its formation is associated with the activity of NADPH oxidases (Vaahtera et al., 2019). Early suberinization was found in *Arabidopsis thaliana* L. endoderm under salt stress compared to untreated plants; increased deposition of lignin and suberin has been shown in the stele, outer layers of cortical cells, and epiderma in many cereals (Byrt et al., 2018). Lignin makes cell walls rigid and hydrophobic. Its precursors, monolignols (coniferyl, synapyl, caffeyl alcohols), are synthesized in the cytosol via the phenylpropanoid pathway, then transported to the apoplast, where they are oxidized by class III peroxidases (PRX, EC 1.11.1.7) and laccases (LAC, EC 1.10.3.2) into radicals involved in lignin biosynthesis by the free radical mechanism (Veljovic Jovanovic et al., 2018; Berthet et al., 2012).

Phenylpropanoid pathway reactions involve the sequential conversion of phenylalanine to *p*-coumaroyl-CoA (Fraser, Chapple, 2011). Phenylalanine ammonia-lyase (PAL, EC 4.3.1.24) deaminates phenylalanine to cinnamic acid. Then, cinnamate 4-hydroxylase (C4H, EC 1.14.13.11) hydroxylates cinnamic acid to *p*-coumaric acid. 4-coumarate-CoA ligase (4CL, EC 6.2.1.12) catalyzes the synthesis of *p*-coumaroyl-CoA, a precursor of hydroxycinnamic alcohols, flavonoids, lignins, and isoflavonoids (Fraser, Chapple, 2011). Then cinnamoyl-CoA reductase (CCR, EC 1.2.1.44) converts hydroxycinnamoyl-CoA to hydroxycinnamic aldehydes, cinnamyl alcohol dehydrogenase (CAD; EC 1.1.1.195) catalyzes the formation of hydroxycinnamic alcohol, the precursor of *p*-hydroxyphenyl (H),

guaiacyl (G), and syringyl (S) lignin monomers (Fraser, Chapple, 2011). It was shown that high salinity induced lignification of plant cell walls by increased activity of PAL, C4H, 4CL and class III peroxidases (Gupta, De, 2017; Mrazova et al., 2017; Liu et al., 2021).

Z. elegans is a widely cultivated, ornamental plant that is grown for cut flower production and used in landscape design. It is characterized by strong development of mechanical and vascular tissues (Pesquet et al., 2013; Tugbaeva et al., 2021); that is why many experiments were carried out on zinnia as a model plant for studying lignification and xylogenesis (Novo-Uzal et al., 2013; Pesquet et al., 2013). This research aims to study the responses of *Z. elegans* plants including the level of oxidative stress, the accumulation of phenolics and lignin, and the expression of genes involved in their synthesis in a long-term experiment at 50 mM NaCl in the soil substrate.

Materials and methods

In the preliminary experiment aimed at selecting the effective concentrations of NaCl, *Z. elegans* (cv. "Rotkappchen") seeds were germinated on Petri dishes by adding aqueous solutions of 10–200 mM NaCl and distilled water as a control. The linear sizes of the root and hypocotyl of the seedlings were measured on the seventh day. For the long-term experiment, 50 mM NaCl was applied to the soil substrate. The long-term experiments included two variants (treatment with 50 mM NaCl, and controls irrigated with distilled water) with three replicates, each of 25 zinnia plants. All plants were grown individually in 0.2 l pots on a pre-autoclaved substrate – a mixture of peat and coco substrate in a ratio of 3: 1. The peat was neutralized with lime. NH_4NO_3 and KH_2PO_4 were used as fertilizers in the ratio of total N – 1500, P – 2500, K – 3000 mg kg^{-1} . No microelements were added. Pots were irrigated

every three days with 30 ml of aqueous solutions 50 mM NaCl for 21 days. In controls, distilled water was used. Plants were grown at 23 °C; the photoperiod was set to 16/8 (day/night). At the start of the experiment, the pH of the substrate mixture was 6.0; $\text{EC}_{1:5}$ was 947 $\mu\text{S cm}^{-1}$ in the controls and 1794 $\mu\text{S cm}^{-1}$ in the soil treated with NaCl. At the end of the experiment, $\text{EC}_{1:5}$ was 645 $\mu\text{S cm}^{-1}$ in the controls and 2250 $\mu\text{S cm}^{-1}$ in the treated soil. The pH of soil extracts was 5.4 in both variants.

The plants were allowed to grow for three weeks, which corresponds to the middle of the *Z. elegans* vegetative growth phase (Asghar et al., 2022). By that time, the plants had two internodes out of five. The first internode relative to the hypocotyl was completely formed, while the process of xylogenesis was still ongoing in the second one (Pesquet et al., 2013; Tugbaeva et al., 2021). On the 21st day of growth, both treated and untreated plants (30 of each variant) were used to measure root and stem size (length, mm), dry weight (DW), and water content (%). Fresh weight (FW) of plant organs was measured immediately after detachment; DW was determined after fixation at 105 °C for 5 minutes and drying at 70 °C. The water content was calculated as a percentage of fresh weight.

The H_2O_2 content was determined spectrophotometrically in crude extracts obtained from the roots and stems (0.1 M Tris-HCl buffer, pH 7.8) using the method based on the peroxide-mediated oxidation of Fe (II), followed by the reaction of Fe (III) with xylenol orange dye (Bellincampi et al., 2000), and expressed in $\mu\text{M H}_2\text{O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FW}$. The lipid peroxidation (LPO) level was estimated spectrophotometrically by the thiobarbituric acid test and expressed in $\mu\text{M MDA g}^{-1} \text{ FW}$ (Uchiyama, Mihara, 1978). The content of phenolic compounds in 70 % ethanol extracts was determined spectrophotometrically using the Folin-Ciocalteu reagent and expressed

as mg gallic acid equivalent (GAE) per g FW (Larayetan et al., 2019). The Klason lignin (KL) and acid-soluble lignin (ASL) content was determined in dried roots or stems by the sulfuric acid method (Bajpai, 2018) and expressed as a percentage of DW. The optical density of all samples was measured on a Tecan Infinite M200 Pro spectrophotometer (Tecan Austria GmbH, Austria).

Total RNA was extracted from the root and stem tissues using Trizol (TransGen Biotech, China). The concentration and quality of isolated RNA was assessed spectrophotometrically using a NanoDrop ND-1000 instrument (ThermoScientific, USA). For each sample, 100 ng of total RNA was used for the first-strand cDNA synthesis with Oligo(dT)23VN primers and Random Hexamer according to the manufacturer's instructions (HiScriptII 1st standard cDNA synthesis kit, Vasyme, China). The procedure of qRT-PCR and primers used were published earlier (Tugbaeva et al., 2022). The relative expression level was calculated using the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ method (Livak, Schmittgen, 2001).

Ten plants of each variant were randomly taken for morphometric analysis in each

replicate, 30 individual plants in total. The data are presented as mean values and standard error for all 30 plants.

Biochemical parameters are performed as mean values and standard error for 3 biological replicates (separate experiments) and 5 analytical replicates for each biological replicate, 15 replicates in total. Each of the 5 analytical replicates represented a pooled sample of 10 plants of each variant. Gene expression data were presented as mean values and standard error for 3 biological replicates (separate experiments) and 3 analytical replicates (3 plants) for each biological replicate, totally 9 replicates. Statistical data processing included the Student's *t*-test and Mann-Whitney *U*-test and was carried out using STATISTICA 13 for Windows 10.

Results

In the preliminary experiment, the effect of different NaCl concentrations on the germination of seeds and the growth of *Z. elegans* seedlings was determined. In the case of 10–25 mM NaCl, the root length of seedlings did not change relative to the control group of plants (Fig. 1). Under the conditions of 50 mM NaCl, the root

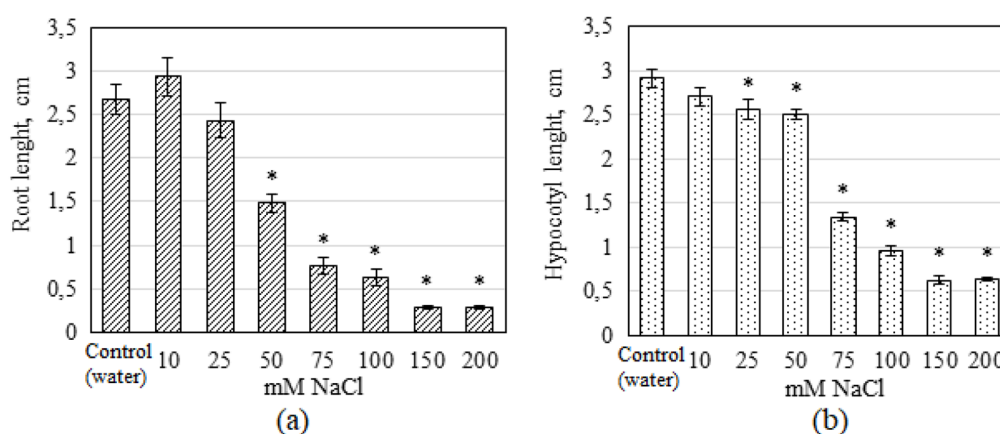


Fig. 1. The root (a) and hypocotyl (b) length of zinnia seedlings on the seventh day of growth under NaCl treatment. Results are expressed as mean $\pm$ standard error ($n = 30$). Asterisks represent significant differences from control ($p < 0.05$, *t*-test)

length decreased by 44 %, while in the presence of 75–200 mM NaCl, root growth was strongly inhibited. Compared to the control, the hypocotyl height decreased by 12–14 % at 25 and 50 mM NaCl; by 53 and 67 % at 75 and 100 mM NaCl, respectively; by 78 % at 150 and 200 mM NaCl (Fig. 1). For the long-term experiment, 50 mM NaCl was chosen, as it was the minimal concentration that suppressed the growth of both the hypocotyl and the root, the latter more than twice in comparison with the control. In the 21-day experiment, salinization of the substrate with 50 mM NaCl led to a decrease in the linear size and biomass of the axial organs compared with the control. The weight of the root system decreased by 68 %, and the length of the main root by 40 % (Table 1). The stem length decreased by 12 % (Table 1, Fig. 2); and the DW was lower by

42 % relative to the control. The water content did not differ significantly in stem (77.2 % – control and 83.8 % – 50 mM NaCl) and root (94.9 % and 93.0 %, respectively).

The content of LPO product, MDA, a typical marker of stress, increased in all organs of *Z. elegans* plants (by 1.8 times in stem and by 1.5 times in root) in the case of NaCl application to the soil substrate, while the content of hydrogen peroxide as a form of reactive oxygen species increased by 1.9 times in the root and did not change in the stem, compared with the untreated plants (Table 2).

Under stress conditions, plants often accumulate low molecular weight antioxidants, mainly phenolic compounds. In *Z. elegans* roots, the growth of LPO products under increased salinity was accompanied by a slight decrease in

Table 1. Morphological parameters of root and stem of *Z. elegans* plants under NaCl treatment

Variant of experiment	Root length, mm	Root DW, mg	Stem height, mm	Stem DW, mg
Control (water)	13.6 ± 0.5 ^a	135.6 ± 8.8 ^a	57.6 ± 2.1 ^a	43.8 ± 1.9 ^a
Salt treatment (50 mM)	8.1 ± 0.9 ^b	43.3 ± 3.9 ^b	50.6 ± 1.7 ^b	25.0 ± 0.6 ^b

Note. Results are expressed as mean ± standard error ($n = 30$). Different letters represent significant differences between treatments ($p < 0.05$, t -test).

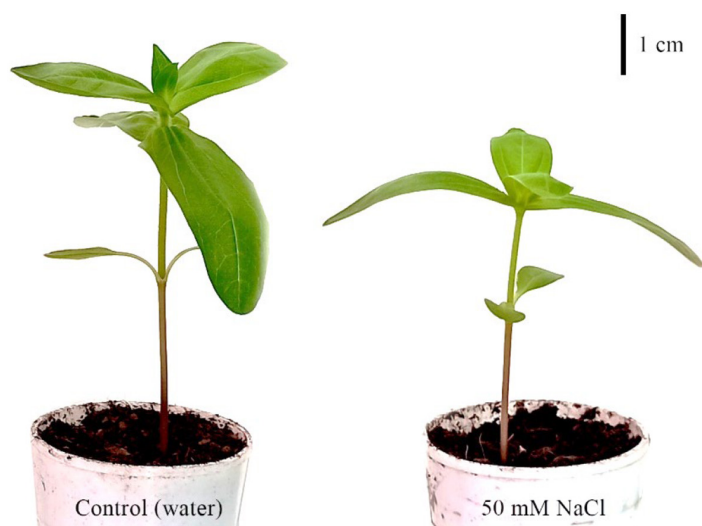


Fig. 2. *Z. elegans* plants (21-days old) under NaCl treatment

Table 2. The content of hydrogen peroxide and MDA, free phenolic compounds, ASL and KL in root and stem tissues of *Z. elegans* under NaCl treatment

Variant	H ₂ O ₂ , mg g ⁻¹ FW		MDA, mg g ⁻¹ FW		Free phenolic compounds, mg GAE g ⁻¹ FW		ASL, %		KL, %	
	Root	Stem	Root	Stem	Root	Stem	Root	Stem	Root	Stem
Control (water)	235.8 ± 8.8 ^a	120.5 ± 9.1 ^a	4.5 ± 0.2 ^a	0.31 ± 0.02 ^a	0.43 ± 0.01 ^a	0.61 ± 0.03 ^a	4.89 ± 0.23 ^a	6.43 ± 0.11 ^a	9.29 ± 0.41 ^a	8.02 ± 0.44 ^a
Salt treatment (50 mg)	456.1 ± 31.8 ^b	139.7 ± 8.1 ^a	6.7 ± 0.1 ^b	0.87 ± 0.04 ^b	0.37 ± 0.02 ^b	1.09 ± 0.10 ^b	5.07 ± 0.31 ^b	5.10 ± 0.30 ^b	8.31 ± 0.38 ^b	10.60 ± 0.30 ^b

Note. Results are expressed as mean ± standard error ($n = 15$). Different letters represent significant differences between treatments ($p < 0.05$, U -test).

phenolic compounds. In the stem, on the contrary, it increased by more than 80 % (Table 2).

Phenolic compounds can function not only as antioxidants but also as precursors in lignin biosynthesis. In *Z. elegans* roots, under 50 mM NaCl, the ASL content increased by 16 % compared to the control (Table 2), while the KL content decreased by 12 % relative to the control. In the stem, the amount of ASL decreased by 21 %, and KL increased by 32 % compared to the control.

The expression of genes involved in the phenylpropanoid pathway and lignin biosynthesis in roots and stems was evaluated by the level of their transcripts. In the roots of plants grown under increased salinity, the level of transcripts of the *PAL*, *C4H*, *CCR*, and *CAD* genes decreased, and the *4CL* gene increased by 4.1 times compared to the control (Fig. 3a). The relative expression level of the *PRX* and *LAC* genes also decreased. In stem tissues of *Z. elegans* plants exposed to 50 mM NaCl, the level of expression of the studied genes in the phenylpropanoid pathway increased (Fig. 3): *PAL* by 1.9 times, *C4H* and *4CL* by 1.4–1.5 times, *CCR* by 3.7 times and *CAD* by 9.5 times. The level of expression of the *PRX* and *LAC* genes involved in lignification increased by 2.2 and 2.9 times compared with the control, which

corresponded to an increase in the total lignin content in stem tissues in treated plants.

Discussion

Under NaCl excess almost all functions of glycophyte plants change: growth and photosynthesis decrease, water balance and mineral nutrition are disturbed, and a significant part of metabolites are redistributed for the synthesis of antioxidant components (Tenhaken, 2015; Cuong et al., 2020; Zhao et al., 2021). Salt stress leads to a decrease in the biomass and height of ornamental plants (Tenhaken, 2015). It was estimated that in *Z. elegans*, such characteristics as the germination rate, the FW and the size of seedlings and their parts (hypocotyl, cotyledons) decreased under 100 mM NaCl (García-Caparrós, Lao, 2018). In our study, *Z. elegans* plants occurred to be sensitive to salinization of 50 mM NaCl – the root and stem length and weight decreased, but there were no symptoms of acute salt stress in the form of chlorosis. Perhaps one of the reasons for stem growth limitation was the lignification of cell walls that restricted the ability of cell walls to elongate.

In our study, sodium chloride caused the development of oxidative stress in plants. The lipid peroxidation level and hydrogen peroxide concentration in tissues increased. Similar results

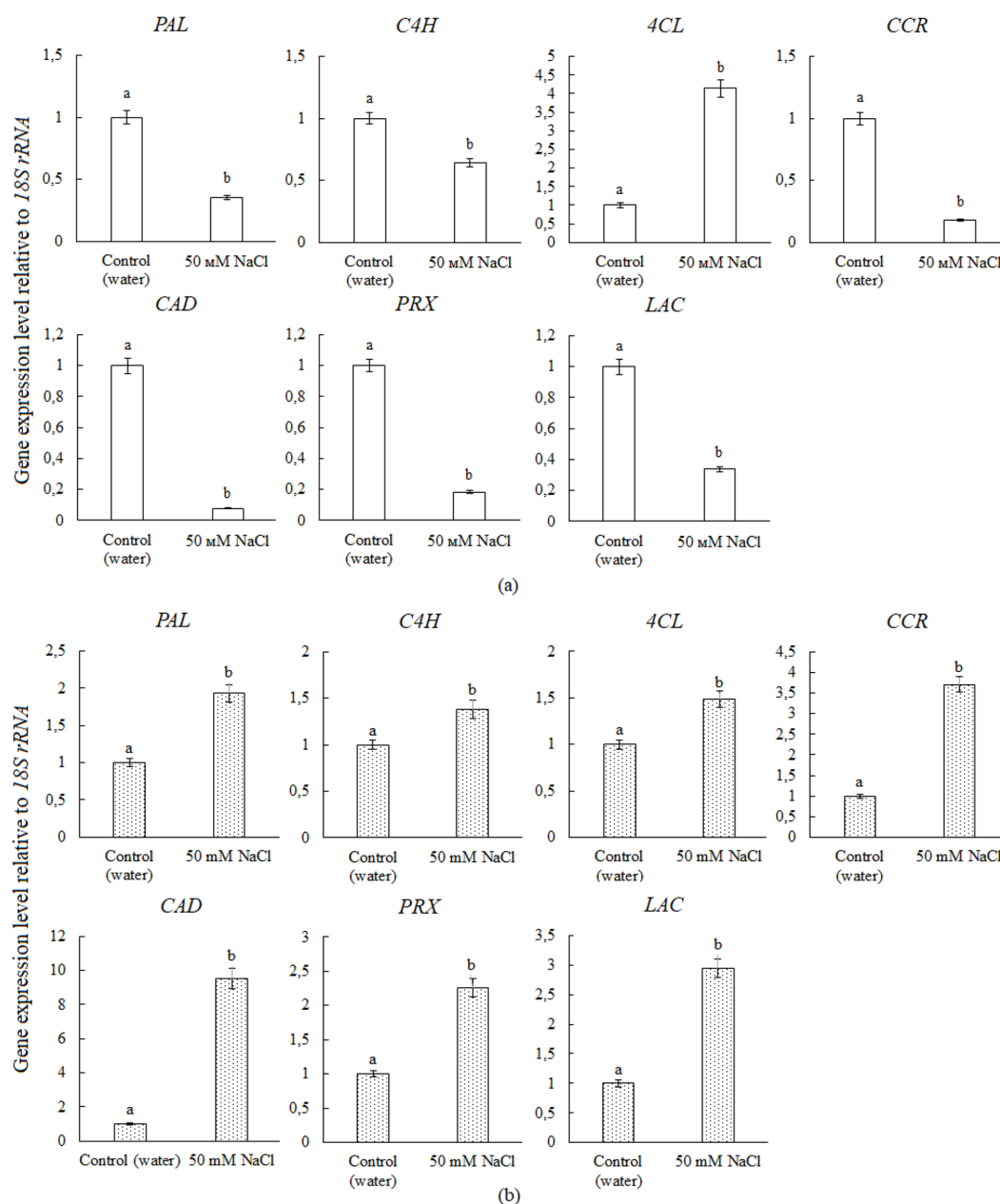


Fig. 3. Relative expression levels of phenylpropanoid biosynthetic pathway genes in root (a) and stem (b) of 21-day-old *Z. elegans* grown under 50 mM NaCl. *18S rRNA* was used as the reference gene. Results are expressed as mean $\pm$ standard error ($n = 9$). Different letters represent significant differences between treatments ($p < 0.05$, *U*-test)

in the roots and leaves of *Z. elegans* were obtained by Manivannan et al. (2015) under 50 mM NaCl in the medium and by Yasemin et al. (2021) under 50–200 mM NaCl. So, it can be concluded that the decrease of growth due to oxidative burst is

a common response of *Z. elegans* to salinization within 50–200 mM NaCl.

A typical reaction to stress conditions is quenching of reactive oxygen species. Phenolic compounds are known as effective antioxidants.

They demonstrate antioxidant activity under stress caused by various biotic and abiotic factors, including salinity. Therefore, the increase in phenolics content in the stem, found in our study, can be considered as a response of *Z. elegans* to increased salinity (Table 2). The rise of phenolics amount in *Z. elegans* stem can be attributed to an increase in gene expression as a corresponding increase in the amount of gene transcripts involved in the regulation of phenylpropanoid pathway, *PAL*, *C4H*, *4CL*, *CCR*, and *CAD*, was also observed (Fig. 3). The Spearman correlation coefficient between the level of *PAL*, *C4H*, *4CL*, *CCR* transcripts and phenolics concentration was 0.85–0.89. In roots, the concentration of phenolics slightly decreased under 50 mM NaCl, which could be explained by the fall of the levels of *PAL*, *C4H*, *CCR*, and *CAD* gene transcripts.

Phenolics are known as substrates for peroxidases. It was shown that the activity of class III peroxidases, which use phenolics as substrates in many reactions, increased under saline conditions (Su et al., 2020). In our study, the expression level of the *PRX* gene decreased in the root but increased in the stem. The results suggest that the synthesis of phenolic compounds via the phenylpropanoid pathway and their use by peroxidases could compensate for each other, and as a result, the total amount of phenolic compounds did not change drastically.

The changes in the content of phenolics and gene transcripts involved in their biosynthesis may depend on the duration of the stress period. In *Lactuca sativa* L. leaves the content of phenolic compounds decreased upon short-term treatment by 50, 100, and 200 mM NaCl, but did not change after a long-term treatment with 5 mM NaCl compared with the control (Kim et al., 2008). Accumulation of phenolics also depended on the genotype: in the roots and leaves of salt-tolerant *Oryza sativa* L. their concentration varied in

a more pronounced way than in salt-sensitive plants (Gupta, De, 2017).

Phenolic compounds perform a variety of functions, such as defense responses, signal compounds, pigment compounds, attractants, and repellents (Cheynier et al., 2013). They are also used as precursors in lignin biosynthesis. It is known that lignification is a nonspecific response of plants to different stressors. It protects cells and preserves their integrity under oxidative stress. In our study, the total lignin amount in the stem increased in the case of 50 mM NaCl application. The enhanced lignification under salinity stress was also shown in *Glycine max* L. (Neves et al., 2010), *Lycopersicon esculentum* Mill. (Sánchez-Aguayo et al., 2004), *T. aestivum* (Jbir et al., 2001), *Z. mays* (Oliveira et al., 2020), etc.

The composition of lignin determines its characteristics and could change under abiotic stressors (Oliveira et al., 2020). Our results have evidenced that under saline conditions, the composition of lignin altered in *Z. elegans* – in the stem the amount of ASL decreased, while KL increased; an opposite pattern was observed in roots (Table 2). It is known that the predominance of S-units is characteristic of ASL, while KL consists of H-, G- and S-units (Yasuda et al., 2001). In stems of *Z. mays*, the number of S-monolignols in lignin increased under salt stress (Oliveira et al., 2020), while in roots of *G. max*, both H- and S-monolignols have risen (Neves et al., 2010). Changes in lignin composition are known to result from a complex, time-related regulation of the enzymes and genes involved in the phenylpropanoid pathway and lignin synthesis – *PAL*, *C4H*, *4CL*, *CCR*, *CAD*, *PRX*, and *LAC* (Mrazova et al., 2017; Cuong et al., 2020). The phenylpropanoid pathway enzymes catalyze a balanced sequence of reactions which lead to formation of H-, G-, and S-units of lignin in equal proportion (Fraser, Chapple, 2011). In our study, the level of gene transcripts changed

differently in the under- and aboveground organs under saline stress compared with the control. In the stem, the level of *CCR* and *CAD* transcripts increased. The enzymes encoded by them are responsible for the late stages of the phenylpropanoid pathway (Fraser, Chapple, 2011) and thus for the synthesis of all monolignol-units (H-, G- and S) that are necessary for KL synthesis. The Spearman correlation coefficient for KL and the level of *PRX*, *LAC*, *CCR* and *CAD* transcripts was 0.74–0.78. The level of root transcripts of *CCR* and *CAD* decreased, which caused the predominance of one type of monolignol units.

We suppose that in the *Z. elegans* stem, the rise of the *PRX* gene expression level under saline conditions may lead to an increase in the total peroxidase activity and tissue lignification. The decline in the *PRX* gene expression level in the root did not provide additional lignin deposition. Multidirectional changes in the expression level of phenolics and lignin synthesis genes were also shown for *T. aestivum* (Cuong et al., 2020) and *Lotus japonicus* L. (Mrázová et al., 2017). In the response to salinity stress, the gene encoding class III peroxidases, for example, *TaPRX-2A*, was differentially expressed in the roots and leaves of *T. aestivum* at 200 mM NaCl (Su et al., 2020). The stress caused by 50 mM NaCl had a different effect on the level of *CsaNAPOD* transcripts in the roots, stems, and leaves of *Cucumis sativus* L. seedlings, which suggests organ-specific (Fan et al., 2014) and species-specific responses to salt stress.

As peroxidases are involved in the biosynthesis of lignin and in preventing the development of oxidative stress by hydrogen peroxide degradation (Tugbaeva et al., 2019), the

pattern of their participation in stress responses seems to be intriguing and complicated. Along with *PRX*, the expression level of another gene involved in lignin biosynthesis, *LAC*, changed under sodium chloride treatment.

Thus, the responses of *Z. elegans* to 50 mM NaCl are different for roots and stems, and involve both changes in phenolics content and lignin deposition.

Conclusions

Z. elegans is a floral culture widely used in gardening and landscape design. Like all glycophytes, it showed sensitivity to substrate salinity of 50 mM NaCl in the long-term experiment, as evidenced by oxidative stress (an increase of MDA in stem) and inhibition of growth. An increased expression level of genes encoding enzymes of the phenylpropanoid pathway was shown. It can enhance phenolics synthesis and significantly increase their antioxidant effect. Besides, the observed rise of phenolics can provide more phenylpropanoid radicals for lignin biosynthesis. The rise of *PRX* and *LAC* gene expression levels can lead to the additional deposition of lignin. Lignification enhances the mechanical strength of axial organs and thus can limit acropetal translocation of sodium ions in them, restricting the toxic action of Na^+ , thus normalising plant functions and providing plant growth in saline conditions.

Our study makes it possible to consider *Z. elegans* as a promising ornamental plant capable of adapting to soil salinity within 50 mM NaCl. This will expand its cultivation areas to urban landscapes and lands disturbed by improper irrigation.

References

Asghar R., Ziaf K., Ahmad I., Ghani M. A., Shahzad U. (2022) Sowing times affect flowering, pollen viability and seed yield of *Zinnia elegans* cvs. ‘Lilliput’ and ‘Super Yoga’. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 59(2): 279–287

- Bajpai P. (2018) *Biermann's handbook of pulp and paper. Volume I: Raw material and pulp making*. New York, Elsevier, 668 p.
- Bellincampi D., Dipierro N., Salvi G., Cervone F., De Lorenzo G. (2000) Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *rolB* gene expression in tobacco leaf explants. *Plant Physiology*, 122(4): 1379–1385
- Berthet S., Thevenin J., Baratiny D., Demont-Calet N., Debeaujon I., Bidzinski P., Leple J.C., Huis R., Hawkins S., Gomez L.D., Lapierre C., Jouanin L. (2012) *Advances in botanical research. Volume 61: Lignins: biosynthesis, biodegradation and bioengineering. Chapter 5 – Role of plant laccases in lignin polymerization*. Jouanin L., Lapierre C. (eds.) Academic Press, p. 145–172
- Byrt C. S., Munns R., Burton R. A., Gilliam M., Wege S. (2018) Root cell wall solutions for crop plants in saline soils. *Plant Science*, 269: 47–55
- Cheynier V., Comte G., Davies K. M., Lattanzio V., Martens S. (2013) Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. *Plant Physiology and Biochemistry*, 72: 1–20
- Cuong D. M., Kwon S.-J., Nguyen B. V., Chun S. W., Kim J. K., Park S. U. (2020) Effect of salinity stress on phenylpropanoid genes expression and related gene expression in wheat sprout. *Agronomy*, 10(3): 390
- Fan H., Chen W., Yu Z., Du C. (2014) Isolation and characterization of a class III peroxidase cDNA from cucumber under salt stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 139(5): 529–536
- Fraser C. M., Chapple C. (2011) The phenylpropanoid pathway in *Arabidopsis*. *Arabidopsis Book*, 9: e0152
- García-Caparrós P., Lao M. T. (2018) The effects of salt stress on ornamental plants and integrative cultivation practices. *Scientia Horticulturae*, 240: 430–439
- Gupta P., De B. (2017) Differential responses of cell wall bound phenolic compounds in sensitive and tolerant varieties of rice in response to salinity. *Plant Signaling & Behavior*, 12(10): e1379643
- Jbir N., Chaïbi W., Ammar S., Jemmali A., Ayadi A. (2001) Root growth and lignification of two wheat species differing in their sensitivity to NaCl, in response to salt stress. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences – Series III – Sciences de la Vie*, 324(9): 863–868
- Kim H. J., Fonseca J. M., Choi J. H., Kubota C., Kwon D. Y. (2008) Salt in irrigation water affects the nutritional and visual properties of romaine lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(10): 3772–3776
- Larayetan R., Ololade Z. S., Ogunmola O. O., Ladokun A. (2019) Phytochemical constituents, antioxidant, cytotoxicity, antimicrobial, antitrypanosomal, and antimalarial potentials of the crude extracts of *Callistemon citrinus*. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2019: 5410923
- Livak K. J., Schmittgen T. D. (2001) Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2^{-ΔΔC_t} method. *Methods*, 25(4): 402–408
- Liu J., Zhang W., Long S., Zhao C. (2021) Maintenance of cell wall integrity under high salinity. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(6): 3260
- Manivannan A., Soundararajan P., Arum L. S., Ko C. H., Muneer S., Jeong B. R. (2015) Silicon-mediated enhancement of physiological and biochemical characteristics of *Zinnia elegans* ‘Dreamland Yellow’ grown under salinity stress. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 56: 721–731

- Mrázová A., Belay S.A., Eliášová A., Perez-Delgado C., Kaducová M., Betti M., Vega J.M., Paľove-Balang P. (2017) Expression, activity of phenylalanine-ammonia-lyase and accumulation of phenolic compounds in *Lotus japonicus* under salt stress. *Biologia*, 72: 36–42
- Negrao S., Schmockel S.M., Tester M. (2017) Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany*, 119(1): 1–11
- Neves G. Y. S., Marchiosi R., Ferrarese M. L. L., Siqueira-Soares R. C., Ferrarese-Filho O. (2010) Root growth inhibition and lignification induced by salt stress in soybean. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 196(6): 467–473
- Novo-Uzal E., Fernández-Pérez F., Herrero J., Gutiérrez J., Gómez-Ros L. V., Bernal M. Á., Díaz J., Cuello J., Pomar F., Pedreño M. Á. (2013) From *Zinnia* to *Arabidopsis*: approaching the involvement of peroxidases in lignification. *Journal of Experimental Botany*, 64(12): 3499–3518
- Oliveira D.M., Mota T.R., Salatta F.V., Sinzker R.C., Končítíková R., Kopečný D., Simister R., Silva M., Goeminne G., Morreel K., Rencoret J., Gutiérrez A., Tryfona T., Marchiosi R., Dupree P., Del Río J.C., Boerjan W., McQueen-Mason S. J., Gomez L.D., Ferrarese-Filho O., Dos Santos W.D. (2020) Cell wall remodeling under salt stress: Insights into changes in polysaccharides, feruloylation, lignification, and phenolic metabolism in maize. *Plant, Cell & Environment*, 43(9): 2172–2191
- Pesquet E., Zhang B., Gorzsas A., Puhakainen T., Serk H., Escamez S., Barbier O., Gerber L., Courtois-Moreau C., Alatalo E., Paulin L., Kangasjärvi J., Sundberg B., Goffner D., Tuominen H. (2013) Non-cell-autonomous postmortem lignification of tracheary elements in *Zinnia elegans*. *The Plant Cell*, 25(4): 1314–1328
- Sánchez-Aguayo I., Rodríguez-Galán J. M., García R., Torreblanca J., Pardo J.M. (2004) Salt stress enhances xylem development and expression of S-adenosyl-L-methionine synthase in lignifying tissues of tomato plants. *Planta*, 220(2): 278–285
- Singh A. (2021) Soil salinization management for sustainable development: a review. *Journal of Environmental Management*, 277: 111383
- Su P., Yan J., Li W., Wang L., Zhao J., Ma X., Li A., Wang H., Kong L. (2020) A member of wheat class III peroxidase gene family, *TaPRX-2A*, enhanced the tolerance of salt stress. *BMC Plant Biology*, 20(1): 392
- Tenhaken R. (2015) Cell wall remodeling under abiotic stress. *Frontiers in Plant Science*, 5: 771
- Tugbaeva A.S., Ermoshin A.A., Kiseleva I.S. (2019) Prediction of some peroxidase functions in *Arabidopsis thaliana* L. by bioinformatic search. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii*, 23(5): 615–623
- Tugbaeva A., Ermoshin A., Plotnikov D., Wuriyangan H., Kiseleva I. (2021) Role of class III peroxidases in stem lignification of *Zinnia elegans* Jacq. *Biology and Life Sciences Forum*, 4(1): 22
- Tugbaeva A., Ermoshin A., Wuriyangan H., Maleva M., Borisova G., Kiseleva I. (2022) Copper stress enhances the lignification of axial organs in *Zinnia elegans*. *Horticulturae*, 8(6): 558
- Uchiyama M., Mihara M. (1978) Determination of malonaldehyde precursor in tissues by thiobarbituric acid test. *Analytical Biochemistry*, 86(1): 271–278
- Vaahtera L., Schulz J., Hamann T. (2019) Cell wall integrity maintenance during plant development and interaction with the environment. *Nature Plants*, 5: 924–932
- Veljovic Jovanovic S., Kukavica B., Vidovic M., Morina F., Menckhoff L. (2018) Class III peroxidases: functions, localization and redox regulation of isoenzymes. *Antioxidants and antioxidant enzymes in higher plants*. Gupta D., Palma J., Corpas F. (eds.) Cham, Springer, p. 269–300

Yasemin S., Güzel Değer A., Koksall N. (2020) The effects of salt stress in zinnia (*Zinnia* sp.) cultivars during seed germination and at the early stages of seedling growth. *Turkish Journal of Agricultural Research*, 7(3): 253–265

Yasemin S., Güzel Değer A., Çevik S., Koksall N. (2021) Benchmarking of the effects of salinity on antioxidant enzymes activities, lipid peroxidation and H₂O₂ levels in the leaves of two zinnia species. *Kahramanmaraş Sütçü İmam Üniversitesi Tarımve Doğa Dergisi*, 24(1): 31–39

Yasuda S., Fukushima K., Kakehi A. (2001) Formation and chemical structures of acid-soluble lignin I: sulfuric acid treatment time and acid-soluble lignin content of hardwood. *Journal of Wood Science*, 47: 69–72

Zhao S., Zhang Q., Liu M., Zhou H., Ma C., Wang P. (2021) Regulation of plant responses to salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(9): 4609

EDN: JQUROZ

УДК 631.879:635.758:576.31–048.78

Spent Mushroom Substrates to Improve the Morphometric Indicators and Composition of Biologically Active Compounds in Dill Plants

Tatiana A. Kulagina,
Irina D. Zykova* and Elena N. Zaitseva
Siberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 2.05.2023, received in revised form 22.05.2023, accepted 04.06.2023

Abstract. Growing mushrooms on nutrient substrates made of sawdust may be promising avenues for utilization of sawmill waste. The authors have used sawdust of deciduous trees as the basis for a nutrient substrate in growing shiitake mushrooms (*Lentinula edodes* (Berk.) Pegler) in laboratory conditions. Spent mushroom substrates (SMS) after picking mushrooms can be used as an organic fertilizer and (or) mulch. Applying SMS in growing dill (*Anethum graveolens* L.) ‘Bushy’ allowed to shorten the seed germination period from 15 to 5 days and obtain a larger amount of green mass. The influence of SMS on the composition and antiradical properties of dill extract has been studied. Essential oil was obtained by water-and-steam distillation; the oil composition was studied by chromatography-mass spectrometry. In control, the main components of the essential oil of dill were α -fellandren – 15.2 %, limonene – 24.2 % and carvon – 42.5 %. When using SMS, the composition of dill essential oil was the same, however, the ratio of the components changed: the content of α -fellandren and limonene increased to 20.5 % and 31.5 %, respectively, while the content of carvon decreased to 31.0 %. Aqueous extracts of dill were studied for antiradical properties for the first time. Antiradical activity was determined in a model reaction with a free stable 2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyl radical and made 27.4 % and 35.3 % in the control and dill grown with SMS, respectively.

Keywords: sawmill waste, Shiitake mushroom, spent mushroom substrate, dill, water extracts, essential oil, antiradical activity.

Citation: Kulagina T. A., Zykova I. D., Zaitseva E. N. Spent mushroom substrates to improve the morphometric indicators and composition of biologically active compounds in dill plants. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 206–217. EDN: JQUROZ



© Siberian Federal University. All rights reserved

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

* Corresponding author E-mail address: izykova@sfu-kras.ru

ORCID: 0000-0003-2601-9570 (Kulagina T.); 0000-0002-2207-6888 (Zykova I.)

Перспективы использования отработанных грибных блоков для улучшения морфометрических показателей растений укропа и состава их биологически активных соединений

Т. А. Кулагина, И. Д. Зыкова, Е. Н. Зайцева
Сибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Перспективным направлением утилизации отходов лесопиления (опилок) считается создание на их основе питательных субстратов для выращивания грибов. В настоящей работе опилки лиственных пород деревьев использовали в качестве основы питательного субстрата для выращивания грибов шиитакэ (*Lentinula edodes* (Berk.) Pegler) в лабораторных условиях. Отработанные грибные блоки (ОГБ), остающиеся после сбора грибов, могут применяться в качестве органического удобрения и (или) мульчирующего материала. Добавление ОГБ в грунт при выращивании укропа пахучего (*Anethum graveolens* L.) сорта «Кустистый» позволило ускорить срок прорастания семян с 15 до 5 суток и получить большее количество зеленой массы. Изучено влияние применения ОГБ на состав и антирадикальные свойства экстракта укропа. Методом гидропародистилляции получено эфирное масло и методом хромато-масс-спектрометрии исследован его компонентный состав. В контрольном варианте основными компонентами эфирного масла укропа были α -фелландрен – 15,2 %, лимонен – 24,2 % и карвон – 42,5 %. В варианте с применением ОГБ изменилось процентное соотношение компонентов эфирного масла при сохранении его качественного состава: содержание α -фелландрена и лимонена возросло до 20,5 и 31,5 % соответственно, содержание карвона снизилось до 31,0 %. Впервые изучены антирадикальные свойства водных экстрактов укропа в модельной реакции со свободным стабильным 2,2-дифенил-1-пикрилгидразил-радикалом. Показано, что исследуемые экстракты проявляют антирадикальную активность, значения которой составляют 27,4 и 35,3 % для укропа, выращенного на контрольном грунте, и укропа, выращенного на грунте с ОГБ, соответственно.

Ключевые слова: отходы лесопиления, гриб шиитакэ, отработанный грибной блок, укроп сорта «Кустистый», водные экстракты, эфирное масло, антирадикальная активность.

Цитирование: Кулагина, Т. А. Перспективы использования отработанных грибных блоков для улучшения морфометрических показателей растений укропа и состава их биологически активных соединений / Т. А. Кулагина, И. Д. Зыкова, Е. Н. Зайцева // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 206–217. EDN: JQUROZ

Введение

Лесопромышленный комплекс только Российской Федерации в виде отходов лесопиления ежегодно производит более 2 млн м³ древесных опилок (Кулагина и др., 2009, 2021),

которые успешно используются в качестве топлива в котельных, печах малого объема, для производства древесных пеллет, в строительной индустрии, в гидролизной промышленности и др. (Шлобин, Таразевич, 2017; Зотов, 2018;

Борзунова, Зиновьева, 2012; Siyal et al., 2021; Ahn et al., 2014). Перспективным направлением утилизации отходов лесопиления также считается создание на их основе питательных субстратов для выращивания грибов. Для человека грибы являются ценным продуктом питания; их пищевая ценность по калорийности сравнивается с овощами и характеризуется большим содержанием белка – в среднем 3,9 г на 100 г. Средний показатель содержания полезных растительных жиров и углеводов составляет 0,5 грамм и 2,3 грамма на 100 граммов грибов, соответственно. Грибы содержат много важных минералов, таких как железо, фосфор, медь, калий и селен, оказывают положительное влияние на иммунную систему человека (Зимняков и др., 2022; Лазарева, Александрова, 2017). Поскольку основная масса опилок уходит в отвалы либо сжигается, использование их в качестве основы для создания питательных субстратов для грибов вносит вклад в решение проблемы загрязнения окружающей среды отходами лесопиления.

Отработанные грибные блоки, остающиеся после сбора грибов, изначально считались отходами – проблема, решать которую было трудно. Их утилизация осуществлялась с дополнительными затратами для фермеров, поскольку учитывались экологические требования и правила уничтожения использованных блоков. После того как был обнаружен богатый органический состав грибного компоста, отработанные грибные блоки стали использовать в качестве органического удобрения, обогащенного углеродом, или как мульчирующий материал (Иванов и др., 2015; Grimm, Wösten, 2018). Следует отметить, что применение опилок в качестве удобрения возможно, но только после специальной их подготовки. Свежие отходы лесопиления не могут использоваться в сельском хозяйстве, потому что содержат в своем составе лигнин, смолы, в случае хвой-

ных – эфирные масла, что губительно для роста и питания растений. Кроме того, бактерии, содержащиеся в почве и расщепляющие целлюлозу, потребляют азот из почвы и выделяют при этом различные вещества, увеличивающие ее кислотность.

Целью данной работы было изучение влияния добавления в почвогрунт отработанного грибного блока после выращивания гриба шиитаке (*Lentinula edodes* (Berk.) Pegler) на морфометрические показатели растений укропа пахучего (*Anethum graveolens* L.) сорта «Кустистый», а также на состав и антирадикальные свойства его экстракта.

Материалы и методы

Грибы шиитаке выращивали на субстратном блоке, приготовленном посредством смешения 350 г березовых опилок (предварительно термически обработанных, размер частиц 2–5 мм), 100 г зернового мицелия и 30 г биоактиватора роста (рис. 1а). Мицелий шиитаке и биоактиватор роста были приобретены в компании «Лаборатория Gribanich-Грибаныч» (г. Новомосковск, Тульская область). Термическая обработка опилок проводилась следующим образом: опилки загружали в металлическую емкость, заливали горячей водой (температура 70–80 °С) и нагревали на электроплитке в течение 5 часов при периодическом перемешивании, не доводя содержимое емкости до кипения. Затем воду сливали и давали субстрату отечь и остыть на мелкой сетке. Влажность готового субстрата около 65 %. На практике это означает, что при сжатии субстратной массы в кулаке из нее выделяется не более 1–2 капли воды. Биоактиватор роста добавляли к опилкам на стадии термической обработки.

Готовый субстрат помещали в полиэтиленовый пакет, который плотно запаковывали. Для обеспечения дыхания мицелия в па-



Рис. 1. Стадии выращивания грибов шиитакэ на субстратном блоке: а) – формирование блока; б) – инкубация; в) – появление плодовых тел

Fig. 1. Stages of shiitake cultivation on a substrate block: a) – block formation; b) – incubation; c) – fruiting

кете делали несколько проколов, после чего субстрат помещали в инкубационную камеру. В качестве инкубационной камеры был задействован лабораторный сушильный шкаф ЭКРОС ПЭ-4610 (Россия) с объемом камеры 56 л. В течение трех недель в инкубационной камере при температуре +26 °С происходила колонизация субстрата мицелием шиитакэ, субстратный блок стал белым (рис. 1б). В течение последующих 30 дней цвет субстратного блока изменился на коричневый, что свидетельствовало о готовности к плодоношению. Его поверхность была покрыта выростами, похожими на «поп-корн», с помощью которых шиитакэ в природных условиях пробивают кору дерева.

Коричневый блок освобождали от полиэтилена и ставили в выростную камеру (рис. 1в). Выростная камера в нашем эксперименте представляла собой самодельную обтянутую полиэтиленом (с надрезами для проникновения воздуха) конструкцию размером 50х40х70 см, включающую в себя: 1) поддон с водой, в котором на решетчатой подставке устанавливается грибной блок; 2) бытовой ультразвуковой увлажнитель воздуха МЕ-А205В (Китай); 3) цифровой термогигрометр Мегеон 20209 (Китай). Температуру поддер-

живали в интервале 15–18 °С (открытие окон, вентиляция), влажность – на уровне 60–80 %.

Процесс плодоношения длился 14 дней. После снятия урожая ОГБ находился некоторое время на открытом воздухе для удаления из него оставшейся влаги. Далее ОГБ с влажностью 1,5 % применяли в качестве добавки при выращивании укропа.

«Кустистый» – сорт укропа, который выращивают в открытом грунте практически на всей территории России. Благодаря сближенным междоузлиям растения этого сорта формируют много листьев. Листовая розетка, состоящая из 10–12 листьев, немного приподнята. Листья крупные, насыщенного зеленого цвета, имеют небольшой восковой налет. Форма листа – среднерассеченная. Центральный цветонос немного больше остальных. Молодая зелень сочная и мягкая. Из-за большого содержания эфирных масел аромат ярко выражен. Относится к группе обильно лиственного типа. Не любит закисленных почв и отсутствия полива.

Укроп выращивали в лабораторных условиях в пластиковых лотках (6 шт.), заполненных грунтом, приобретенным в розничной продаже («Грунт универсальный для рассады», Россия). За 2 недели до посева

семян укропа в трех из шести лотков в грунт было внесено 10 % ОГБ от общей массы грунта. Семена без предварительного замачивания вносили в грунт без ОГБ (контроль) и в грунт с предварительно внесенным в него ОГБ на глубину 10 мм с расстоянием между семенами 5–7 мм. Лотки закрывали полиэтиленовой пленкой до момента появления первых всходов, после чего пленку убрали и лотки ставили на подоконник. Дальнейший рост укропа проходил при естественном освещении. Для наблюдения за ростом растения в одном лотке без добавления ОГБ и одном лотке с ОГБ были выбраны участки с пятью побегами. Измерение длины побегов осуществляли на 7, 10, 13, 17, 21, 24, 26, 28, 30-ый день после прорастания. В день замера определяли длину каждого из пяти побегов и находили среднюю величину. Сырую массу побегов оценивали после срезания на 30-ый день роста.

Эфирное масло укропа получали методом гидропародистилляции. Хромато-масс-спектрометрический анализ проводили на хроматографе Agilent Technologies 7890A с квадрупольным масс-спектрометром MSD 5975C в качестве детектора. Колонка кварцевая HP-5 (сополимер 5 %-дифенил-95 %-диметилсилоксан) с внутренним диаметром 0,25 мм. Температура испарителя 280 °C, температура источника ионов 173 °C, газ-носитель – гелий, 1 мл/мин. Температура колонки 50 °C (3 мин), 50–270 °C (со скоростью 6 °C в мин), изотермический режим при 270 °C в течение 10 мин.

Содержание компонентов эфирного масла оценивали по площадям пиков. Идентификацию отдельных компонентов проводили на основе сравнения времен удерживания и полных масс-спектров с соответствующими данными компонентов эталонных масел и индивидуальных соединений, если они

имелись. Кроме того, для идентификации использовали атласы масс-спектров и линейных индексов удерживания (Ткачев, 2008; Adams, 2007). При полном совпадении масс-спектров идентифицируемых компонентов с имеющимися библиотечными данными (процент совпадения не менее 98 %) и совпадением линейных индексов удерживания (различия не более 2–3 единицы) идентификация считалась однозначной. Содержание компонентов масла определялось в трех повторностях.

Для определения антирадикальной активности (АРА) водных экстрактов укропа и грибов шиитакэ использовали модельную реакцию со стабильным свободным 2,2-дифенил-1-пикрилгидразил радикалом (ДФПГ) (Sigma-Aldrich) (Molyneux, 2004; Misharina et al., 2015; Zhigzhitzhapova et al., 2020). Оптическую плотность измеряли на сканирующем спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония) при длине волны 517 нм. Реакцию проводили в кварцевых кюветах с плотно закрывающимися крышками (толщина кюветы 10 мм) при температуре 293 ± 1 К путем приливания к 3 мл $2,0 \times 10^{-4}$ М раствора ДФПГ в 96 %-ном этаноле 20 мкл водного экстракта. Измерение оптической плотности проводили через 30 мин от момента добавления экстракта к раствору ДФПГ. В качестве контрольного образца использовали рабочий раствор ДФПГ. Антирадикальную активность (процент ингибирования ДФПГ) определяли по формуле:

$$\begin{aligned} \text{Процент ингибирования ДФПГ} &= \\ &= \frac{D_{\text{контр}} - D_x}{D_{\text{контр}}} \cdot 100 \%, \end{aligned}$$

где D_x – оптическая плотность исследуемого раствора, $D_{\text{контр}}$ – оптическая плотность контрольного раствора. Каждое определение проводили в трех повторностях (т.е. три раза

повторяли измерения, каждый раз готовя новое содержимое кюветы: приливая 20 мкл экстракта к 3 мл $2,0 \times 10^{-4}$ М раствора ДФПГ в 96 %-ном этаноле).

Хроматографический профиль фенольных соединений водных экстрактов укропа был получен методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на жидкостном хроматографе «Милихром А-02» 9 (ЗАО Институт хроматографии «ЭкоНова», Новосибирск) в градиентном режиме элюирования на колонке «Silasorb» (SPH 5C 18, 2*75 мм, $d_p = 5$ мкм), элюенты: А – 0,01 % раствор HCOOH, В – 100 % ацетонитрил, скорость подачи подвижной фазы составляла 100 мкл/мин, градиент: 5–5,5 % за 30 мин., при длине волны детектирования 300 нм. Объем вводимой пробы – 5 мкл экстракта растения. Электронные спектры экстрактов регистрировали на спектрофотометре Shimadzu UV – 1700 в диапазоне сканирования 190–900 нм.

Статистическую значимость различий определяли по коэффициенту Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Предварительные эксперименты показали, что грибная культура шиитаке совершенно не подходит для переработки хвойного опила, так как мицелий на нем развивается слабо. Урожай грибов шиитаке, выращенных на субстрате, приготовленном из березовых опилок и грибного мицелия, составил 650 г.

Имеющаяся в литературе и интернет-источниках информация не содержит научно обоснованных рекомендаций по нормам и способам внесения ОГБ в почву при выращивании растений. Кроме того, большая часть существующих разработок связана с переработкой отработанных субстратов в биогумус, что существенно замедляет время получения готового продукта и увеличивает его себестоимость.

В наших исследованиях внесение в грунт ОГБ значительно повлияло на срок прорастания семян и длину проростков укропа. Отмечено, что после одновременного засева семян укропа в контрольный грунт и в грунт с ОГБ прорастание семян во втором случае началось уже на пятые сутки, в то время как в лотке с обычным грунтом проростки укропа появились через 15 дней. На протяжении всего периода роста длина проростков укропа, выращенного с применением ОГБ, была достоверно выше проростков укропа в контрольном варианте (рис. 2). Сырая масса побегов укропа, выращенного в контрольном варианте, через 30 дней составила $201,0 \pm 1,2$ г, а выращенного с добавлением ОГБ – $318,0 \pm 2,0$ г (с одного лотка).

Представляло интерес влияние добавления в грунт ОГБ на состав и антирадикальные свойства биологически активных соединений укропа, в частности компонентов эфирного масла и водного экстракта.

Эфирное масло укропа сорта «Кустистый» представляет собой летучую подвижную жидкость светло-зеленого цвета. Основные компоненты α -фелландрен ($15,2 \pm 1,1$ %), лимонен ($24,2 \pm 1,2$ %) и карвон ($42,5 \pm 1,3$ %). По компонентному составу полученное масло похоже на эфирное масло растений *A. graveolens*, исследованного авторами работы (Кондратюк, Зыкова, 2013).

Сравнительный анализ компонентного состава эфирного масла укропа, выращенного на грунте без ОГБ (контроль), и укропа, выращенного на грунте с добавлением ОГБ, показывает, что изменилось соотношение основных компонентов эфирного масла (табл. 1). По сравнению с контролем достоверно увеличилось содержание α -фелландрена и лимонена, снизилось содержание карвона. Прерывание синтеза полного набора терпеновых компонентов эфирного

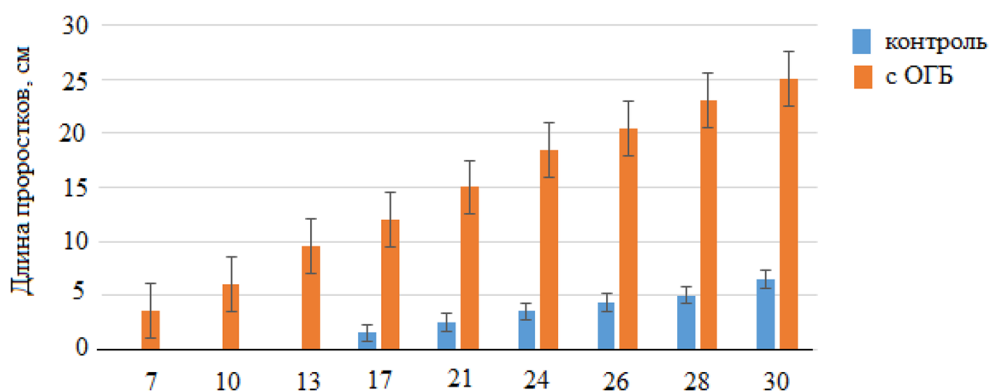


Рис. 2. Средние значения длины проростков и их стандартные отклонения (ось абсцисс – день замера длины проростков с момента прорастания). Все представленные значения (с ОГБ) достоверно отличаются от контрольного варианта ($p < 0,05$)

Fig. 2. Length of seedlings (average values and their standard deviations; the x-axis shows the days starting from germination). All the values with SMS significantly differ from the control ($p < 0,05$)

Таблица 1. Компонентный состав эфирного масла укропа

Table 1. Composition of the essential oil of dill

Компонент	Линейный индекс удерживания	Содержание, % от цельного масла $\pm$ стандартное отклонение	
		К	ОГБ
3-туйен	926	$0,2 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$
α -пинен	932	$2,8 \pm 0,3$	$3,1 \pm 0,2$
камфен	947	$0,1 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,1$
сабинен	973	$0,2 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$
β -пинен	975	$0,2 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$
β -мирцен	991	$0,6 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,1$
α -фелландрен	1004	$15,2 \pm 1,1$	$20,5 \pm 1,2^*$
цимол	1024	$4,2 \pm 0,2$	$3,8 \pm 0,2$
лимонен	1028	$24,2 \pm 1,2$	$31,5 \pm 1,1^*$
β -фелландрен	1029	$1,5 \pm 0,2$	$1,2 \pm 0,2$
дигидро-нео-карвеол	1196	$0,1 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,0$
транс-дигидрокарвон	1205	$1,2 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,1$
транс-карвеол	1219	$4,8 \pm 0,5$	$5,2 \pm 0,3$
транс-дигидрокарвеол	1229	$0,3 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$
цис-карвеол	1233	$1,5 \pm 0,1$	$1,6 \pm 0,2$
карвон	1245	$42,5 \pm 1,3$	$31,0 \pm 1,1^*$
ИТОГО		99,6	99,7

Примечания: К – контроль, ОГБ – грунт с добавлением отработанного грибного блока. Звездочкой отмечены значения, достоверно отличающиеся от контрольного варианта ($p < 0,05$).

масла явилось, по-видимому, результатом абиотического стресса (добавление ОГБ). Ранее в литературе было показано, что эфирноносные растения, произрастающие в жестких условиях обитания, перестают синтезировать энергоемкие терпены фенольного типа и в составе эфирного масла начинают доминировать ациклические соединения (Шелепова, Хуснетдинова, 2018). Выход эфирного масла из надземной части укропа не зависел от добавления в грунт ОГБ. Эти данные согласуются с исследованиями, проведенными авторами работ (Шелепова, Хуснетдинова, 2018; Пушкина и др., 2010).

Изменение содержания мажорных компонентов эфирного масла повлияло на аромат укропа, выращенного на грунте с применением ОГБ. Так, растения контроля имели типичный укропный запах с еле уловимыми нотками тмина. В запахе укропа, выращенного на грунте с добавлением ОГБ, к преобладающей пряной базовой ноте добавилась освежающая нота, обусловленная, по-видимому,

возросшей концентрацией лимонена в составе эфирного масла.

Результаты проведенного спектрофотометрического исследования подтвердили наличие в укропе различных классов биологически активных соединений, обеспечивающих широкий спектр фармакологического действия растения. В УФ-спектрах водных экстрактов, представленных на рис. 3, регистрируются полосы поглощения, которые свидетельствуют о наличии в укропе фенольных веществ различных групп.

Поглощение в области 230–260 нм обусловлено, вероятнее всего, наличием в экстрактах водорастворимых флавонов и флавонолов, углеводных компонентов, дубильных веществ, катехинов. Полоса поглощения с тах при 329,4 нм может быть отнесена к лейкоантоцианам, кумаринам и флавононам (Запроматов, 1974; Клышев и др., 1978).

О наличии в укропе веществ фенольной природы свидетельствуют также хроматограммы, полученные методом ВЭЖХ (рис. 4).

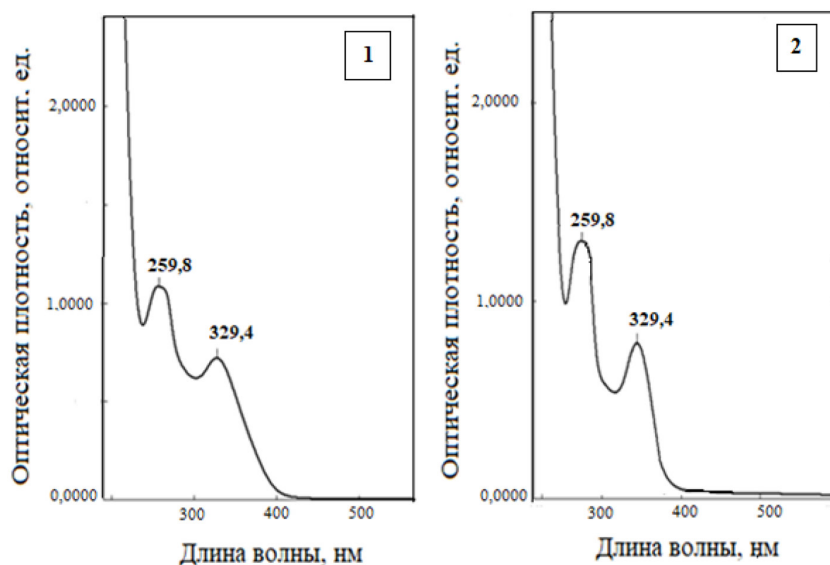


Рис. 3. Электронные спектры водных экстрактов укропа, выращенного на грунте: 1 – контроль, 2 – с добавлением ОГБ

Fig. 3. Electronic spectra of aqueous extracts of dill grown on soil: (1) control; (2) with the addition of SMS

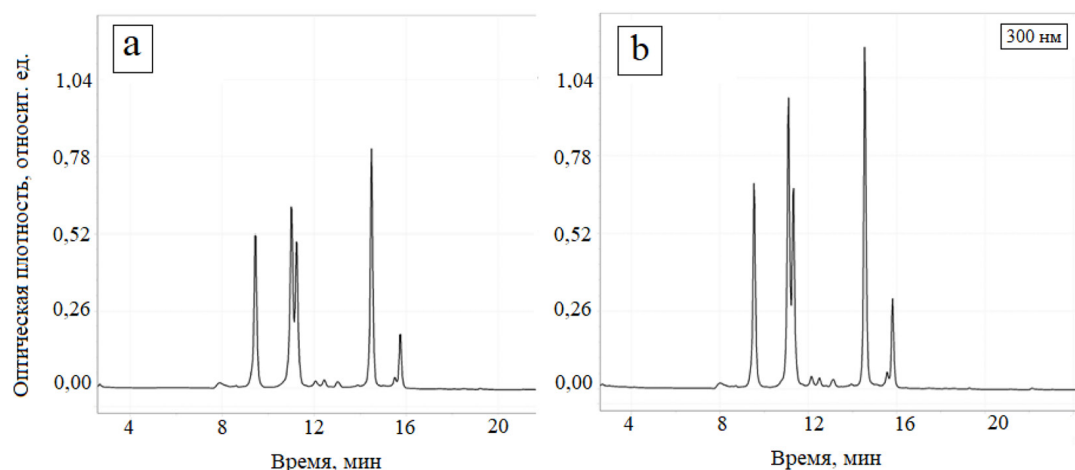


Рис. 4. Фенольные соединения водных экстрактов укропа, выращенного на грунте: а – контроль, б – с добавлением ОГБ (длина волны 300 нм)

Fig. 4. Phenolic compound peaks (wavelength 300 nm) in aqueous extracts of dill grown on soil: (a) control; (b) with the addition of SMS

Анализ площади пиков, представленных на полученных хроматограммах, показывает, что количество фенольных соединений в укропе, выращенном на грунте с добавлением ОГБ, возрастает (почти в 1,3 раза), что может в свою очередь свидетельствовать об увеличении антирадикальной активности его зелени.

По результатам ДФПГ-теста установлено, что исследуемые образцы водных экстрактов укропа проявляют антирадикальные свойства. В качестве примера на рис. 5 приведена динамика изменения оптической плотности полосы радикала ДФПГ при взаимодействии с компонентами водного экстракта укропа, выращенного на грунте с добавлением ОГБ.

Значения АРА экстракта укропа составили $27,8 \pm 1,2$ % и $35,3 \pm 2,5$ % для контроля

и грунта с добавлением ОГБ, соответственно. Для сравнения – раствор аскорбиновой кислоты, взятой в эквивалентной концентрации по отношению к водному экстракту, за 30 мин полностью ингибирует ДФПГ.

Изучено также наличие антирадикальных свойств у водного экстракта грибов шиитакэ, выращенных в лабораторных условиях. Экстрагирование порошка грибов шиитакэ горячей водой позволяет получить экстракт, богатый водорастворимыми полисахаридами, связанными с белком и состоящими из глюкозных, маннозных, арабинозных и галактозных остатков, которые предположительно могут обладать антирадикальными свойствами. В модельной реакции с 2,2-дифенил-1-пикрилгидразил радикалом АРА водного экстракта грибов составила $16,1 \pm 2,2$ %.

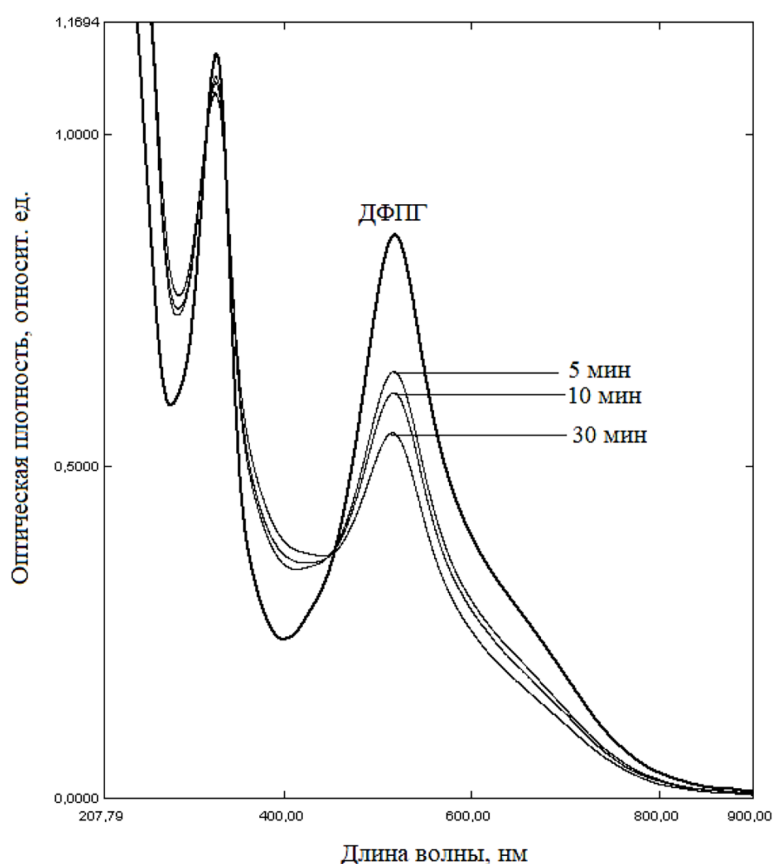


Рис. 5. Электронный спектр поглощения радикала ДФПГ (верхняя линия) и динамика его изменения через 5, 10 и 30 мин после добавления 20 мкл водного экстракта укропа

Fig. 5. The electronic absorption spectrum of the DPPH radical (upper line) and the dynamics of its change after the addition of 20 µl of aqueous dill extract for 5, 10 and 30 minutes

Закключение

Изучено влияние отработанного грибного блока, содержащего опилки, на морфометрические показатели укропа. Добавление даже 10 % ОГБ от массы грунта позволяет ускорить срок прорастания семян и получить большее количество зеленой массы.

В варианте с применением ОГБ изменилось процентное соотношение компонентов эфирного масла при сохранении его качественного состава, что в свою очередь влияет на аромат выращенной зелени. В случае

укропа снижение содержания карвона (меньше 40 %) и повышение количества лимонена позволит применять эфирное масло для ароматизации помещений.

Антирадикальная активность зелени укропа, выращенного на грунте с ОГБ, возрастает в 1,3 раза, по сравнению с контролем. Регулярное употребление в пищу такого укропа позволит уменьшить развивающийся в неблагоприятных экологических условиях окислительный стресс организма, связанный с накоплением в нем большого количества свободных радикалов.

Список литературы / References

- Борзунова А. Г., Зиновьева И. С. (2012) Комплексная переработка древесного сырья. Утилизация древесных отходов. *Успехи современного естествознания*, 4: 180–181 [Borzunova A. G., Zinovieva I. S. (2012) Complex processing of raw wood materials. Wood waste disposal. *Advances in Current Natural Sciences* [Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya], 4: 180–181 (in Russian)]
- Запрометов М. Н. (1974) *Основы биохимии фенольных соединений*. Москва, Высшая школа, 214 с. [Zaprometov M. N. (1974) *Fundamentals of phenolic compound biochemistry*. Moscow, Vysshaya shkola, 214 p. (in Russian)]
- Зимняков В. М., Ильина Г. В., Ильин Д. Ю. (2022) Производство грибов в России. *Сурский вестник*, 1: 69–74 [Zimnyakov V. M., Ilyina G. V., Ilyin D. Yu. (2022) Mushroom production in Russia. *Sursky Bulletin* [Surskii vestnik], 1: 69–74 (in Russian)]
- Зотов Н. С. (2018) Проблема с отходными материалами деревообработки. *Молодой ученый*, 1: 16–17 [Zotov N. S. (2018) The problem of woodworking waste management. *Young Scientist* [Molodoi uchenyi], 1: 16–17 (in Russian)]
- Иванов А. И., Корягин Ю. В., Анохин Р. В. (2015) Использование отработанного субстрата в качестве органического удобрения – важнейшее звено безотходной технологии выращивания грибов. *XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс*, 5: 120–128 [Ivanov A. I., Korjagin Yu. V., Anokhin R. V. (2015) Using waste substrate as organic fertiliser – the most important link of recycling technology of mushrooms growing. *XXI Century: Resumes of the Past and Challenges of the Present plus* [XXI vek: itogi proshlogo i problemy nastoyashchego plyus], 5: 120–128 (in Russian)]
- Кондратюк Т. А., Зыкова И. Д. (2013) Эфирные масла пряно-вкусовых растений. *Успехи современного естествознания*, 9: 135–139 [Kondratyuk T. A., Zyкова I. D. (2013) Essential oils from spicy flavoring plants. *Successes of modern natural science* [Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya], 9: 135–139 (in Russian)]
- Клышев Л. К., Бандюкова В. А., Алюкина Л. С. (1978) *Флавоноиды растений (распространение, физико-химические свойства, методы исследования)*. Алма-Ата, Наука, 220 с. [Klyshev L. K., Bandyukova V. A., Alukina L. S. (1978) *Plant flavonoids (distribution, physico-chemical properties, research methods)*. Alma-Ata, Nauka, 220 p. (in Russian)]
- Кулагина Т. А., Писарева Е. Н., Слабодчикова Д. В., Ушакова В. В. (2009) Рациональное использование отходов на примере деревообрабатывающего предприятия. *Вестник Международной академии наук экологии и безопасности жизнедеятельности (МАНЭБ)*, 14(6): 105–112 [Kulagina T. A., Pisareva E. N., Slabodchikova D. V., Ushakova V. V. (2009) A woodworking enterprise as a positive example of waste management. *Bulletin of the International Academy of Environmental Sciences and Life Safety (MANEB)* [Vestnik Mezhdunarodnoi akademii nauk ekologii i bezopasnosti zhiznedeyatel'nosti (MANEB)], 14(6): 105–112 (in Russian)]
- Кулагина Т. А., Хаглеев П. Е., Зайцева Е. Н. (2021) *Обращение с промышленными и особо опасными отходами*. Красноярск, Сибирский федеральный университет, 512 с. [Kulagina T. A., Hagleev P. E., Zaitseva E. N. (2021) *Industrial and highly hazardous waste management*. Krasnoyarsk, Siberian Federal University, 512 p. (in Russian)]
- Лазарева Т. Г., Александрова Е. Г. (2017) Производство грибов в России: основные проблемы и перспективы. *Успехи современной науки и образования*, 5(4): 181–184 [Lazareva T. G.,

Alexandrova E. G. (2017) Mushroom production in Russia: Issues and prospects. *Advances in Modern Science and Education* [Uspekhi sovremennoi nauki i obrazovaniya], 5(4): 181–184 (in Russian)]

Пушкина Г. П., Маланкина Е. Л., Тхаганов Р. Р., Морозов А. И. (2010) Эффективность применения регуляторов роста и микроудобрений на эфирномасличных культурах. *Достижения науки и техники АПК*, 7: 17–19 [Pushkina G. P., Malankina E. L., Tkhananov R. R., Morozov A. I. (2010) Effectiveness of growth regulators and microfertilizers application on essential-oil crops. *Achievements of Science and Technology of AIC* [Dostizheniya nauki i tekhniki APK], 7: 17–19 (in Russian)]

Ткачев А. В. (2008) *Исследование летучих веществ растений*. Новосибирск, Наука, 969 с. [Tkachev A. V. (2008) *Research into volatile plant substances*. Novosibirsk, Nauka, 969 p. (in Russian)]

Шелепова О. В., Хуснетдинова Т. И. (2018) Влияние применения регуляторов роста на компонентный состав эфирного масла надземной массы и плодов укропа пахучего. *Химия растительного сырья*, 1: 217–220 [Shelepova O. V., Husnetdinova T. I. (2018) The effect of the use of growth regulators on the component composition of essential oil of the tops and seeds of *Anethum graveolens* L. *Chemistry of Plant Raw Material* [Khimija rastitel'nogo syr'ya], 1: 217–220 (in Russian)]

Шлобин Л. А., Таразевич А. А. (2017) Проблема отходов лесопильного производства и пути ее решения. *NovaInfo*, 1(62): 75–79 [Shlobin L. A., Tarazevich A. A. (2017) Solutions for sawmill waste problems. *NovaInfo*, 1(62): 75–79 (in Russian)]

Adams R. P. (2007) *Identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectrometry. 4th Edition*. Carol Stream, Allured Publishing Corporation, 804 p.

Ahn B. J., Chang H.-S., Lee S. M., Choi D. H., Cho S. T., Han G.-S., Yang I. (2014) Effect of binders on the durability of wood pellets fabricated from *Larix kaemferi* C. and *Liriodendron tulipifera* L. sawdust. *Renewable Energy*, 62: 18–23

Grimm D., Wösten H. A. B. (2018) Mushroom cultivation in the circular economy. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(18): 7795–7803

Misharina T. A., Alinkina E. S., Medvedeva I. B. (2015) Antiradical properties of essential oils and extracts from clove bud and pimento. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 51(1): 119–124

Molyneux P. (2004) The use of the stable free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) for estimating antioxidant activity. *Songklanakarin Journal of Science and Technology*, 26(2): 211–219

Siyal A. A., Liu Y., Mao X., Ali B., Husaain S., Dai J., Zhang T., Fu J., Liu G. (2021) Characterization and quality analysis of wood pellets: effect of pelletization and torrefaction process variables on quality of pellets. *Biomass Conversion and Biorefinery*, 11(5): 2201–2217

Zhigzhitzhapova S. V., Dylanova E. P., Gulyaev S. M., Randalova T. E., Taraskin V. V., Tykheev Z. A., Radnaeva L. D. (2020) Composition and antioxidant activity of the essential oil of *Artemisia annua* L. *Natural Product Research*, 34(18): 2668–2671

EDN: RBDTRY

УДК 575.222.7:581.1

Quantitative Determination of Inulin Content in Hairy Roots of Common Chicory *Cichorium intybus* L.

Elvina A. Baimukhametova^{*a}, Darya Yu. Shvets^{a, b},
Khalit G. Musin^a and Bulat R. Kuluev^{a, c}

^a Institute of Biochemistry and Genetics, IBG UFRC RAS
Ufa, Russian Federation

^b Bashkir State Medical University
Ufa, Russian Federation

^c Ufa University of Science and Technology
Ufa, Russian Federation

Received 18.05.2022, received in revised form 26.10.2022, accepted 03.04.2023

Abstract. Chicory (*Cichorium intybus* L.) is a perennial herbaceous plant, a promising source of inulin in functional nutrition. Inulin is a polysaccharide consisting of fructofuranose residues. Its traditional production is associated with a number of difficulties, such as the need for thorough cleaning of the roots and dependence on climatic conditions, but these can be overcome by means of biotechnology. As biotechnological production of inulin is currently non-existent in Russia, obtaining cultures of chicory hairy roots capable of producing inulin is of paramount value. It can provide an opportunity for launching biotechnological production of inulin in Russia in the future. In this study, twelve lines of hairy root culture of *C. intybus* ‘Kofeek’ and wild type plants were obtained and the content of inulin in them was quantified. For this purpose, leaf explants obtained from *in vitro* plants were subjected to transformation with the A4 strain *Agrobacterium rhizogenes* containing the binary vector pCambia 1301. The content of inulin was determined by the spectrophotometric method. The inulin content in hairy root culture of wild type chicory plants and chicory ‘Kofeek’ averaged 1.46 ± 0.46 % and 1.34 ± 0.34 %, respectively, while the native roots of wild chicory contained 13.13 ± 1.9 % inulin, and ‘Kofeek’ 11.55 ± 2.32 %. The results indicate that the content of inulin in hairy roots is significantly lower than in native ones. Obtaining inulin from hairy roots under conditions of industrial cultivation in bioreactors may have a number of advantages, such as independence of weather conditions, no need for preliminary cleaning of the roots, and the possibility of year-round cultivation, which may partially compensate for the low

© Siberian Federal University. All rights reserved

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

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

ORCID: 0000-0003-3147-915X (Baimukhametova E.); 0000-0003-4292-4562 (Shvets D.); 0000-0001-7336-2027 (Musin K.); 0000-0002-1564-164X (Kuluev B.)

content of inulin. However, further research aimed at increasing inulin content in hairy root culture is of immense importance.

Keywords: hairy roots, *Agrobacterium rhizogenes*, *Agrobacterium*-mediated transformation.

Acknowledgements. This research was performed as part of the state assignment № 122030200143–8.

Citation: Baimukhametova E. A., Shvets D. Yu., Musin K. G., Kuluev B. R. Quantitative determination of inulin content in hairy roots of common chicory *Cichorium intybus* L. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 218–231. EDN: RBDTRY



Количественное определение содержания инулина в волосовидных корнях цикория обыкновенного *Cichorium intybus* L.

Э. А. Баймухаметова^а, Д. Ю. Швеца^{а, б},
Х. Г. Мусин^а, Б. Р. Кулуев^{а, в}

^аИнститут биохимии и генетики УФИЦ РАН
Российская Федерация, Уфа

^бБакирский государственный медицинский университет
Российская Федерация, Уфа

^вУфимский университет науки и технологий
Российская Федерация, Уфа

Аннотация. *Cichorium intybus* L. – многолетнее травянистое растение, представляющее интерес в качестве источника инулина. Инулин – полисахарид, состоящий из остатков фруктозы в форме фуранозы, являющийся перспективным компонентом функционального питания. Производство инулина традиционным способом сопряжено с рядом трудностей, таких как необходимость тщательной очистки корней и зависимость от климатических условий, но их можно преодолеть с помощью биотехнологии. Поскольку в России на данный момент промышленное биотехнологическое производство инулина отсутствует, представляет интерес получение культур волосовидных корней *C. intybus*, способных продуцировать инулин, что в перспективе может привести к созданию в России биотехнологического производства. Целью данного исследования было получение волосовидных корней *C. intybus* и анализ количественного содержания в них инулина. Двенадцать линий волосовидных корней диких растений *C. intybus* и сорта Кофеек были получены путем агробактериальной трансформации штаммом A4 *Agrobacterium rhizogenes* с бинарным вектором pCambia 1301 листовых эксплантов растений, культивированных в условиях *in vitro*. Содержание инулина определяли спектрофотометрическим методом. Содержание инулина в волосовидных корнях от диких растений *C. intybus* и сорта Кофеек в среднем составило $1,46 \pm 0,46$ % и $1,34 \pm 0,34$ % от сырой

массы соответственно, в то время как в нативных корнях диких растений *C. intybus* содержалось $13,13 \pm 1,9$ % инулина, а сорта Кофеек – $11,55 \pm 2,32$ %. Полученные результаты свидетельствуют о том, что содержание инулина в волосовидных корнях существенно ниже, чем в нативных. Получение инулина из волосовидных корней в условиях промышленного культивирования в биореакторах может иметь ряд преимуществ, таких как независимость от природных условий, отсутствие необходимости предварительной очистки корней, а также возможность круглогодичного культивирования, что в перспективе может частично компенсировать низкое содержание инулина. Однако требуется проведение дальнейших исследований, направленных на повышение содержания инулина в культуре волосовидных корней цикория.

Ключевые слова: волосовидные корни, *Agrobacterium rhizogenes*, агробактериальная трансформация.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания № 122030200143–8.

Цитирование: Баймухаметова Э.А. Количественное определение содержания инулина в волосовидных корнях цикория обыкновенного *Cichorium intybus* L. / Э.А. Баймухаметова, Д.Ю. Швец, Х.Г. Мусин, Б.Р. Кулуев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 218–231. EDN: RBDTRY

Введение

Цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus* L.) – травянистое растение из семейства Астровые (*Asteraceae*), широко возделываемое во многих странах мира. *C. intybus* является важным источником биологически активных веществ – корни содержат в большом количестве различные кислоты (кофейную, хлорогеновую, аскорбиновую, цикориевую – до 30 % на сухую массу), а также флавоноиды, алкалоиды, оксикумарины, терпеноиды (Petropoulos et al., 2017; Malik, Rehman, 2021), однако основным компонентом, ради которого культивируют *C. intybus*, является инулин, содержание которого в корнях этого растения может достигать до 20 % на сырую массу (Perović et al., 2021).

Инулин представляет собой водорастворимый запасной полисахарид, принадлежащий к группе фруктанов и применяемый как в медицине, так и в современной системе здорового питания. Ряд исследований показал участие инулина в поддержании нормальной микрофлоры кишечника, нормализации обмена веществ

(Hughes et al., 2022), включая снижение уровня глюкозы в крови (Rao et al., 2019) и увеличение усвояемости различных минералов (Costa et al., 2020), а также в снижении риска развития желудочно-кишечных заболеваний, таких как язвенный колит, болезнь Крона (Akram et al., 2019), рак толстой кишки (Wan et al., 2020; Perović et al., 2021). Бифидогенное, антиканцерогенное, иммуномодулирующее действия инулина, подтвержденные результатами клинических испытаний, делают его перспективным компонентом функционального питания (Kaur, 2019).

Несмотря на то что потребность в инулине в России составляет 15–20 тыс. т в год, его промышленное производство в нашей стране отсутствует; на отечественном рынке присутствует исключительно импортный инулин (Будько, 2019). Однако ежегодный рост заинтересованности в культуре *C. intybus* говорит о необходимости и перспективности организации производства инулина из этого растения в России. При промышленном производстве *C. intybus*

предпочтение отдают полевому возделыванию, однако у такого способа есть свои минусы: сезонность, необходимость борьбы с сорняками, вредителями и инфекционными заболеваниями, зависимость от погодных условий. В этой связи интересной представляется возможность биотехнологического производства инулина из культур клеток и тканей *C. intybus* в биореакторах, что позволит обойти большинство вышеперечисленных проблем.

Перспективной технологией получения ценных вторичных метаболитов является использование так называемой культуры волосовидных (бородатых) корней, получаемых с помощью бактерий вида *Agrobacterium rhizogenes* (Rency et al., 2019). *A. rhizogenes* характеризуются способностью переносить сегмент своей ДНК, называющийся Т-ДНК, из *Ri*-плазмиды в случайный участок в геноме растений, при этом встроенный фрагмент будет стабильно наследоваться (Canaday et al., 1992; Gelvin, 2021). Результатом трансформации в таком случае являются волосовидные корни, отличающиеся от нативных корней рядом физиологических характеристик – способностью к неограниченному росту на безгормональных средах, плагиотропизмом, сильным ветвлением, а главное – способностью продуцировать те же метаболиты, что и нативные корни, иногда даже в больших количествах (Gantait, Mukherjee, 2021; Pedreño, Almagro, 2020). Именно эти характеристики делают возможным культивирование изолированных культур волосовидных корней в специальных ферментерах или биореакторах. Стоит отметить, что количество накапливаемых в волосовидных корнях вторичных метаболитов часто зависит от места встраивания Т-ДНК в геном растения (Demirci et al., 2020), поэтому каждый полученный корень следует расценивать как отдельную линию, так как каждый из них образуется из единичной трансформированной клетки. Ранее

были получены волосовидные корни *C. intybus*, синтезирующие ген интерферона $\alpha 2b$ человека *ifn- $\alpha 2b$* , ген теломеразы человека *hTert*, также ген *Mycobacterium tuberculosis esxA::fbpB^{ATMD}* (Матвеева и др., 2011; Matvieieva et al., 2015). Fathi с соавторами (2019) проводили исследования по индукции корнеобразования у *C. intybus* при удалении из питательной среды различных макронутриентов.

Целью настоящего исследования было создание волосовидных корней *C. intybus* и анализ количественного содержания в них инулина.

Материалы и методы

Волосовидные корни *C. intybus* получали путем агробактериальной трансформации листовых эксплантов, полученных от растений, культивированных в условиях *in vitro*. Для получения культуры *in vitro* семена диких растений *C. intybus* (собранные в июле-августе 2020 г. в г. Уфе) и сорта Кофеек («Аэлита», Россия) стерилизовали в 70 %-ном растворе этилового спирта (1 мин) и 2 %-ном растворе гипохлорита натрия (10 мин) («Химреактивснаб», Россия). Затем семена 5–6 раз промывали стерильной дистиллированной водой и высаживали по 10 штук на чашку Петри с агаризованной средой Мурасиге-Скуга (МС).

Листья полученных 30-дневных растений нарезами на экспланты размером 1x1 см и использовали для дальнейшей трансформации бактериями вида *A. rhizogenes* штамма A4, несущими бинарный вектор pCambia 1301, которые предварительно наращивали в жидкой среде LB (Lysogeny Broth) с добавлением селективных антибиотиков рифампицина 100 мг/л («Фармасинтез», Россия) и канамицина 100 мг/л («Sigma», США). Агробактерии осаждали центрифугированием, осадок ресуспендировали в 5 мл среды minA

(K_2HPO_4 —1,37; KH_2PO_4 —0,45; $(NH)_4SO_4$ —0,1; цитрат натрия — 0,05; $MgSO_4 \times 7H_2O$ — 0,025; сахароза — 0,2 (w/w%); pH 5,4) с добавлением 25 мкМ ацетосирингона («Sigma», США). Суспензию агробактерий наращивали на орбитальном шейкере Innova 40 («New Brunswick Scientific», Германия) в течение двух часов (OD_{600} —0,6–0,8), после чего проводили инокуляцию листовых эксплантов *C. intybus* агробактериями в 10 мл жидкой питательной среды MC с добавлением 500 мкл суспензии в течение 30 минут. Экспланты, предварительно подсушенные на фильтровальной бумаге, затем помещали на агаризованную среду MC на совместное культивирование в течение 2 суток при температуре 23 °С, после чего их переносили на среду MC с цефотаксимом (250 мг/л) («Биохимик», Россия) для элиминации агробактерий. Спустя 18 суток после трансформации образовавшиеся корни отсоединяли от материнского экспланта и пересаживали на отдельную чашку Петри. Из них отбирали корни, способные к быстрому плагиотропному росту на твердых питательных средах, которые не темнели и не имели визуальных морфологических патологий. Каждый корень рассматривали как отдельную линию. Для оценки ростовых параметров каждую линию корней пересаживали в три отдельные чашки Петри, используя их как повторности, и выращивали в течение 30 суток на твердой среде, каждые 5 суток измеряя длину главного корня.

Из полученных 12 линий, которые обозначили L1–L12 (L1, L2, L3, L5, L8, L9 – от диких растений *C. intybus*, L4, L6, L7, L10, L11, L12 – от растений *C. intybus* сорта Кофеек), выделяли тотальную ДНК с использованием цетилтриметиламмония бромид (ЦТАБ). Для подтверждения успешности трансформации проводили ПЦР-анализ на наличие генов *HPT* (ген устойчивости к антибиотику

гигромицину) и *uidA* (ген β -глюкуронидазы) с использованием пар праймеров HPT1F CTACACAGCCATCGGTCCAGA и HPT1R ATCGTTATGTTTATCGGCACTTTG, GUS 1F TGTGGAATTGATCAGCGTTGGTG и GUS 1R AGCCGACAGCAGCAGTTTCATC (ЗАО «Евроген», Россия).

Затем для оценки особенностей роста культур волосовидных корней проводили измерение сырой массы корней в течение 30 суток культивирования. Для этого линии корней сажали на жидкую питательную среду MC в трех повторностях и культивировали в орбитальном шейкере Innova 40 («New Brunswick Scientific», Германия) при 25 °С, 100 об/мин. Измерение сырой массы корней проводили в стерильных условиях ламинарного бокса «Ламинар C-1,2» («LamSystems», Россия) каждые 5 суток.

В дальнейшем биомассу волосовидных корней *C. intybus*, полученную при культивировании, использовали для количественного определения содержания инулина. Для сравнения содержание инулина определяли также в нативных корнях *C. intybus* сорта Кофеек и диких растений *C. intybus*, выращенных в вегетационных сосудах с универсальным грунтом в течение 150 суток в условиях теплицы.

Содержание инулина в волосовидных и нативных корнях определяли спектрофотометрическим методом по разнице в содержании фруктозидов и фруктазанов (Яницкая, Митрофанова, 2012). Для этого гомогенизировали 150–200 мг сырой массы корней *C. intybus* в 1 мл 96 %-ного этилового спирта или дистиллированной воды и нагревали при 90 °С 30 минут в термостате Термит («ДНК-Технология», Россия). Затем проводили осаждение на центрифуге MiniSpin («Eppendorf», Германия) при 10 тыс. об/мин 15 мин, к 100 мкл супернатанта добавляли

100 мкл воды и 10 мкл 10 % PbAc («Химреактивснаб», Россия). Полученную смесь ресуспендировали в ротационном смесителе RM-1L («ELMI», Латвия) в течение 10 мин, добавляли 10 мкл 5 % Na_2HPO_4 («Химреактивснаб», Россия), встряхивали в течение 5 мин, доводили объем до 1 мл водой или спиртом, соответственно, и центрифугировали при 10 тыс. об/мин 15 мин. Затем отбирали 200 мкл водного и спиртового экстракта в пробирки для дальнейшего определения инулина. В каждую пробирку добавляли 180 мкл воды, 20 мкл резорцина (1 %) («ЛенРеактив», Россия) и 600 мкл HCl конц. («Химреактивснаб», Россия) и инкубировали смесь при 80 °C, 20 мин. В качестве раствора сравнения использовали смесь без добавления экстракта. Оптическую плотность анализируемого образца измеряли на спектрофотометре EnSpire 2300 Multilabel Reader («PerkinElmer», США) при длине волны 480 нм. Для построения калибровочной кривой использовали растворы стандарта инулина («Sigma», США) 0,016, 0,08, 0,4, 2 мг/мл. Используя один и тот же экстракт,

проводили 3 независимых измерения, вычисляли среднее и ошибку измерения.

Результаты всех исследований представлены в виде гистограмм и таблиц со средними значениями выборки. Барами обозначали стандартную ошибку среднего ($M \pm SE$). Нормальность распределения проверяли одновыборочным критерием Колмогорова-Смирнова. Достоверность различий оценивали при помощи U-критерия Манна-Уитни ($p < 0,05$), а также с помощью дисперсионного анализа, сопровождаемого post-hoc вычислением критерия Фишера для наименьших значимых различий (LSD) ($p < 0,05$).

Результаты

На листовых эксплантах *C. intybus* волосовидные корни начинали появляться через 14 суток после инокуляции агробактериями (рис. 1). Корни размером 1–1,5 см переносили на твердую среду МС без добавления фитогормонов. Через 7 суток изолированного культивирования наблюдали интенсивный плагиотропный рост корней с образованием боковых ответвлений, что косвенно указы-



Рис. 1. Получение волосовидных корней *C. intybus*: а – листовые экспланты диких растений *C. intybus*; б – листовые экспланты *C. intybus* сорта Кофеек

Fig. 1. Obtaining hairy roots of *C. intybus*: а – leaf explants of wild chicory; б – leaf explants of chicory ‘Kofeek’

вало на трансгенность полученных корней (рис. 2). Таким образом, полученные волосовидные корни диких растений *C. intybus* и сорта Кофеек после трансформации в течение 7 суток адаптировались к росту в изолированных условиях.

Эффективность трансформации эксплантов *C. intybus* составила 60 %. Оценка ростовых параметров корней, появившихся на разных эксплантах, позволила отобрать

12 наиболее интенсивно растущих линий L1-L12 для дальнейшего их культивирования (рис. 2). Отобранные корни имели характерный для волосовидных корней фенотип. Результаты измерения длины главного корня при росте на твердой среде в течение 30 суток показали, что все исследованные линии корней характеризуются экспоненциальным ростом. Наибольший прирост длины главного корня наблюдался у линии L3, наименьший –

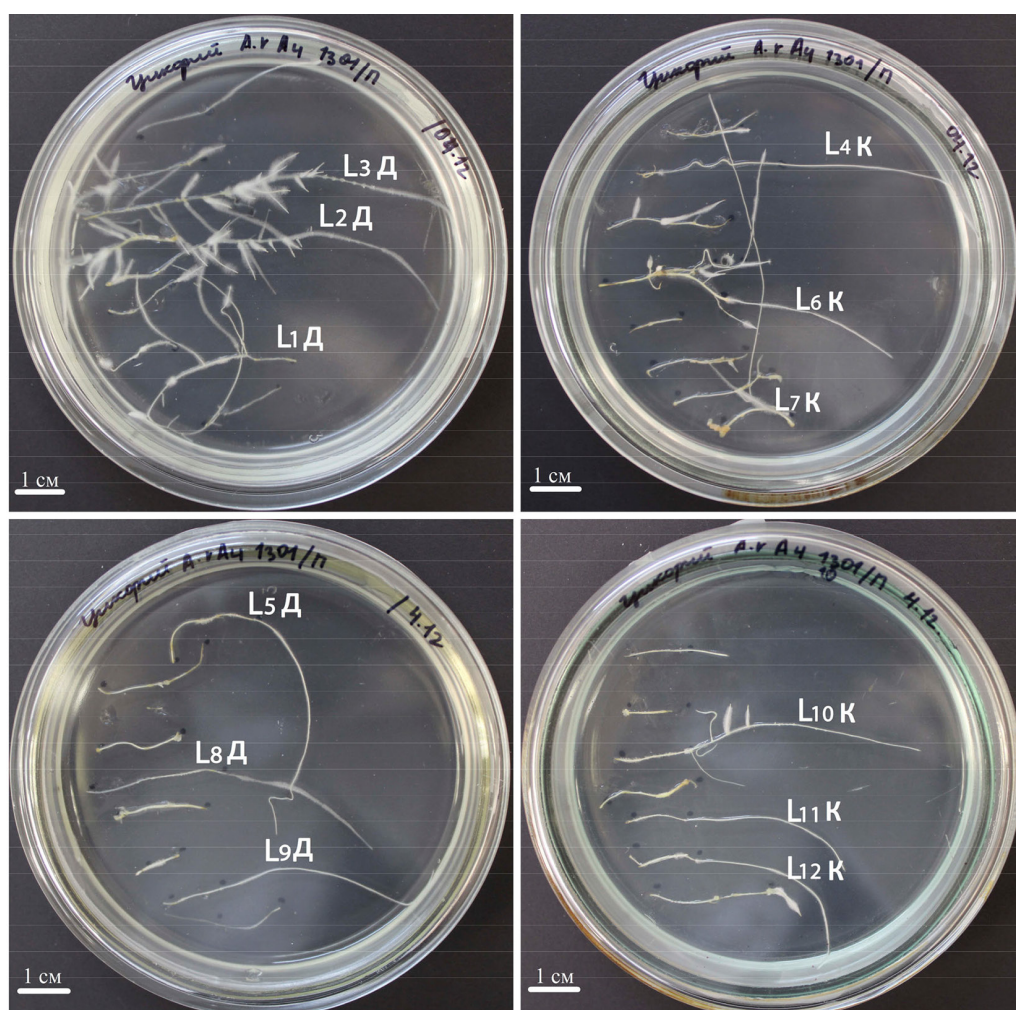


Рис. 2. Волосовидные корни, растущие на чашках Петри на твердой среде: L1, L2, L3, L5, L8, L9 – линии волосовидных корней, полученные от диких растений *C. intybus* (Д), L4, L6, L7, L10, L11, L12 – линии волосовидных корней, полученные от растений *C. intybus* сорта Кофеек (К)

Fig. 2. Hairy roots growing on Petri dishes on a solid medium: L1, L2, L3, L5, L8, L9 – lines of hairy roots obtained from wild chicory plants (Д), L4, L6, L7, L10, L11, L12 – lines of hairy roots obtained from chicory 'Kofeek' (К)

Таблица 1. Длина главного корня (мм, среднее $\pm$ SE, n=3) у волосовидных корней *C. intybus* линий L1-L12 при культивировании на твердой среде в течение 30 суток

Table 1. Lengths of the main roots (mm, mean $\pm$ SE, n=3) in *C. intybus* hairy root L1-L12 lines cultivated on a solid medium for 30 days

Номер линии	Сутки						
	1	5	10	15	20	25	30
L1 Д	34 $\pm$ 1,70	47 $\pm$ 2,35	55 $\pm$ 2,75	82 $\pm$ 4,10	101 $\pm$ 5,05	125 $\pm$ 6,25	148 $\pm$ 7,40
L2 Д	31 $\pm$ 1,55	42 $\pm$ 2,10	52 $\pm$ 2,60	96 $\pm$ 4,80	129 $\pm$ 6,45	152 $\pm$ 7,60	172 $\pm$ 8,60
L3 Д	42 $\pm$ 2,10	53 $\pm$ 2,65	62 $\pm$ 3,10	99 $\pm$ 4,95	131 $\pm$ 6,55	163 $\pm$ 8,15	189 $\pm$ 9,45
L4 К	40 $\pm$ 2,00	53 $\pm$ 2,65	60 $\pm$ 3,00	85 $\pm$ 4,25	107 $\pm$ 5,35	138 $\pm$ 6,90	168 $\pm$ 8,40
L5 Д	33 $\pm$ 1,65	45 $\pm$ 2,25	55 $\pm$ 2,75	80 $\pm$ 4,00	107 $\pm$ 5,35	139 $\pm$ 6,95	161 $\pm$ 8,05
L6 К	34 $\pm$ 1,70	46 $\pm$ 2,30	57 $\pm$ 2,85	94 $\pm$ 4,70	118 $\pm$ 5,90	148 $\pm$ 7,40	170 $\pm$ 8,50
L7 К	39 $\pm$ 1,95	52 $\pm$ 2,60	63 $\pm$ 3,15	91 $\pm$ 4,55	110 $\pm$ 5,50	137 $\pm$ 6,85	163 $\pm$ 8,15
L8 Д	36 $\pm$ 1,80	49 $\pm$ 2,45	62 $\pm$ 3,10	99 $\pm$ 4,95	121 $\pm$ 6,05	142 $\pm$ 7,10	174 $\pm$ 8,70
L9 Д	36 $\pm$ 1,80	44 $\pm$ 2,20	52 $\pm$ 2,60	89 $\pm$ 4,45	119 $\pm$ 5,95	139 $\pm$ 6,95	164 $\pm$ 8,20
L10 К	34 $\pm$ 1,70	42 $\pm$ 2,10	50 $\pm$ 2,50	85 $\pm$ 4,25	111 $\pm$ 5,55	132 $\pm$ 6,6	165 $\pm$ 8,25
L11 К	38 $\pm$ 1,90	51 $\pm$ 2,55	65 $\pm$ 3,25	87 $\pm$ 4,35	114 $\pm$ 5,70	131 $\pm$ 6,55	160 $\pm$ 8,00
L12 К	35 $\pm$ 1,75	49 $\pm$ 2,45	61 $\pm$ 3,05	81 $\pm$ 4,05	111 $\pm$ 5,55	132 $\pm$ 6,60	159 $\pm$ 7,95

К – линии волосовидных корней сорта Кофеек.

Д – линии волосовидных корней, полученных от диких растений *C. intybus*.

у линии L1 (табл. 1). Однако данные различия были статистически недостоверны.

При культивировании на жидкой среде волосовидные корни, накапливая интенсивно биомассу, спустя 30 суток представляли переплетенные между собой разветвленные корни. Стоит отметить, что рост волосовидных корней не имел тенденции к снижению скорости в течение длительного времени (120 суток). За 30 суток культивирования масса корней в среднем увеличивалась в 8 раз (с 154,8 $\pm$ 32,6 мг до 1240,7 $\pm$ 63,4 мг) (рис. 3).

Для однозначного подтверждения трансгенной природы полученные линии корней исследовали на наличие генов *HPT* и *uidA*. ПЦР-анализ показал наличие маркерных генов из Т-ДНК бинарного вектора pCambia 1301 во всех исследованных линиях (рис. 4), что свидетельствует о том, что полученные корневые культуры *C. intybus* являются генетически трансформированными.

Исследование содержания инулина в волосовидных корнях проводили спектрофотометрическим методом через 30, 60, 90 суток после начала изолированного культивирования. Результаты показали постепенное увлечение содержания инулина по мере культивирования. Наибольшим содержанием инулина через 90 суток культивирования характеризовалась линия под номером 3–2,86 $\pm$ 0,14 % на сырую массу, достоверно ($p=0,000$) превышая остальные линии. Также относительно высокое содержание наблюдалось у линий L6, L7, L12 (табл. 2). В целом содержание инулина в остальных линиях волосовидных корней варьировало незначительно. В среднем содержание инулина в волосовидных корнях диких растений *C. intybus* составляло 1,46 $\pm$ 0,46 %, а сорта Кофеек – 1,34 $\pm$ 0,34 %. В главном корне растения сорта Кофеек, выращенного в почвенных условиях, содержалось в среднем 11,55 $\pm$ 2,32 % инули-

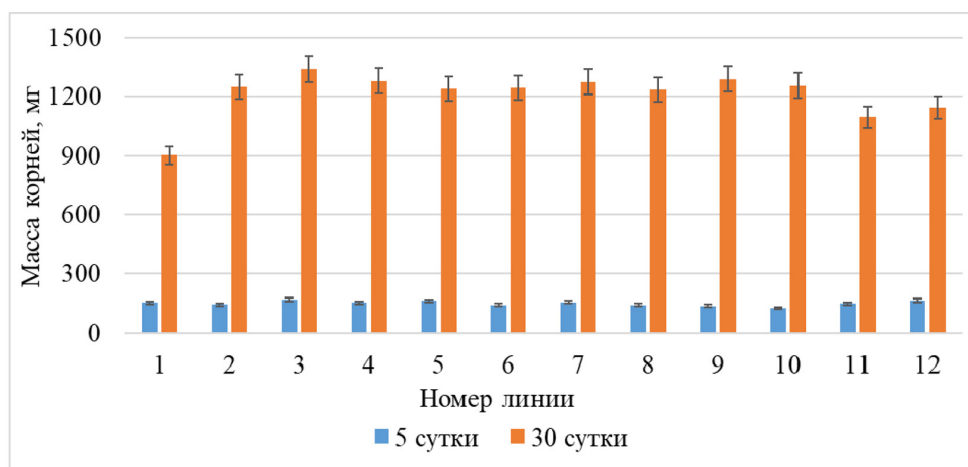


Рис. 3. Сырая масса (мг, среднее $\pm$ SE, n=3) изолированно растущих на жидкой среде волосовидных корней линий L1-L12

Fig. 3. Fresh weight (mg, mean $\pm$ SE, n=3) of isolated hairy root lines L1-L12 growing on a liquid medium

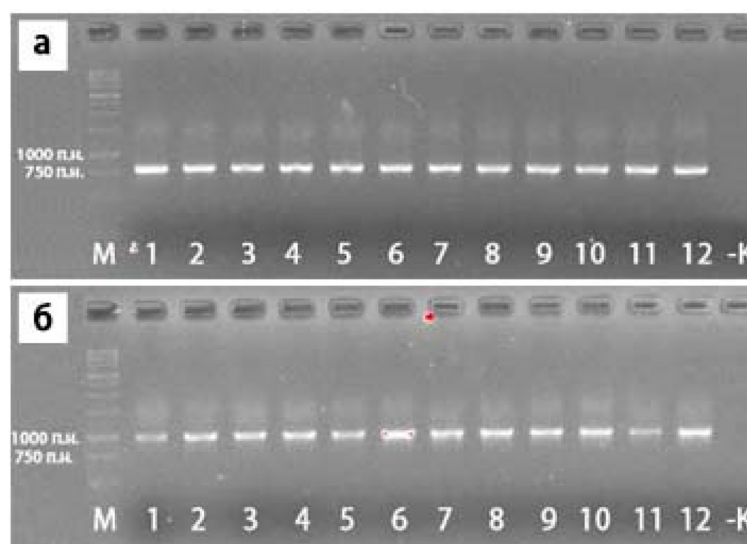


Рис. 4. Результаты ПЦР-анализа волосовидных корней *C. intybus*: а – на наличие гена *HPT*, б – на наличие гена *uidA*, 1–12 – линии волосовидных корней, М – маркер молекулярного веса 1 kb (ЗАО «Евроген», Россия)

Fig. 4. Results of PCR analysis of hairy roots of chicory: а – for the presence of the *HPT* gene, б – for the presence of the *uidA* gene, 1–12 – lines of hairy roots, М – molecular weight marker 1 kb (CJSC “Evrogen”, Russia)

на на сырую массу, в то время как в боковых корнях – $4,28 \pm 0,79$ %. В главном корне диких растений *C. intybus* содержалось $13,13 \pm 1,9$ % инулина, а в боковых – $5,61 \pm 1,38$ % (табл. 3). Между дикими растениями цикория и сорта Кофеек не было найдено достоверных раз-

личий в содержании инулина как в главном ($p=0,088$), так и в боковых корнях ($p=0,069$).

Обсуждение

Таким образом, нами была проведена трансформация листовых эксплантов

Таблица 2. Содержание инулина (% от сырой массы, среднее $\pm$ SE, n=3) в волосовидных корнях, полученных от диких растений цикория и сорта Кофеек

Table 2. The content of inulin (% of fresh weight, mean $\pm$ SE, n=3) in hairy roots obtained from *C. intybus* 'Kofeek' and wild type

Номер линии	Содержание инулина через 30 суток, %	Содержание инулина через 60 суток, %	Содержание инулина через 90 суток, %
L1 Д	0,83 $\pm$ 0,04	1,21 $\pm$ 0,06	1,39 $\pm$ 0,07 ^b
L2 Д	1,08 $\pm$ 0,05	1,25 $\pm$ 0,06	1,39 $\pm$ 0,07 ^b
L3 Д	0,85 $\pm$ 0,04	1,43 $\pm$ 0,07	2,86 $\pm$ 0,14 ^a
L4 К	0,93 $\pm$ 0,05	1,12 $\pm$ 0,06	1,33 $\pm$ 0,06 ^d
L5 Д	0,58 $\pm$ 0,03	0,62 $\pm$ 0,03	0,66 $\pm$ 0,03 ^c
L6 К	0,89 $\pm$ 0,05	1,19 $\pm$ 0,06	1,68 $\pm$ 0,08 ^c
L7 К	0,91 $\pm$ 0,05	1,63 $\pm$ 0,08	1,67 $\pm$ 0,08 ^c
L8 Д	1,12 $\pm$ 0,06	1,14 $\pm$ 0,05	1,42 $\pm$ 0,07 ^b
L9 Д	0,32 $\pm$ 0,02	0,71 $\pm$ 0,03	1,04 $\pm$ 0,05 ^f
L10 К	0,13 $\pm$ 0,01	0,25 $\pm$ 0,01	0,34 $\pm$ 0,02 ^g
L11 К	0,66 $\pm$ 0,03	0,81 $\pm$ 0,04	1,33 $\pm$ 0,06 ^d
L12 К	0,92 $\pm$ 0,05	1,07 $\pm$ 0,05	1,70 $\pm$ 0,08 ^c

К – линии волосовидных корней сорта Кофеек.

Д – линии волосовидных корней, полученных от диких растений *C. intybus*.

Средние, отмеченные одинаковыми буквами, не имеют достоверных различий по LSD-тесту ($p < 0,05$).

Таблица 3. Содержание инулина (% от сырой массы, среднее $\pm$ SE, n=3) в главных и боковых корнях диких растений *C. intybus* и сорта Кофеек

Table 3. The content of inulin (% of fresh weight, mean $\pm$ SE, n=3) in the main and lateral roots of *C. intybus* 'Kofeek' and wild type

Номер растения	<i>C. intybus</i> сорта Кофеек		Дикие растения <i>C. intybus</i>	
	Главный корень	Боковые корни	Главный корень	Боковые корни
1	9,80 $\pm$ 0,49	3,14 $\pm$ 0,16	13,31 $\pm$ 0,67	9,09 $\pm$ 0,46
2	13,53 $\pm$ 0,68	5,33 $\pm$ 0,27	15,84 $\pm$ 0,79	7,05 $\pm$ 0,35
3	16,93 $\pm$ 0,85	5,01 $\pm$ 0,25	13,62 $\pm$ 0,68	7,41 $\pm$ 0,37
4	16,52 $\pm$ 0,83	3,42 $\pm$ 0,17	12,80 $\pm$ 0,64	4,90 $\pm$ 0,26
5	12,53 $\pm$ 0,63	4,14 $\pm$ 0,21	10,31 $\pm$ 0,52	5,98 $\pm$ 0,3
6	9,29 $\pm$ 0,47	5,42 $\pm$ 0,27	14,19 $\pm$ 0,71	5,47 $\pm$ 0,27
7	12,20 $\pm$ 0,61	3,76 $\pm$ 0,19	13,97 $\pm$ 0,70	4,62 $\pm$ 0,23
8	9,42 $\pm$ 0,48	3,27 $\pm$ 0,16	11,02 $\pm$ 0,55	6,59 $\pm$ 0,33
9	8,83 $\pm$ 0,44	4,62 $\pm$ 0,23	16,96 $\pm$ 0,85	4,69 $\pm$ 0,23
10	8,74 $\pm$ 0,44	3,19 $\pm$ 0,16	10,32 $\pm$ 0,52	2,53 $\pm$ 0,13
11	10,40 $\pm$ 0,52	5,48 $\pm$ 0,27	15,45 $\pm$ 0,77	5,89 $\pm$ 0,29
12	10,48 $\pm$ 0,52	4,57 $\pm$ 0,23	9,81 $\pm$ 0,49	3,19 $\pm$ 0,16
Среднее	11,55 $\pm$ 2,32 ^a	4,28 $\pm$ 0,79 ^b	13,13 $\pm$ 1,90 ^a	5,61 $\pm$ 1,38 ^b

Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по U-критерию Манна-Уитни ($p < 0,05$).

C. intybus, в результате которой были получены 12 линий корней. Полученные культуры характеризовались способностью к неограниченному росту на среде без фитогормонов, быстрым накоплением биомассы и отсутствием апикального доминирования. ПЦР-анализ показал встройку Т-ДНК бинарного вектора pCambia1301, что возможно лишь при генетической трансформации агробактериями. Все эти данные говорят о том, что нами были получены истинные волосовидные корни *C. intybus*. Ранее публиковались данные о получении волосовидных корней *C. intybus* овощного сорта Палла Росса (Matvieieva et al., 2011), которые авторы использовали для регенерации из них трансгенных растений. Здесь же мы сообщаем о создании волосовидных корней диких растений *C. intybus*, а также *C. intybus* корневого сорта Кофеек.

Проведенный нами спектрофотометрический анализ показал наличие в волосовидных корнях инулина, содержание которого увеличивалось в процессе культивирования, по крайней мере, в течение 90 суток. Результаты исследования свидетельствуют о том, что волосовидные корни, полученные трансформацией *A. rhizogenes*, способны сохранять биосинтез корнеспецифичного метаболита. Содержание инулина в волосовидных корнях при этом было сопоставимо с содержанием инулина в боковых корнях растений, растущих на почве, как у дикого растения, так и у сорта Кофеек (табл. 2 и 3). Исходя из полученных нами данных, можно полагать, что дальнейшее увеличение продолжительности культивирования волосовидных корней *C. intybus* может способствовать увеличению содержания инулина.

Накопление корневых метаболитов у волосовидных корней может быть как больше, так и меньше, чем у нативных корней (Gantait, Mukherjee, 2021; Pedreño, Almagro, 2020). Од-

нако в отличие от нативных корней при культивировании волосовидных корней возможно применение широкого спектра стимуляторов продукции метаболитов. Поэтому представляет интерес дальнейший поиск оптимального сочетания состава питательных сред и условий культивирования для накопления наибольшей биомассы и инулина в волосовидных корнях. Так, например, Tabatabaee и соавторы (2021) в своих исследованиях установили, что повышение содержания сахарозы в питательной среде до 60 г/л приводит к значительному увеличению накопления инулина в волосовидных корнях цикория до 53 % на сухую массу. К тому же ими было показано, что снижение содержания K_2HPO_4 до 0,5 мМ также способствует увеличению накопления инулина почти в 2 раза по сравнению с контролем (1,25 мМ). Также стоит отметить, что на уровень накопления инулина могут влиять регуляторы роста, что было показано в исследованиях Kirakosyan и соавторов (2022). Эксперименты, проведенные на каллусах *C. intybus*, показали увеличение содержания инулина при культивировании на питательной среде, содержащей 2 мг/л БАП и 7,5 мг/л ИУК.

Выявленное нами довольно небольшое содержание инулина в корнях *C. intybus* из почвы, вероятнее всего, связано с неоптимальными условиями для роста: маленькие вегетационные сосуды, нехватка освещения и минеральных удобрений. Кроме того, известно, что для получения инулина в промышленных объемах используются специальные сорта *C. intybus* корневого – *C. intybus* var. *sativum*, содержание инулина в корнях которого может достигать 12–30 % на сырую массу в полевых условиях выращивания, поэтому для дальнейших исследований целесообразно проводить агробактериальную трансформацию корневого *C. intybus*, причем

полученные волосовидные корни, вероятнее всего, будут накапливать больше инулина.

Хотя полученные результаты и свидетельствуют о том, что содержание инулина в волосовидных корнях ниже, чем в нативных корнях, получение инулина из волосовидных корней в условиях промышленного культивирования в биореакторах может иметь ряд преимуществ, таких как независимость от природных условий, отсутствие необходимости предварительной очистки корней, а также возможность круглогодичного культивирования, что в перспективе может частично компенсировать низкое содержание инулина.

Заключение

В данной статье описывается исследование содержания инулина в волосовидных и нативных корнях растений *C. intybus*. Полученные результаты показали, что содержание инулина

в волосовидных корнях ($1,46 \pm 0,46$ % – в корнях диких растений *C. intybus*, $1,34 \pm 0,34$ % – в корнях сорта Кофеек), полученных с помощью агробактериальной трансформации, ниже, чем в нативных корнях (к примеру, в главном корне цикория сорта Кофеек содержалось $11,55 \pm 2,32$ % инулина).

Получение инулина из волосовидных корней в биореакторах может иметь ряд преимуществ, например, таких как стабильность условий выращивания и возможность круглогодичного культивирования, что в перспективе может компенсировать низкое содержание инулина. Стоит отметить, что для промышленного производства из волосовидных корней следует использовать специальные сорта *C. intybus* с высоким содержанием инулина, а также изучить условия их культивирования в биореакторах для увеличения производительности.

Список литературы / References

- Будько Д. (2019) Рынок инулина: Европа лидирует в мировом производстве, Россия подчитывает упущенные возможности. *Бизнес пищевых ингредиентов*, 2: 46–47 [Budko D. (2019) The inulin market: Europe leads the world in production, Russia counts lost opportunities. *Business of food ingredients* [Biznes pishchevykh ingredientov], 2: 46–47 (in Russian)]
- Матвеева Н. А., Кищенко Е. М., Шаховский А. М., Кучук Н. В. (2011) Синтез инулина «бородатыми корнями» цикория, трансформированного с помощью *Agrobacterium rhizogenes*. *Биотехнология*, 4(3): 56–63 [Matvieieva N. A., Kishchenko O. M., Shakhovsky A. M., Kuchuk M. V. (2011) Inulin synthesis in chihory hairy roots transformed with *Agrobacterium rhizogenes*. *Biotechnology* [Biotekhnologiya], 4(3): 56–63 (in Ukrainian)]
- Яницкая А. В., Митрофанова И. Ю. (2012) Исследования по стандартизации инулинсодержащего лекарственного растительного сырья и противодиабетических комплексов. *Вестник Волгоградского государственного медицинского университета*, 4: 80–82 [Yanitskaya A. V., Mitrofanova I. Yu. (2012) Inulin herbal raw material and antidiabetic complex standartization research. *Journal of Volgograd State Medical University* [Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta], 4: 80–82 (in Russian)]
- Akram W., Garud N., Joshi R. (2019) Role of inulin as prebiotics on inflammatory bowel disease. *Drug Discoveries and Therapeutics*, 13(1): 1–8
- Canaday J., Gerard J. C., Crouzet P., Otten L. (1992) Organization and functional analysis of three T-DNAs from the vitopine Ti plasmid pTiS 4. *Molecular Genetics and Genomics*, 235(2–3): 292–303

- Costa G., Vasconcelos Q., Abreu G., Albuquerque A., Vilarejo J., Aragão G. (2020) Changes in nutrient absorption in children and adolescents caused by fructans, especially fructooligosaccharides and inulin. *Archives de Pédiatrie*, 27(3): 166–169
- Demirci T., Akçay U.Ç., Göktürk Baydar N. (2020) Physical and biochemical differences in *Agrobacterium rhizogenes*-mediated transgenic hairy root lines of *Echinacea purpurea*. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 56(6): 875–881
- Fathi R., Mohebodini M., Chamani E. (2019) High-efficiency *Agrobacterium rhizogenes*-mediated genetic transformation in *Cichorium intybus* L. via removing macronutrients. *Industrial Crops and Products*, 128: 572–580
- Gantait S., Mukherjee E. (2021) Hairy root culture technology: applications, constraints and prospect. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 105(1): 35–53
- Gelvin S.B. (2021) Plant DNA repair and *Agrobacterium* T– DNA integration. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(16): 8458
- Hughes R.L., Alvarado D.A., Swanson K.S., Holscher H.D. (2022) The prebiotic potential of inulin-type fructans: a systematic review. *Advances in Nutrition*, 13(2): 492–529
- Kaur S. (2019) Medicinal uses of *Cichorium intybus*. *Advances in Pharmacology & Toxicology*, 20(3): 35–44
- Kirakosyan R.N., Sumin A.V., Polupanova A.A., Pankova M.G., Degtyareva I.S., Sleptsov N.N., Khuat Q.V. (2022) Influence of plant growth regulators and artificial light on the growth and accumulation of inulin of dedifferentiated chicory (*Cichorium intybus* L.) callus cells. *Life*, 12(10): 1524
- Malik B., Rehman R.U. (2021) Chicory inulin: a versatile biopolymer with nutritional and therapeutic properties. *Medicinal and aromatic plants*. Aftab T., Hakeem K.R. (eds.) Springer Nature Switzerland AG, p. 373–390
- Matvieieva N.A., Kishchenko O.M., Potrochov A.O., Shakhovsky A.M., Kuchuk M.V. (2011) Regeneration of transgenic plants from hairy roots of *Cichorium intybus* L. var. *Foliosum* Hegi. *Cytology and Genetics*, 45(5): 277–281
- Matvieieva N., Shakhovsky A., Kvasko O., Kuchuk N. (2015) High frequency genetic transformation of *Cichorium intybus* L. using *nptII* gene as a selective marker. *Cytology and Genetics*, 49(4): 220–225
- Pedreño M.A., Almagro L. (2020) Carrot hairy roots: Factories for secondary metabolite production. *Journal of Experimental Botany*, 71(22): 6861–6864
- Perović J., Tumbas Šaponjac V., Kojić J., Krulj J., Moreno D.A., García-Viguera C., Bodroža-Solarov M., Ilić N. (2021) Chicory (*Cichorium intybus* L.) as a food ingredient – nutritional composition, bioactivity, safety, and health claims: a review. *Food Chemistry*, 336: 127676
- Petropoulos S.A., Levizou E., Ntatsi G., Fernandes Â., Petrotos K., Akoumianakis K., Barros L., Ferreira I.C. F. R. (2017) Salinity effect on nutritional value, chemical composition and bioactive compounds content of *Cichorium spinosum* L. *Food Chemistry*, 214: 129–136
- Rao M., Gao C., Xu L., Jiang L., Zhu J., Chen G., Yuen Kwan Law B., Xu Y. (2019) Effect of inulin-type carbohydrates on insulin resistance in patients with type 2 diabetes and obesity: a systematic review and meta-analysis. *Journal of Diabetes Research*, 2019: 5101423
- Rency A.S., Pandian S., Kasinathan R., Satish L., Swamy M.K., Ramesh M. (2019) Hairy root cultures as an alternative source for the production of high-value secondary metabolites. *Natural bio-*

active compounds. Volume 3: biotechnology, bioengineering, and molecular approaches. Akhtar M. S., Swamy M. K. (eds.) Singapore, Springer Nature Singapore Pte Ltd., p. 237–264

Tabatabaee S., Sanjarian F., Lohrasebi T., Karimi M. (2021) Enhanced inulin production by hairy root cultures of *Cichorium intybus* in response to Pi and Fe starvation. *Molecular Biology Research Communications*, 10(2): 85–91

Wan X., Guo H., Liang Y., Zhou C., Liu Z., Li K., Niu F., Zhai X., Wang L. (2020) The physiological functions and pharmaceutical applications of inulin: a review. *Carbohydrate Polymers*, 246: 116589

EDN: SELYZZ

УДК 577.19+577.29

Using SAR Methodology for Identification of Freshwater Macrophyte Allelochemicals with High Anti-Cyanobacterial Effect against Planktonic Cyanobacteria

**Evgeny A. Kurashov^{a, c, *}, Elena V. Fedorova^b,
Julia V. Krylova^{a, c}, Larisa L. Kapustina^a,
Galina G. Mitrukova^{a, d} and Elena V. Protopopova^a**

^a *Institute of Lake Science of the RAS, a separate subdivision
of the St. Petersburg Federal Research Center of the RAS
Saint Petersburg, Russian Federation*

^b *Quantori, Global Headquarters
Cambridge, USA*

^c *Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS
Borok, Russian Federation*

^d *Saint-Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University
Saint Petersburg, Russian Federation*

Received 17.08.2022, received in revised form 14.02.2023, accepted 12.04.2023

Abstract. Controlling harmful cyanobacterial “blooms” through developing a new generation of algaecides based on allelochemical substances is a challenge facing modern aquatic ecology and biotechnology. The present article is devoted to the use of the SAR (Structure-Activity-Relationship) information technology to identify allelochemicals from aquatic macrophytes (floating-leaved *Nuphar lutea* (L.) Sm. and several species of submerged macrophytes: *Ceratophyllum demersum* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Elodea canadensis* Michx, and species of the genus *Potamogeton*) effective against planktonic cyanobacteria. Detection and identification of compounds were performed using gas chromatography-mass spectrometry. The PASS (Prediction of Activity Spectra for Substances) computer program has been applied to predict biological activity spectra of the major components of macrophyte metabolomes and discover their ecological potential against cyanobacteria. A study of the biological activities of major low-molecular-weight organic compounds showed that monocarboxylic acids, gallic acid, cis-6-octadecenoic acid,

© Siberian Federal University. All rights reserved

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

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

ORCID: 0000-0002-4486-2804 (Kurashov E.); 0000-0003-1667-5240 (Fedorova E.); 0000-0002-4274-2358 (Krylova J.); 0000-0002-7135-3300 (Kapustina L.); 0000-0002-4128-7840 (Mitrukova G.); 0000-0001-5376-7019 (Protopopova E.)

cis-9-octadecenoic acid, palmitoleic acid, linolenic acid, and 9-cis-12-cis-linoleic acid are the most promising compounds for the experimental verification and creation of nature-like algaecides of a new generation. PASS predictions were successfully compared to the available information on the biological activity of those compounds and confirmed experimentally. The present study shows that some organic acids significantly inhibit the growth of *Synechocystis aquatilis* Sauvageau and *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet and Flahault and can be used as algaecides for suppression of cyanobacteria. The inhibitory effect of the combined mixture of these allelochemicals is stronger than the effect of each individual component, suggesting that there are various mechanisms of cyanobacterial growth inhibition.

Keywords: SAR, PASS, allelopathy, allelochemicals, macrophytes, cyanobacteria, fatty acids, algaecides.

Acknowledgments. The publication of the results of the study was funded by Grant of the Russian Science Foundation No. 22–24–00658, <https://rscf.ru/project/22–24–00658>. We also express gratitude to the Resource Center «Cultivation of Microorganisms» at St. Petersburg State University for providing the culture of *Synechocystis aquatilis* for experiments.

Citation: Kurashov E. A., Fedorova E. V., Krylova J. V., Kapustina L. L., Mitrukova G. G., Protopopova E. V. Using SAR methodology for identification of freshwater macrophyte allelochemicals with high anti-cyanobacterial effect against planktonic cyanobacteria. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 232–251. EDN: SELYZZ



Использование методологии SAR для идентификации аллелохемиков пресноводных макрофитов с высоким антицианобактериальным эффектом в отношении планктонных цианобактерий

Е. А. Курашов^{а, в}, Е. В. Фёдорова^б, Ю. В. Крылова^{а, в},
Л. Л. Капустина^а, Г. Г. Митрукова^{а, г}, Е. В. Протопопова^а

^аИнститут озераедения РАН, обособленное подразделение
Санкт-Петербургского федерального исследовательского центра РАН
Российская Федерация, Санкт-Петербург

^бКвантори, Штаб-квартира
США, Кембридж

^вИнститут биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Российская Федерация, п. Борок

^гСанкт-Петербургский государственный
химико-фармацевтический университет Минздрава России
Российская Федерация, Санкт-Петербург

Аннотация. Проблема борьбы с опасными цианобактериальными «цветениями» посредством разработки нового поколения альгицидов, основанных на аллелохемиках растений, актуальна

на современной стадии развития водной экологии и биотехнологии. Статья посвящена использованию информационной технологии SAR (связь структура – активность) для выявления эффективных аллелохемиков водных макрофитов (с плавающими листьями – *Nuphar lutea* (L.) Sm., и нескольких видов погруженных макрофитов: *Ceratophyllum demersum* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Eloдея canadensis* Michx и виды рода *Potamogeton*) против планктонных цианобактерий. Обнаружение и идентификацию соединений проводили с использованием метода газовой хромато-масс-спектрометрии. Компьютерная программа PASS (прогнозирование спектров активности для веществ) была применена для прогнозирования спектров биологической активности мажорных компонентов метаболома макрофитов, чтобы обнаружить их экологический потенциал против цианобактерий. Изучение биологической активности основных низкомолекулярных органических соединений показало, что монокарбоновые кислоты, галловая кислота, цис-6-октадеценовая кислота, цис-9-октадеценовая кислота, пальмитолеиновая кислота, линоленовая кислота и 9-цис-12-цис-линолевая кислота являются наиболее перспективными соединениями для экспериментальной проверки и создания природоподобных альгицидов нового поколения. Прогнозные оценки PASS были успешно сопоставлены с доступной информацией о биологической активности этих соединений, а также подтверждены экспериментально. Было показано, что некоторые жирные кислоты значительно ингибировали рост *Synechocystis aquatilis* Sauvageau и *Aphanizomenon flos-aque* Ralfs ex Bornet and Flahault и могут использоваться в качестве альгицидов для подавления цианобактерий. Поскольку ингибирующий эффект комбинированной смеси аллелохемиков был сильнее, чем у отдельных компонентов, имеются основания предполагать, что существуют различные механизмы ингибирования роста цианобактерий.

Ключевые слова: SAR, PASS, аллелопатия, аллелохемики, макрофиты, цианобактерии, жирные кислоты, альгициды.

Благодарности. Публикация результатов исследования поддержана грантом РФФИ No. 22–24–00658, <https://rscf.ru/project/22–24–00658>. Также выражается благодарность Ресурсному центру «Культивирование микроорганизмов» СПбГУ за предоставление культуры *S. aquatilis* для экспериментов.

Цитирование: Курашов, Е. А. Использование методологии SAR для идентификации аллелохемиков пресноводных макрофитов с высоким антицианобактериальным эффектом в отношении планктонных цианобактерий / Е. А. Курашов, Е. В. Фёдорова, Ю. В. Крылова, Л. Л. Капустина, Г. Г. Митрукова, Е. В. Протопопова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 232–251. EDN: SELYZZ

Introduction

Allelopathy is considered a natural phenomenon for both stimulatory and inhibitory effects of one plant upon another, including microorganisms (Mushtaq et al., 2020; Asif et al., 2021; Śliwińska-Wilczewska et al., 2021). Functionally, plants have developed several

strategies for interacting with other organisms for self-defense, symbiosis, and sexual attraction (Zhou et al., 2022). The production, accumulation, and release of primary and secondary metabolites (low-molecular-weight organic compounds (LMWOCs)) by aquatic and semiaquatic plants, which inhibit and/or stimulate germination and development

of other plants and microorganisms, is an important mechanism in the interactions between these organisms (Fink, 2007; Li et al., 2020). LMWOCs constitute part of the low-molecular-weight metabolome of aquatic plants and are extremely important for forming hydrobiological communities, thus acting as regulatory agents in aquatic ecosystems (Gurevich, 1978; Fink, 2007; Kurashov et al., 2014; Koksharova, 2020), as well as in terrestrial ecosystems (Allelopathy ..., 2013).

Aquatic macrophytes are one of the critical components of inland waters, which fulfill the most important function in formation of the environment. Allelopathic interactions are carried out by synthesising specific compounds – allelochemicals (including volatile substances). In particular, several macrophyte species are active producers of allelochemicals inhibiting the development of phytoplankton in shallow lakes (Hilt, Gross, 2008; Zhou et al., 2019; Zeng et al., 2022).

Despite the importance of this phenomenon in nature, higher plant allelopathy in aquatic habitats has been much less studied than in terrestrial ecosystems, although it should be considered the most important regulatory factor in the dynamics and composition of phytoplankton communities (Cyanobacteria..., 2013; Co-Evolution ..., 2020). It has been well reported that allelochemical metabolites can be considered natural algacides (Hu, Hong, 2008; Balaji-Prasath et al., 2022) and must be the basis of a nature-like convergent technology to suppress the development of cyanobacteria and to prevent “blooms” in water bodies. A number of macrophytes have been reported to contain anti-algal and anti-cyanobacterial compounds (Amorim et al., 2019; Zhang et al., 2019). These results indicate that some macrophytes can be used to control algal and cyanobacterial growth.

To understand the mechanism of the growth inhibition of cyanobacteria by the allelopathic

effect of macrophytes, allelochemicals must be identified. At the same time, they can be characterized by many biological effects, which are very difficult to verify experimentally. Moreover, previous studies showed that the number of compounds in aquatic macrophytes can reach more than 200 (Kurashov et al., 2014, 2018). Therefore, it is appropriate to use bio- and cheminformatics approaches.

Developing new biologically active compounds with potential practical applications is one of the most complex and difficult tasks. Experimental testing of the interaction of many chemical compounds with thousands of molecular targets is impossible from an economic and practical perspective. Computer bioinformatic program PASS (Prediction of Activity Spectra for Substances) allows researchers to screen large libraries of chemicals for compounds with desired properties and experimentally test those predicted to be active. So far as there is a relationship between structure and activity, and this principle is called SAR (Structure-Activity-Relationship) in this study, we aim to conduct SAR analysis using a PASS computer program to predict the biological activity spectra of LMWOCs and their mechanisms of action. The PASS computer system can simultaneously predict several hundred types of biological activities (Filimonov et al., 2014, 2018; Poroikov et al., 2019). The prediction is based on the SAR analysis of the training set, which is regularly updated with data on new chemicals and their known biological activities. Once trained, PASS can predict for a test compound all likely biological activities that are included in the training set. In recent years, the use of SAR to identify biological activities for natural compounds has become increasingly widespread (Gillbro et al., 2015; Lagunin et al., 2016; Khameneh et al., 2019; Fattahian et al., 2020). One example is

the identification of natural antioxidants from marine algae that could be developed for further industrial applications (Kelman et al., 2012).

The present study aims to identify allelochemicals released from the floating-leaved *Nuphar lutea* (L.) Sm. and several species of submerged macrophytes – *Ceratophyllum demersum* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Elodea canadensis* Michx., and species of genus *Potamogeton* – and to choose among them compounds with the most probable allelopathic potential for suppressing cyanobacteria using SAR methodology.

To achieve these goals, several major LMWOCs (> 1 % of the content of total LMWOCs) predicted by PASS were selected from the metabolome of freshwater macrophytes, and then they were tested in vitro against two species of cyanobacteria: *Synechocystis aquatilis* Sauvageau and *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet and Flahault.

Materials and methods

Plant materials

The LMWOCs of macrophytes *N. lutea*, *C. demersum*, *M. spicatum*, *Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch, *Potamogeton perfoliatus* L., *Potamogeton natans* L., and *E. canadensis* were investigated in the plant material that was collected in the summer seasons of 2015–2017 in the following habitats: (i) oligotrophic Lake Suuri (Karelian Isthmus, Leningrad Oblast, N 61° 07.859', E 29° 55.076') with still waters and sticky silt bottom, (ii) an area in the estuary of the Volkhov River (Volkhov Bay, Lake Ladoga, N 60° 07.139', E 32° 19.566') with fast waters and silty sand bottom, (iii) ponds of the Victory Park (St. Petersburg, N 60° 52.025', E 30° 19.91') with small depths and silt bottom, (iv) different habitats in mesotrophic Lake Ladoga (N 60° 50', E 31° 33'), and (v) mesotrophic Lake Naroch (N 54° 51', E 26° 45'). Plant samples were

washed to remove debris and air-dried in a closed and darkened room without direct sunlight.

Isolation of oils

Before distillation, the dried plant material was ground to a powder in a Waring BB 25ES blender (Waring, United States). The fraction of organic compounds was obtained from the dry aquatic plant material using the same Clevenger-type apparatus method, commonly used to extract essential oils from terrestrial plants (Clevenger, 1928; Anderson et al., 1993). Hydrodistillation was performed for 8 hours. Then the oils were extracted with hexane (5 mL). The extracts were stored in a freezing chamber (–18 °C) prior to GC–MS analysis.

GC–MS analysis

The concentrations of LMWOCs were determined after hexane extraction using a TRACE ISQ gas chromatograph-mass spectrometer (Thermo Electron Corporation) equipped with a quadrupole mass analyzer and Thermo TG-SQC Column (15 m, inner diameter: 0.25 mm, and 0.25 µm film). Helium served as a carrier gas, the ionization voltage was 70 eV. The mass spectra were registered in scan mode for the whole mass range (30–580 amu) in a programmed temperature regime: the oven temperature was kept at 35 °C for 3 minutes; then the temperature was increased to 60 °C at a rate of 2 °C/minute and kept constant for 3 minutes; after that, the temperature was increased to 80 °C at a rate of 2 °C/minute and kept constant for 3 minutes, increased to 120 °C at a rate of 4 °C/minute and kept constant for 3 minutes, increased to 150 °C at a rate of 5 °C/minute and kept constant for 3 minutes, increased to 240 °C at a rate of 15 °C/minute. Finally, it was held isothermal for 10 minutes.

As an example, Fig. 1 presents chromatogram sections of *Potamogeton perfoliatus* essential oil

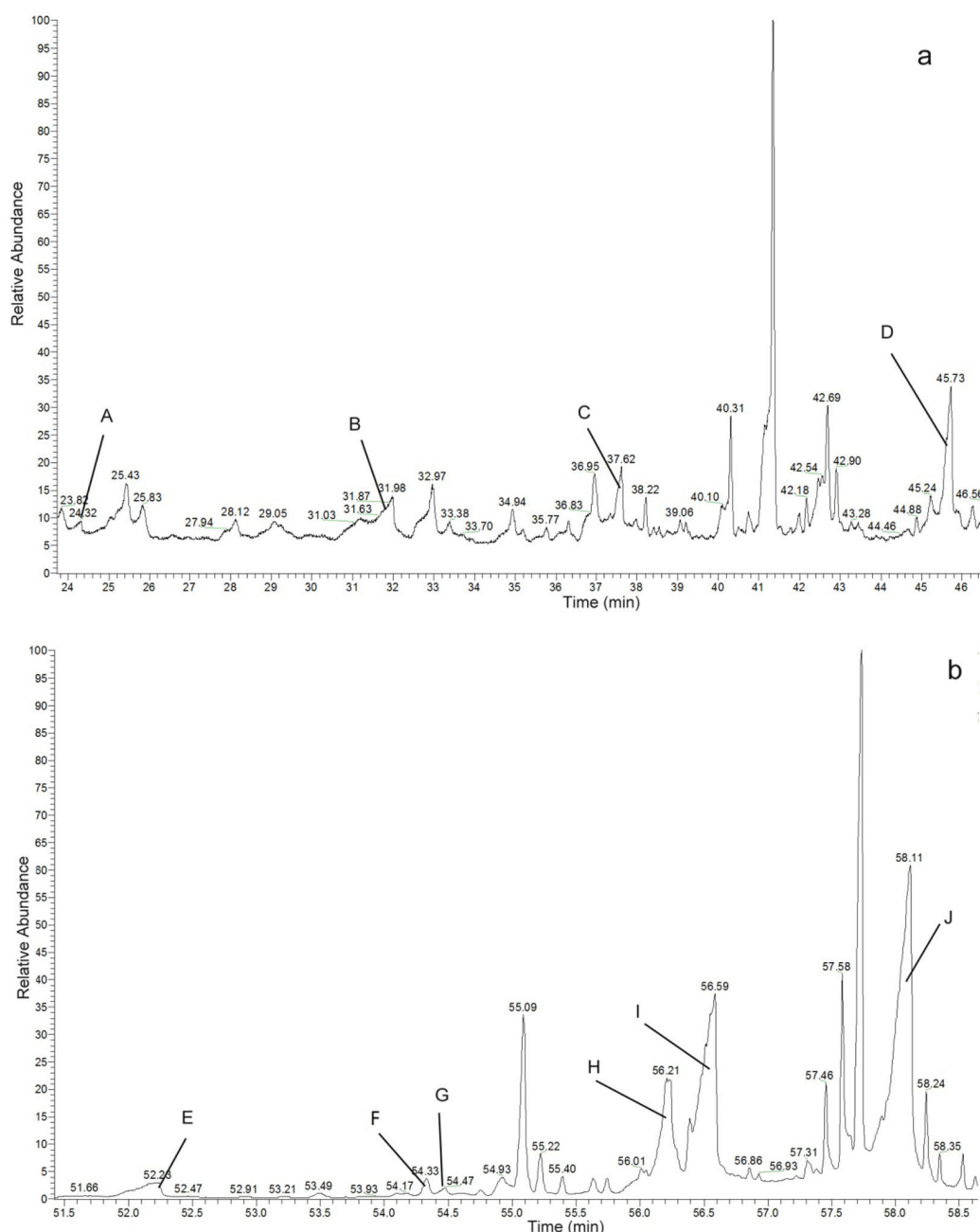


Fig. 1. Chromatogram sections of *Potamogeton perfoliatus* essential oil (Lekhmolahti Bay, Lake Ladoga) with marked peaks of carboxylic acids. a: A – Octanoic acid, B – Nonanoic acid, C – Decanoic acid, D – Dodecanoic acid; b: E – Tetradecanoic acid, F – Pentadecanoic acid, G – 14-Pentadecenoic acid, H – Palmitolinoleic acid, I – Hexadecanoic acid, J – Linolenic acid

(Lekhmolahti Bay, Lake Ladoga) with marked peaks of fatty acids that are of the greatest interest. The LMWOCs determined in the samples of aquatic plants were identified by

matching their mass spectra with those from the NIST_2014 and the Wiley mass spectral libraries. The identification of the compounds was confirmed by Linear Retention Indices

obtained from a series of straight-chain alkanes (C 7–C 30) (Zellner et al., 2008). Quantitative analysis was performed using Merck-certified reference materials decafluorobenzophenone and benzophenone (CAS Numbers 119–61–9 and 853–30–4) as internal standards.

PASS analysis

Prediction of Activity Spectra for Substances was carried out with the PASS 2014 Refined version to get biological activity spectra of each compound. PASS 2014 Refined is software for predicting biological activity spectra for organic compounds based on their structural formulas (Filimonov et al., 2014). As input information, PASS uses the information on the structural formula of the molecule represented as a Molfile for a single structure or as an SDfile for a set of structures (Accelrys Inc., <http://accelrys.com>). PASS output is a list of probable activities with two estimates: P_a – the probability of being active and P_i – the probability of being inactive. Prediction of PASS is based on SAR analysis of the training set containing about one million compounds showing more than 7000 biological activities. Being probabilities, the P_a and P_i values vary from 0.000 to 1.000, however $P_a + P_i \neq 1$, since these probabilities are calculated independently.

Assaying allelochemicals

The experiments were carried out in microcosms with a volume of 0.5 liters. Cyanobacterial cultures of *S. aquatilis* and *A. flos-aquae* were introduced as suspensions. We used in experiments an axenic strain of *Synechocystis aquatilis* Sauvageau No. 1336 from the collection of the living cultures of cyanobacteria, algae, and algal parasites (CALU, Collection of Algae of Leningrad University), which was provided by the Centre for Culture Collection of Microorganisms of the Research Park at St. Petersburg University.

The strain was isolated from a sample of water taken in the Gulf of Finland near Sosnovy Bor. Another axenic strain of *Aphanizomenon flos-aquae* was provided by the St. Petersburg Scientific Research Center for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences from the culture that is maintained in that Center.

Cyanobacteria were cultured on medium No. 6 of the following composition: KNO_3 –1 g / L; K_2HPO_4 –0.2 g / L; $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ –0.2 g / L; CaCl_2 –0.15 g / L; NaHCO_3 0.2 g / L; trace element solution 1 ml / L. The trace element solution for medium No. 6: $\text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ –0.22 g / L; MnSO_4 –1.81 g / L; $\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$ –0.079 g / L; $\text{NaBO}_3 \times 4\text{H}_2\text{O}$ –2.63 g / L; $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \times 4\text{H}_2\text{O}$ –1 g / L; $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ –9.3 g / L; CaCl_2 –1.2 g / L; $\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ –0.02 g / L; Na_2EDTA (Trilon B)–10 g / L (Gromov et al., 1991).

Cultivation of cyanobacteria was carried out in a special aquarium using a liquid circulation cryothermostat with cooling and heating (Baths WCR Circulation water bath WCR-MaXircu CR-P8 (Daihan (Witeg))). The unit maintained a constant temperature of 25 °C during the experiments. The lamp (Lamp Biodesign RIF 80 / 110 / PANORAMA 80/100 / DIARAMA 150/200) provided a luminous flux of 1500 lm. The day-night mode was set using an adjustable timer (FERON TM50, 3500W / 16A230V).

Instead of natural LMWOCs, the purified analogous substances (heptanoic acid, octanoic acid, tetradecanoic acid, and gallic acid) from Acros Organics BVBA and their combination were used in experiments to test their algacidal effects on *S. aquatilis* and *A. flos-aquae*.

The compounds were added to the algal cultures to achieve their final concentrations of 0.001 mg / L, 0.01 mg / L, 0.1 mg / L, 1 mg / L, and 10 mg / L.

The growth of cyanobacterial cultures was monitored using a light microscope (ZEISS Axio Lab.A1) and a luminescent microscope (LOMO

MIKMED-2) at 2–7-day intervals in different experiments.

Results and discussion

In total, 75 major LMWOCs from macrophytes from various water bodies indicated above were identified using the GS-MS method. In order to predict the biological activity profiles, their structural formulas were presented as an SDF-file and then used in the virtual screening based on a commercially available software product, PASS 2014 Refined.

The PASS software product, which predicts biological effects and biochemical mechanisms based on the structural formula of a substance in less than a second with more than 80 % accuracy, can be efficiently used to obtain the predicted biological activity profile for compounds and to find new mechanisms. We previously reported high probabilities of anti-inflammatory, antibacterial, and antifungal activities for some of these compounds (Kurashov et al., 2016).

Despite a large number of biological activities (several thousand) inherent in all identified LMWOCs according to PASS predictions, in this study, only those types of activities were taken into account that could potentially have an inhibitory effect on cyanobacteria.

Although many substances have an inhibitory effect on cyanobacteria, only a few inhibitory mechanisms have been elucidated. A general mechanism for inhibiting cyanobacteria due to the oxidative damage by polyphenol-autoxidized products has been described (Nakai et al., 2001). Other studies suggest that alkaline phosphatase inhibition (Gross et al., 1996; Dziga et al., 2007) and interruption of electron transfer chains of photosystem II (PS II) (Leu et al., 2002; Dziga et al., 2007) can also be inhibitory mechanisms. Superoxide dismutase inactivation and subsequent oxidative damage to algal cells can also be a significant cause of inhibiting the

growth of cyanobacteria (Hong et al., 2008a, 2008b; Wu et al., 2019).

However, all explanations are based only on speculation prompted by the chemical characteristics of substances. Direct evidence is missing, and how the substances act against cyanobacteria is now unknown. Thus, further study is needed to explain the inhibitory mechanism. For this purpose, using the literature data, we employ PASS to extract information on specific activities and/or groups of activities of the allelochemicals associated with the biofunctions of cyanobacteria. This is exemplified in Table 1. This table seems to contain the main biological activities of the allelochemicals that we could identify from the PASS analysis and which were supported by experimental evidence found in the literature. However, there may be other mechanisms that we have not considered. Based on the information presented in Table 1, we regard as the most important those specific activities or groups of activities that lead both to inhibition and impairment of the processes of cell membrane formation in cyanobacteria.

The probability P_a reflects, above all, the similarity of the molecular structure of the substance to the molecular structures of the most typical «active» compounds in the corresponding subset in the training set. Therefore, as a rule, there are no direct correlation values P_a with quantitative characteristics of the activity.

The PASS prediction results are usually interpreted and used in a flexible manner: (i) only activities with $P_a > P_i$ are considered possible for a particular compound; (ii) if $P_a > 0.7$, the chance to find the activity experimentally is high; (iii) if $0.5 < P_a < 0.7$, the chance to find the activity experimentally is lower, but the compound is probably not so similar to known biological agents, and (iv) if $P_a < 0.5$, the chance to find the activity experimentally is even lower, but if it

Table 1. Selected biological activities and/or groups of activities and reasons for selecting

1	Peptidoglycan glycosyltransferase inhibitor	Peptidoglycan is an important component of the membrane of bacterial cells, protecting cells from rupture due to turgor and maintaining the shape of the cells. Peptidoglycan is also found in glaucocystophytic algae, as part of the cell walls of cyanells, which are evolutionarily derived from ancient bacteria (Löffelhardt, Bohnert, 1994). Glycosyltransferases are the most attractive target for bacterial inhibition (Mesleh et al., 2016).
2	Groups of activities: UDP-N-acetylglucosamine 4-epimerase inhibitor; N 4-(beta-N-acetylglucosaminyl)-L-asparaginase inhibitor; Acetylgalactosaminyl-O-glycosyl-glycoprotein beta-1,3-N-acetylglucosaminyltransferase inhibitor; Steroid N-acetylglucosaminyltransferase inhibitor; N-acetylglucosaminide beta-1,3-N-acetylglucosaminyltransferase inhibitor; Alpha-N-acetylglucosaminidase inhibitor.	Responsible for the formation of the cell membrane in cyanobacteria, since the supporting skeleton of the bacterial cell wall consists largely of a peptidoglycan polymer (murein). This macromolecule is a heteropolymer built from chains in which the residues of N-acetylglucosamine and N-acetylmuramic acid (N-acetylglucosamine lactate) alternate, and which are interconnected by β -1,4-glycosidic bonds (Schlegel, 1986)
3	Groups of activities: Carboxypeptidase Taq inhibitor; Carboxypeptidase D inhibitor; Gly-X carboxypeptidase inhibitor; Muramoyltetrapeptide carboxypeptidase inhibitor; Metallo-carboxypeptidase D inhibitor.	Responsible for inhibiting the growth of the cyanobacterial culture. The presence of activities of the 3rd group indicates the general carboxypeptidase inhibitory activity of the test compound. Thus, a high carboxypeptidase inhibitory activity will help suppress the growth of the cyanobacterial culture.
4	Groups of activities: IgA-specific metalloendopeptidase inhibitor; IgA-specific serine endopeptidase inhibitor; Endopeptidase So inhibitor; Procollagen N-endopeptidase inhibitor; Glutamyl endopeptidase II inhibitor.	Responsible for impairment of the cell membrane formation. It has been shown (Löffelhardt, Bohnert, 1994) that peptidoglycan is sandwiched between the outer and inner membranes in the periplasmic space and that the enzymes are on the outer surface of the inner membrane.
5	Groups of activities: Peptidoglycan beta-N-acetylmuramidase inhibitor; UDP-N-acetylmuramate-L-alanine ligase inhibitor; UDP-N-acetylmuramoylalanine-D-glutamate ligase inhibitor	Responsible for impairment of the cell membrane formation since the biosynthesis of the soluble precursor of UDP-N-acetylmuramyl pentapeptide in the cyanella stroma follows a path similar to that of <i>E. coli</i> (Löffelhardt Bohnert, 1994).
6	Groups of activities: Glutamyl endopeptidase II inhibitor; Gamma-D-Glutamyl-meso-diaminopimelate peptidase inhibitor; Pyroglutamyl-peptidase I inhibitor; N-acetyl-gamma-glutamyl-phosphate reductase inhibitor; Gamma-glutamyltransferase inhibitor; Protein-glutamate methylesterase inhibitor.	These activities lead to the inhibition of some green algae (Luque et al., 2006), and it can be expected that they will inhibit the development of cyanobacteria as well.
7	Groups of activities: L-glutamate oxidase inhibitor; D-glutamate oxidase inhibitor; UDP-N-acetylglucosamine 4-epimerase inhibitor; L-3-cyanoalanine synthase inhibitor; D-alanine 2-hydroxymethyltransferase inhibitor; Gamma-D-Glutamyl-meso-diaminopimelate peptidase inhibitor; Diaminopimelate dehydrogenase inhibitor.	Responsible for the degradation of cyanobacteria. All peptidoglycan components were found in cyanells, which explains the lethal effect of antibiotics on these autotrophic organisms (Berenguer et al., 1987).
8	Groups of activities: Cyanoalanine nitrilase inhibitor; 3-Cyanoalanine hydratase inhibitor.	Nitrilases are an important component of the enzyme system of cyanobacteria (Heinemann et al., 2003). In this regard, this can be considered as an important mechanism for limiting the growth of cyanobacteria.

Continuation of the Table. 1

9	Groups of activities: Glycogen (starch) synthase inhibitor; 1,4-Alpha-glucan branching enzyme inhibitor; Phosphorylase inhibitor.	Responsible for suppressing cyanobacterial blooms. Cyanobacteria, as well as most phototrophic microorganisms, use carbon storage mechanisms. The main C-storage of cyanobacteria is glycogen. Synthesis involves four enzymes (Kromkamp, 1987).
10	Groups of activities: 2-Oxoglutarate decarboxylase inhibitor; Oxoglutarate dehydrogenase (lipoamide) inhibitor; 4-Hydroxy-4-methyl-2-oxoglutarate aldolase inhibitor; 4-Hydroxy-2-oxoglutarate aldolase inhibitor.	In cyanobacteria, the main function of the oxidative branch of the TCA cycle (Krebs cycle) is the synthesis of 2-oxoglutarate, which serves as a C-skeleton for the assimilation of ammonia through the GS-GOGAT cycle (glutamate synthesis) (Zhang et al., 2006). Like the previous one, this group of bioactivities will lead to the suppression of the development of cyanobacteria through the inhibition of these processes.
11	Groups of activities: Ferredoxin-NAD ⁺ reductase inhibitor; Aldehyde ferredoxin oxidoreductase inhibitor; Glutamate synthase (ferredoxin) inhibitor; Ferredoxin hydrogenase inhibitor; Ferredoxin-nitrite reductase inhibitor; Ferredoxin-NADP ⁺ reductase inhibitor.	Most studies of ferredoxins were carried out with the model strain of cyanobacteria <i>Synechocystis</i> PCC 6803 (Cassier-Chauvat, Chauvat, 2014), which has nine highly conserved ferredoxins. Inhibition of the corresponding functions of the 11th group will lead to inhibition of the development of cyanobacteria.
12	Glucan endo-1,3-beta-D-glucosidase inhibitor.	Leads to disruptions in the glycogen cycle in cyanobacteria (Konishi et al., 1995; Attwater, 2010).
13	Groups of activities: Xylan endo-1,3-beta-xylosidase inhibitor; Xylan 1,4-beta-xylosidase inhibitor.	It was shown in (Attwater, 2010) that the cyanobacteria <i>Nodularia spumigena</i> and <i>Microcystis aeruginosa</i> produce xylosidase. These activities will inhibit the synthesis of xylosidase in cyanobacteria.
14	Groups of activities: Leucine transaminase inhibitor; Leucine dehydrogenase inhibitor.	Leucine in cyanobacteria, in particular in the genera <i>Microcystis</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Nodularia</i> , takes part in the biosynthesis of microcystins (Attwater, 2010). In this regard, inhibition of the processes associated with the synthesis of leucine will lead to inhibition of the development of cyanobacteria.
15	Antibacterial	Considered as general antibacterial activity.

is confirmed, the compound might be a new chemical-biological entity.

Thirty major LMWOCs that, according to preliminary data (Macías et al., 2008; Li et al., 2010; Nakai et al., 2012; Kurashov et al., 2014, 2021; Zhu et al., 2021), may be promising algaecidal allelopathic agents against cyanobacteria were selected for the study of biological activities using PASS (Table 2).

In the present study, we applied a stronger criterion, $P_a > 70\%$, to increase the chance of experimental confirmation of the predicted activities. As a result, among 30 LMWOCs, 26

were selected that met the above criterion. The complete list of these compounds with activities and their probabilities is given in Table 3.

Analysis of the results showed that among the selected compounds, 18 contain carboxyl groups and correspond to the highest P_a values. The predicted results are in good agreement with literature data. For instance, it was reported (Jandl et al., 2002; Nakai et al., 2005; Zhai et al., 2022) that saturated and unsaturated carboxylic acids can be active allelochemicals. Moreover, it was shown (Nakai et al., 2000; Lourenção et al., 2021) that gallic acid actively inhibits the

Table 2. P_a values of biological activities predicted by PASS for 30 major LMWOCs of aquatic macrophytes

LMWOCs	Groups of activities as in Table 1									
	1/2	3/4	5/6	7/8	9/10	11/12	13/14	15		
Gallic acid	0.568/ 0.543–0.926	0.579–0.779/ 0.475–0.926	0.117–0.169/ 0.679–0.926	0.450–0.926/ 0.723–0.753	0.340–0.458/ 0.445–0.840	0.609– 0.878/0.878	0.531–0.862/ 0.522–0.737	0.420		
Nonanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547–0.714/ 0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300		
Octadecanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300		
cis-6-Octadecenoic acid	0.743/ 0.440–0.737	0.464–0.933/ 0.788–0.811	0.175/0.533– 0.788	0.647–0.737/ 0.533	0.348–0.508/ 0.527–0.764	0.515– 0.617/0.909	0.474–0.899/ 0.475–0.638	0.332		
cis-9-Octadecenoic acid	0.743/ 0.440–0.737	0.464–0.933/ 0.788–0.811	0.175/0.533– 0.788	0.647–0.737/ 0.533	0.348–0.508/ 0.527–0.764	0.515– 0.617/0.909	0.474–0.899/ 0.475–0.638	0.332		
6,10,14-Trimethylpen- tadecan-2-one	0.498/ 0.306–0.579	0.322–0.726/ 0.613–0.656	0–0.103/ 0.503–0.767	0.496–0.579/ 0.357–0.372	0.250–0.275/ 0.236–0.588	0.281– 0.428/0.568	0.118–0.538/ 0.213–0.739	0.297		
14-Pentadecenoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300		
Linolenic acid	0.720/ 0.405–0.706	0.419–0.905/ 0.718–0.739	0.151–0.165/ 0.404–0.763	0.611–0.706/ 0.502–0.506	0.285–0.480/ 0.466–0.730	0.474– 0.573/0.858	0.384–0.856/ 0.589–0.665	0.300		
3,7,11,15-Tetrame-thyl- hexadec-2-en-1-yl acetate	0.406/ 0.187–0.397	0.263–0.637/ 0.286–0.385	0–0.074/ 0.437–0.455	0.220–0.397/ 0.266–0.292	0.192–0.205/ 0.069–0.136	0.162– 0.200/0.447	0.071–0.351/ 0.146–0.327	0.418		
Dodecanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300		
Tetradecanal	0.552/ 0.651–0.721	0.453–0.891/ 0.755–0.878	0–0.215/ 0.577–0.794	0.654–0.721/ 0.453–0.454	0.420–0.525/ 0.177–0.803	0.612– 0.801/0.738	0.553–0.837/ 0.589–0.665	0.300		
5,8,11-Heptadecatrien-1-ol	0.599/ 0.511–0.686	0.235–0.921/ 0.660–0.864	0.113–0.181/ 0.618–0.717	0.532–0.686/ 0.432–0.443	0.391–0.399/ 0.222–0.314	0.404– 0.484/0.775	0.515–0.872/ 0.306–0.322	0.317		
Hexadeca-7,10,13-trienal	0.439/ 0.496–0.589	0.327–0.779/ 0.591–0.735	0–0.150/ 0.263–0.691	0.503–0.589/ 0.352–0.365	0.300–0.386/ 0.100–0.673	0.449– 0.745/0.573	0.370–0.607/ 0.262–0.309	0.410		
Benzene, 1-ethenyl-4- methoxy-	0.441/ 0.255–0.599	0.195–0.494/ 0.342–0.371	0–0.063/ 0.269–0.679	0.523–0.599/ 0.467–0.472	0.113–0.180/ 0.076–0.189	0.202– 0.444/0.432	0.078–0.280/ 0.145–0.226	0.289		
Octanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300		

Decanal	0.552/ 0.651–0.721	0.453–0.891/ 0.755–0.878	0–0.215/ 0.577–0.794	0.654–0.721/ 0.453–0.454	0.420–0.525/ 0.177–0.803	0.612– 0.801/0.738	0.553–0.837/ 0.308–0.416	0.377
Decanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300
Pentadecanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300
Benzaldehyde	0.540/ 0.575–0.824	0.423–0.796/ 0.700–0.780	0–0.130/ 0.385–0.867	0.798–0.824/ 0.586–0.621	0.282–0.355/ 0.170–0.569	0.598– 0.778/0.628	0.334–0.680/ 0.364–0.663	0.334
Hexenal	0.490/ 0.570–0.663	0.386–0.827/ 0.659–0.799	0–0.173/ 0.404–0.747	0.586–0.663/ 0.407	0.353–0.440/ 0.134–0.597	0.543– 0.855/0.631	0.447–0.708/ 0.266–0.358	0.331
Benzoic acid, phenylmethyl ester	0.509/ 0.645–0.896	0.292–0.742/ 0.580–0.722	0.096–0.120/ 0.420–0.870	0.803–0.896/ 0.633–0.662	0.327–0.335/ 0.211–0.496	0.503– 0.784/0.710	0.383–0.740/ 0.375–0.478	0.262
Heptanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300
Tridecanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300
Anticypalic acid	0.495/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0.357	0/0	0.442
1-Butyl-3-(2-chloro-4,6-dimethyl-pyridin-3-yl)-urea	0/0	0/ 0.307–0.714	0/0–0.352	0/0	0/0	0/0	0/0	0
Palmitoleic acid	0.743/ 0.440–0.737	0.464–0.933/ 0.802–0.811	0.175/ 0.533– 0.788	0.647–0.737/ 0–0.533	0.348–0.508/ 0.527–0.764	0.515– 0.617/0.909	0.474–0.899/ 0.475–0.638	0.332
Tetradecanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300
9-cis,12-cis-Linoleic acid	0.720/ 0.405–0.706	0.419–0.925/ 0.781–0.783	0.162–0.165/ 0.490–0.763	0.611–0.737/ 0.502–0.506	0.321–0.480/ 0.466–0.730	0.474– 0.573/0.892	0.442–0.886/ 0.442–0.605	0.335
Hexadecanoic acid	0.814/ 0.561–0.810	0.623–0.954/ 0.854–0.914	0.203–0.216/ 0.697–0.875	0.685–0.810/ 0.605–0.614	0.410–0.620/ 0.745–0.845	0.547– 0.714/0.945	0.563–0.935/ 0.589–0.665	0.300
Phytol	0.512/ 0.360–0.535	0.319–0.750/ 0.377–0.464	0–0.107/ 0.365–0.598	0.359–0.535/ 0.328–0.347	0.280–0.296/ 0.102–0.237	0.237– 0.327/0.529	0.166–0.514/ 0.204–0.416	0.417

Table 3. The number of manifestations of various biological activities (out of 15 groups analyzed) for major LMWOCs of aquatic macrophytes, predicted by PASS

LMWOCs	$0.7 < P_a < 0.8$	$0.8 < P_a < 0.9$	$P_a > 0.9$
14-Pentadecenoic acid	1	5	4
Saturated carboxylic acids*	1	5	4
Gallic acid	3	4	4
cis-6-Octadecenoic acid	5	1	3
cis-9-Octadecenoic acid	5	1	3
Palmitoleic acid	5	1	3
Linolenic acid	6	2	1
9-cis,12-cis-Linoleic acid	5	2	1
5,8,11-Heptadecatrien-1-ol	2	2	1
Decanal	4	5	0
Tetradecanal	4	5	0
Benzoic acid, phenylmethyl ester	5	3	0
Benzaldehyde	3	3	0
Hexenal	2	3	0
6,10,14-Trimethylpentadecan-2-one	3	0	0
cis, cis, cis-7,10,13-Hexadecatrienal	3	0	0
1-Butyl-3-(2-chloro-4,6-dimethyl-pyridin-3-yl)-urea	1	0	0

Note: * – Heptanoic acid, Octanoic acid, Nonanoic acid, Decanoic acid, Dodecanoic acid, Tridecanoic acid, Tetradecanoic acid, Pentadecanoic acid, Hexadecanoic acid, Octadecanoic acid

growth of cyanobacterium *M. aeruginosa*. Thus, the study of biological activities in PASS showed that the most promising compounds for further experimental verification are carboxylic acids (saturated and unsaturated) and gallic acid, as substances potentially possessing the largest number of biological activities contributing to the inhibition of development of cyanobacteria (Table 3). The mass spectral patterns of some carboxylic acids are given as an example in the chromatogram sections of *P. perfoliatus* essential oil (Fig. 1).

Four acids were selected for further experimental verification – heptanoic, octanoic, tetradecanoic, and gallic acids – against tested species of cyanobacteria: *S. aquatilis* and *A. flos-aquae*. We did not consider unsaturated carboxylic acids in this study, since they have a

rather high market value (<https://www.made-in-china.com/>). This circumstance, apparently, will limit their use as algicides.

To test the effects of selected compounds at several concentrations in different cyanobacterial cultures, we applied a classical method performed in microcosms and based on direct cell counts. The experimental results are presented in Fig. 2 and Fig. 3. Our results confirmed that heptanoic, octanoic, tetradecanoic, and gallic acids significantly inhibited the growth of both cyanobacterial species (1.9–7190 times compared to the control) (Fig. 2, 3), especially *A. flos-aquae* (Fig. 3b). Application of even 0.1 mg/L of the combined mixture showed a significant decrease compared to the control (Fig. 3b). It is important that this cyanobacterium is one of the usual species that cause harmful cyanobacterial

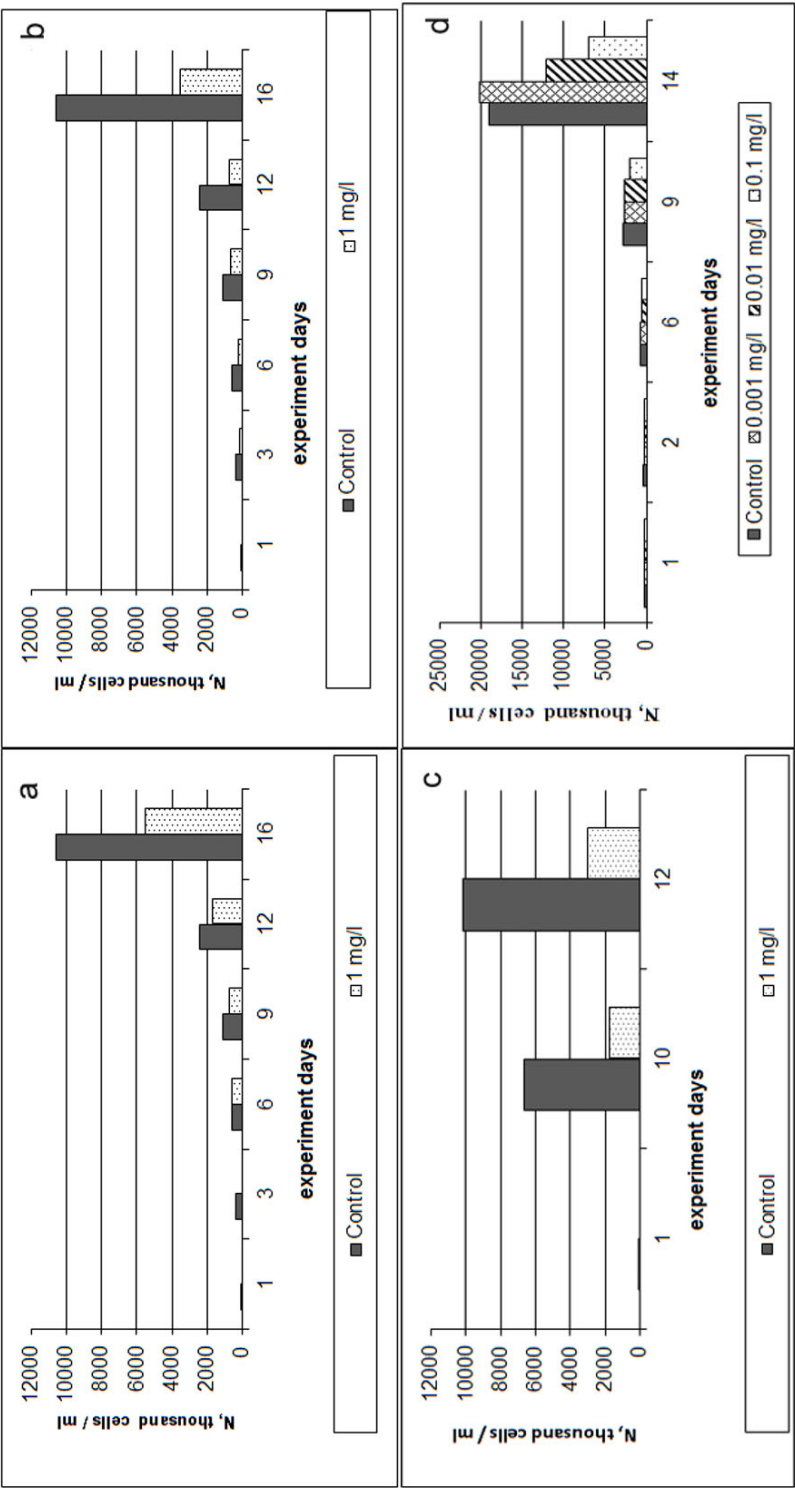


Fig. 2. The average number (median) of the culture of *S. aquatilis* in the experiment with heptanoic acid (a), octanoic acid (b), gallic acid (c), and tetradecanoic acid (d)

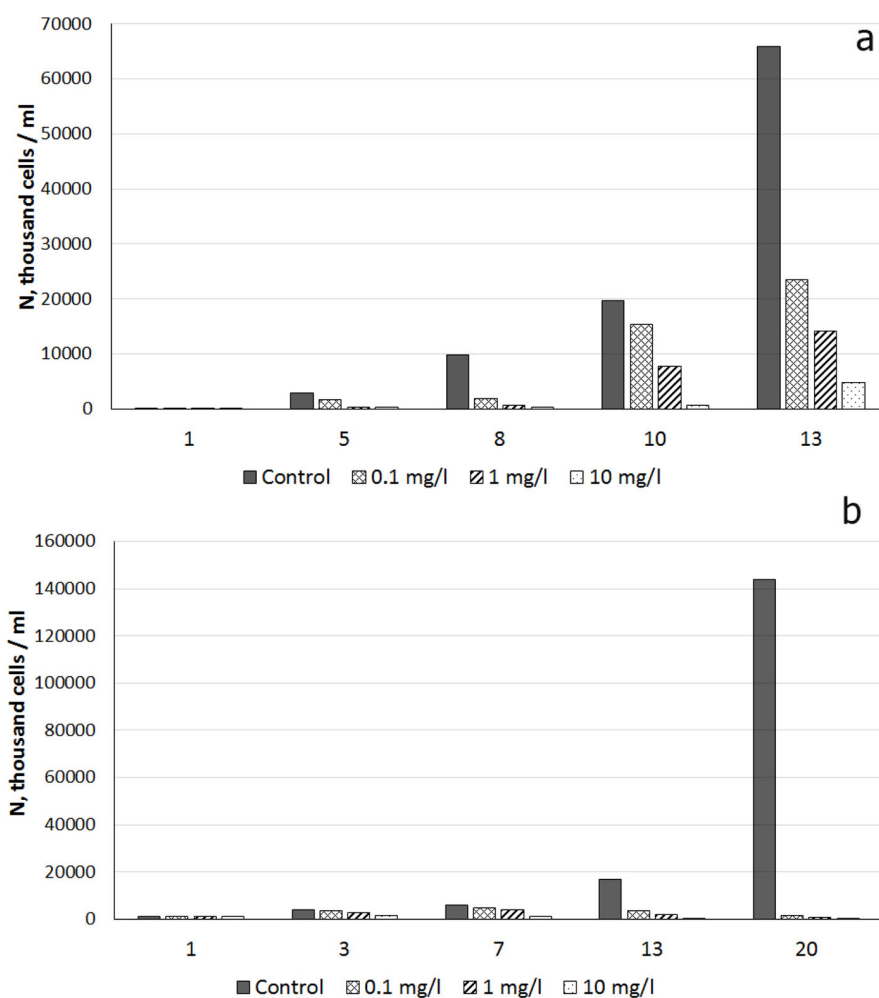


Fig. 3. The average number (median) of the culture of *S. aquatilis* (a) and *A. flos-aquae* (b) in an experiment with the combined effect of heptanoic, octanoic, tetradecanoic, and gallic acids at various concentrations. On the abscissa – the days of the experiment

“blooms” (HCBs) in water bodies (Svirčev et al., 2019; Zerrifi et al., 2021). It forms the most common and noxious type of HCB in freshwater environments, which has potentially serious consequences for environmental and human health.

Because gallic acid, a phenolic compound, and straight-chain saturated fatty acids differ in their chemical properties, their combination may result in different growth inhibition modes. It is reasonable to expect that their common cyanobacterial growth inhibition activities may be additive or synergistic. The inhibitions of

cyanobacteria by some substances are known to be synergistic. For example, four polyphenols (pyrogalllic acid, gallic acid, ellagic acid, and (b)-catechin) were identified as allelochemicals antagonistic toward cyanobacteria (Nakai et al., 2000; Zhai et al., 2022). Also, Zhu et al. (2010) studied the combined inhibitory effects of these polyphenols against *M. aeruginosa* and found apparent synergistic effects.

Conclusions

The present study showed that a combined approach can be used to search for effective

allelochemicals against cyanobacteria, including, in the first stage, the SAR methodology followed by experimental verification of the most promising compounds. Our results demonstrated that representatives of saturated and unsaturated fatty acids and gallic acid (possibly other phenolic acids as well) with high activity against cyanobacteria should become components of various combinations for new-generation algacides to control HCBs.

All compounds tested in this study were toxic for species of cyanobacteria in a dose-dependent manner. Since the inhibitory effect of

the combined mixture of these allelochemicals was stronger than the effects of the individual components, it is reasonable to assume that there are various mechanisms of cyanobacterial growth inhibition.

Further research is necessary to investigate the relationship between structural molecular factors and the anti-cyanobacterial activity of different metabolites of freshwater macrophytes. It can also be assumed that various combinations of allelochemicals can be designed to suppress populations of various species of cyanobacteria to achieve the most effective suppression.

References

- Allelopathy. Current trends and future applications* (2013) Cheema Z., Farooq M., Wahid A. (eds.) Springer Berlin, Heidelberg, 528 p.
- Amorim C. A., de Moura-Falcão R. H., Valença C. R., de Souza V. R., Moura A. N. (2019) Allelopathic effects of the aquatic macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. on phytoplankton species: contrasting effects between cyanobacteria and chlorophytes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 31: e21
- Anderson T. A., Guthrie E. A., Walton B. T. (1993) Bioremediation in the rhizosphere. *Environmental Science & Technology*, 27(13): 2630–2636
- Asif A., Baig M. A., Siddiqui M. B. (2021) Role of jasmonates and salicylates in plant allelopathy. *Jasmonates and salicylates signaling in plants. Signaling and communication in plants*. Aftab T., Yusuf M. (eds.) Springer, Cham, p. 115–127
- Attwater L. J. (2010) *Extracellular enzymes of cyanobacteria Nodularia spumigena, Microcystis aeruginosa and green alga Mychonastes homosphaera*. MSc Thesis. University of Western Sydney, 123 p.
- Balaji-Prasath B., Wang Y., Su Y. P., Hamilton D. P., Lin H., Zheng L., Zhang Y. (2022) Methods to control harmful algal blooms: a review. *Environmental Chemistry Letters*, 20(5): 3133–3152
- Berenguer J., Rojo F., de Pedro M. A., Pfanzagl B., Löffelhardt W. (1987) Penicillin-binding proteins in the cyanelles of *Cyanophora paradoxa*, a eukaryotic photoautotroph sensitive to β -lactam antibiotics. *FEBS Letters*, 224(2): 401–405
- Cassier-Chauvat C., Chauvat F. (2014) Function and regulation of ferredoxins in the cyanobacterium, *Synechocystis* PCC 6803: recent advances. *Life (Basel)*, 4(4): 666–680
- Clevenger J. F. (1928) Apparatus for the determination of volatile oil. *The Journal of the American Pharmaceutical Association* (1912), 17(4): 345–349
- Co-evolution of secondary metabolites* (2020) Mérillon J.-M., Ramawat K. G. (eds.) Springer Nature Switzerland AG, 973 p.
- Cyanobacteria: ecology, toxicology and management* (2013) Ferrao-Filho A. S. (ed.) Nova Science Pub Inc., New York, 225 p.

- Dziga D., Suda M., Bialczyk J., Czaja-Prokop U., Lechowski Z. (2007) The alteration of *Microcystis aeruginosa* biomass and dissolved microcystin-LR concentration following exposure to plant-producing phenols. *Environmental Toxicology*, 22(4): 341–346
- Fattahian M., Ghanadian M., Ali Z., Khan I. A. (2020) Jatrophone and rearranged jatrophone-type diterpenes: biogenesis, structure, isolation, biological activity and SARs (1984–2019). *Phytochemistry Reviews*, 19(2): 265–336
- Filimonov D. A., Druzhilovskiy D. S., Lagunin A. A., Glorizova T. A., Rudik A. V., Dmitriev A. V., Pogodin P. V., Poroikov V. V. (2018) Computer-aided prediction of biological activity spectra for chemical compounds: opportunities and limitations. *Biomedical Chemistry: Research and Methods*, 1(1): e00004
- Filimonov D. A., Lagunin A. A., Glorizova T. A., Rudik A. V., Druzhilovskii D. S., Pogodin P. V., Poroikov V. V. (2014) Prediction of the biological activity spectra of organic compounds using the PASS online web resource. *Chemistry of Heterocyclic Compounds*, 50(3): 444–457
- Fink P. (2007) Ecological functions of volatile organic compounds in aquatic systems. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 40(3): 155–168
- Gillbro J. M., Lundahl M., Westman M., Baral R., Al-Bader T., Mavon A. (2015) Structural activity relationship analysis (SAR) and *in vitro* testing reveal the anti-ageing potential activity of acetyl aspartic acid. *International Journal of Cosmetic Science*, 37(S 1): 15–20
- Gromov B. V., Vepritskiy A. A., Titova N. N., Mamkayeva K. A., Alexandrova O. V. (1991) Production of the antibiotic cyanobacterin LU-1 by *Nostoc linckia* CALU 892 (cyanobacterium). *Journal of Applied Phycology*, 3(1): 55–59
- Gross E. M., Meyer H., Schilling G. (1996) Release and ecological impact of algicidal hydrolysable polyphenols in *Myriophyllum spicatum*. *Phytochemistry*, 41(1): 133–138
- Gurevich F. A. (1978) Role of phytoncides in inland reservoirs. *Water Resources* [Vodnye Resursy], 2: 133–142 (in Russian)
- Heinemann U., Engels D., Burger S., Kiziak C., Mattes R., Stolz A. (2003) Cloning of a nitrilase gene from the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 and heterologous expression and characterization of the encoded protein. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(8): 4359–4366
- Hilt S., Gross E. M. (2008) Can allelopathically active submerged macrophytes stabilize clear-water states in shallow lakes? *Basic and Applied Ecology*, 9(4): 422–432
- Hong Y., Hu H. Y., Xie X., Li F. M. (2008a) Responses of enzymatic antioxidants and non-enzymatic antioxidants in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to the allelochemical ethyl 2-methyl acetoacetate (EMA) isolated from reed (*Phragmites communis*). *Journal of Plant Physiology*, 165(12): 1264–1273
- Hong Y., Hu H. Y., Li F. M. (2008b) Physiological and biochemical effects of allelochemical ethyl 2-methyl acetoacetate (EMA) on cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 71(2): 527–534
- Hu H., Hong Y. (2008) Algal-bloom control by allelopathy of aquatic macrophytes – a review. *Frontiers of Environmental Science & Engineering in China*, 2(4): 421–438
- Jandl G., Schulten H.-R., Leinweber P. (2002) Quantification of long-chain fatty acids in dissolved organic matter and soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165(2): 133–139
- Kelman D., Posner E. K., McDermid K. J., Tabandera N. K., Wright P. R., Wright A. D. (2012) Antioxidant activity of Hawaiian marine algae. *Marine Drugs*, 10(2): 403–416

- Khameneh B., Iranshahy M., Soheili V., Fazly Bazzaz B. S. (2019) Review on plant antimicrobials: a mechanistic viewpoint. *Antimicrobial Resistance & Infection Control*, 8: 118
- Koksharova O. A. (2020) Cyanobacterial VOCs as allelopathic tools. *Bacterial volatile compounds as mediators of airborne interactions*. Ryu C. M., Weisskopf L., Piechulla B. (eds.) Springer, Singapore, p. 257–280
- Konishi Y., Takahashi N., Muthuvelan B., Fujimori K. (1995) Glycogen as primordial carbon reserve and α -glucosidase in the genera *Lynghya*-*Phormidium*-*Plectonema*, thermophilic cyanobacteria. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 59(3): 546–548
- Kromkamp J. (1987) Formation and functional significance of storage products in cyanobacteria. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21(3): 457–465
- Kurashov E. A., Mitrukova G. G., Krylova J. V. (2018) Interannual variability of low-molecular metabolite composition in *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) from a floodplain lake with a changeable trophic status. *Contemporary Problems of Ecology*, 11(2): 179–194
- Kurashov E., Krylova J., Protopopova E. (2021) The use of allelochemicals of aquatic macrophytes to suppress the development of cyanobacterial “blooms”. *Plankton communities*. Pereira L., Gonçalves A. M. M. (eds.) IntechOpen, London
- Kurashov E. A., Fedorova E. V., Krylova J. V., Mitrukova G. G. (2016) Assessment of the potential biological activity of low molecular weight metabolites of freshwater macrophytes with QSAR. *Scientifica*, 2016: 1205680
- Kurashov E. A., Krylova J. V., Mitrukova G. G., Chernova A. M. (2014) Low-molecular-weight metabolites of aquatic macrophytes growing on the territory of Russia and their role in hydroecosystems. *Contemporary Problems of Ecology*, 7(4): 433–448
- Lagunin A. A., Druzhilovsky D. S., Rudik A. V., Filimonov D. A., Gawande D., Suresh K., Goel R., Poroikov V. V. (2016) Capacities of computer evaluation of hidden potential of phytochemicals of medicinal plants of the traditional Indian Ayurvedic medicine. *Biochemistry (Moscow) Supplement Series B: Biomedical Chemistry*, 10(1): 43–54
- Leu E., Krieger-Liszkay A., Goussias C., Gross E. M. (2002) Polyphenolic allelochemicals from the aquatic angiosperm *Myriophyllum spicatum* inhibit photosystem II. *Plant Physiology*, 130(4): 2011–2018
- Li Y., Xu L., Letuma P., Lin W. (2020) Metabolite profiling of rhizosphere soil of different allelopathic potential rice accessions. *BMC Plant Biology*, 20: 265
- Li Z.-H., Wang Q., Ruan X., Pan C.-D., Jiang D.-A. (2010) Phenolics and plant allelopathy. *Molecules*, 15(12): 8933–8952
- Löffelhardt W., Bohnert H. J. (1994) Molecular biology of cyanelles. *Advances in photosynthesis. Vol. 1. The molecular biology of cyanobacteria*. Bryant D. A. (ed.) Springer, Dordrecht, p. 65–89
- Lourenção A., Mecina G. F., Cordeiro-Araújo M. K., Bittencourt-Oliveira M. C., Chia M. A., Bronzel-Júnior J. L., Granero F. O., Silva L. P., da Silva R. M. G. (2021) Characterization of allelochemicals from *Pistia stratiotes* extracts and their effects on the growth and physiology of *Microcystis aeruginosa*. *Environmental Science and Pollution Research*, 28(40): 57248–57259
- Luque I., Andújar A., Jia L., Zabulon G., de Marsac N. T., Flores E., Houmard J. (2006) Regulated expression of glutamyl-tRNA synthetase is directed by a mobile genetic element in the cyanobacterium *Tolypothrix* sp. PCC 7601. *Molecular Microbiology*, 60(5): 1276–1288

- Macías F.A., Galindo J.L. G., García-Díaz M. D., Galindo J.C. G. (2008) Allelopathic agents from aquatic ecosystems: potential biopesticides models. *Phytochemistry Reviews*, 7(1): 155–178
- Mesleh M.F., Rajaratnam P., Conrad M., Chandrasekaran V., Liu C.M., Pandya B.A., Hwang Y.S., Rye P.T., Muldoon C., Becker B., Zuegg J., Meutermans W., Moy T.I. (2016) Targeting bacterial cell wall peptidoglycan synthesis by inhibition of glycosyltransferase activity. *Chemical Biology & Drug Design*, 87(2): 190–199
- Mushtaq W., Siddiqui M.B., Hakeem K.R. (2020) *Allelopathy. Potential for green agriculture. Springerbriefs in agriculture*. Springer Cham, 69 p.
- Nakai S., Zou G., Okuda T., Nishijima W., Hosomi M., Okada M. (2012) Polyphenols and fatty acids responsible for anti-cyanobacterial allelopathic effects of submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum*. *Water Science and Technology*, 66(5): 993–999
- Nakai S., Inoue Y., Hosomi M. (2001) Algal growth inhibition effects and inducement modes by plant-producing phenols. *Water Research*, 35(7): 1855–1859
- Nakai S., Inoue Y., Hosomi M., Murakami A. (2000) *Myriophyllum spicatum*-released allelopathic polyphenols inhibiting growth of blue-green algae *Microcystis aeruginosa*. *Water Research*, 34(11): 3026–3032
- Nakai S., Yamada S., Hosomi M. (2005) Anti-cyanobacterial fatty acids released from *Myriophyllum spicatum*. *Hydrobiologia*, 543(1): 71–78
- Poroikov V.V., Filimonov D.A., Gloriozova T.A., Lagunin A.A., Druzhilovskiy D.S., Rudik A.V., Stolbov L.A., Dmitriev A.V., Tarasova O.A., Ivanov S.M., Pogodin P.V. (2019) Computer-aided prediction of biological activity spectra for organic compounds: the possibilities and limitations. *Russian Chemical Bulletin*, 68(12): 2143–2154
- Schlegel H.G. (1986) *General microbiology. Sixth edition*. Cambridge, University Press, 587 p.
- Śliwińska-Wilczewska S., Wiśniewska K.A., Budzałek G., Konarzewska Z. (2021) Phenomenon of allelopathy in cyanobacteria. *Ecophysiology and biochemistry of cyanobacteria*. Rastogi R.P. (ed.) Springer, Singapore, p. 225–254
- Svirčev Z., Lalić D., Bojadžija Savić G., Tokodi N., Drobac Backović D., Chen L., Meriluoto J., Codd G.A. (2019) Global geographical and historical overview of cyanotoxin distribution and cyanobacterial poisonings. *Archives of Toxicology*, 93(9): 2429–2481
- Wu X.X., Zhang Z.Y., Jin Y.G. (2019) Physiological mechanism of *Eichhornia crassipes* in inhibiting the growth of *Microcystis aeruginosa*. *Russian Journal of Plant Physiology*, 66(3): 433–439
- Zellner B.D., Bicchi C., Dugo P., Rubiolo P., Dugo G., Mondello L. (2008) Linear retention indices in gas chromatographic analysis: a review. *Flavour and Fragrance Journal*, 23(5): 297–314
- Zeng Q., Wei Z., Yi C., He Y., Luo M. (2022) The effect of different coverage of aquatic plants on the phytoplankton and zooplankton community structures: a study based on a shallow macrophytic lake. *Aquatic Ecology*, 56(4): 1347–1358
- Zerrifi S.E. A., Mugani R., Redouane E.M., El Khalloufi F., Campos A., Vasconcelos V., Oudra B. (2021) Harmful Cyanobacterial Blooms (HCBs): innovative green bioremediation process based on anti-cyanobacteria bioactive natural products. *Archives of Microbiology*, 203(1): 31–44
- Zhai Q., Song L., Ji X., Yu Y., Ye J., Xu W., Hou M. (2022) Research progress of advanced oxidation technology for the removal of *Microcystis aeruginosa*: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(27): 40449–40461

Zhang C. C., Laurent S., Sakr S., Peng L., Bedu S. (2006) Heterocyst differentiation and pattern formation in cyanobacteria: a chorus of signals. *Molecular Microbiology*, 59(2): 367–375

Zhang X., Lu X., Wang L. (2019) Allelopathic effect of *Ruppia maritima* on *Chlorella vulgaris* and *Microcystis aeruginosa*. *China Environmental Sciences*, 39(4): 1589–1595

Zhou J., Cieraad E., van Bodegom P. M. (2022) Global analysis of trait–trait relationships within and between species. *New Phytologist*, 233(4): 1643–1656

Zhou L., Chen G., Cui N., Pan Q., Song X., Zou G. (2019) Allelopathic effects on *Microcystis aeruginosa* and allelochemical identification in the culture solutions of typical artificial floating-bed plants. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 102(1): 115–121

Zhu J., Liu B., Wang J., Gao Y., Wu Z. (2010) Study on the mechanism of allelopathic influence on cyanobacteria and chlorophytes by submerged macrophyte (*Myriophyllum spicatum*) and its secretion. *Aquatic Toxicology*, 98(2): 196–203

Zhu X., Dao G., Tao Y., Zhan X., Hu H. (2021) A review on control of harmful algal blooms by plant-derived allelochemicals. *Journal of Hazardous Materials*, 401: 123403

EDN: VHDLJR

УДК 504.455:551.3.051:630*43–022.58–(571.513)

Macrocharcoal in Upper Sediments of the Lakes of North-Minusinsk Valley (Southern Siberia) as a Proxy of Fires on the Surrounding Territory

Denis Yu. Rogozin^{*a, b},

Leonid A. Burdin^{a, b} and Galina N. Bolobanshchikova^b

^a*Institute of Biophysics SB RAS*

Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”

Krasnoyarsk, Russian Federation

^b*Siberian Federal University*

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 22.11.2022, received in revised form 28.04.2023, accepted 12.05.2023

Abstract. Samples of the upper part of bottom sediments collected from saline lakes Shira and Uchum, which are located in the steppe region of southern Siberia (Khakasia and Krasnoyarsk Krai), were analyzed to investigate the distribution of charcoal particles >100 µm. The sediments of ages up to 400 years BP were sampled by a freeze-corer in order to avoid mixing of the uppermost semi-liquid layers. Charcoal particles were divided into three classes according to their morphology. The first-class particles had an elongated shape, and they were interpreted as the remains of herbaceous plants. The second-class particles looked like thin flat plates, and they were interpreted as the remains of leaves. The third group consisted of solid particles of irregular shapes, which presumably were remains of burnt wood and coal. In the last century, the sedimentary flux of third-class particles has increased significantly, which most likely reflects an increase in the amount of solid fuel (wood and coal) burned by people in settlements around the lakes. The contents of the first- and second-class particles, which were presumably traces of wildfires, were not lower in the past than in the recent time. Thus, the intensity of wildfires in the study region does not tend to increase in the modern period. The data obtained will be useful for the reconstruction of fire regimes from longer cores, covering a period of a few millennia.

Keywords: wildfires, charcoal particles, lake sediments.

© Siberian Federal University. All rights reserved

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

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

ORCID: 0000-0002-9350-2936 (Rogozin D.)

Acknowledgments. The study was supported by Russian Science Foundation, grant No. 22–27–00398, <https://rscf.ru/project/22–27–00398>.

Citation: Rogozin D. Yu., Burdin L. A., Bolobanshchikova G. N. Macrocharcoal in upper sediments of the lakes of North-Minusinsk Valley (southern Siberia) as a proxy of fires on the surrounding territory. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 252–266. EDN: VHDLJR



Угольные макрочастицы в верхних слоях донных отложений озёр Северо-Минусинской котловины (юг Сибири) как индикатор динамики пожаров на окружающей территории

Д. Ю. Рогозин^{а, б}, Л. А. Бурдин^{а, б}, Г. Н. Болобанщикова^б

*^аФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
обособленное подразделение Институт биофизики СО РАН
Российская Федерация, Красноярск
^бСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск*

Аннотация. В верхней части донных отложений озёр Ши́ра и Учум, расположенных в степной зоне юга Сибири (Республика Хакасия и Красноярский край) проанализированы распределения макрочастиц древесных углей размером более 100 мкм. Пробы донных отложений были отобраны методом замораживания *in situ* с помощью пробоотборника – намораживателя (freeze-corer) с целью сохранения ненарушенной последовательности верхних полужидких слоев. Возраст исследуемых отложений составил до 400 лет назад. В отложениях обоих озёр обнаружены частицы, по форме классифицированные на три класса. Первый класс частиц имеет вытянутую форму, которая интерпретируется как остатки травянистых растений. Второй класс имеет вид тонких плоских пластинок и интерпретируется как остатки листьев. Третий класс составляют объемные частицы различной неправильной формы, предположительно являющиеся остатками от горения древесины и угля. Показано, что в слоях, соответствующих последнему столетию, значительно возрастает содержание частиц третьего класса, что вероятнее всего отражает увеличение количества сжигаемого людьми твердого топлива (древесины и угля) для обогрева жилищ и другой хозяйственной деятельности в окрестностях озёр. Содержание частиц первого и второго классов, предположительно являющихся следами природных пожаров, в прошлом не было меньше, чем в настоящее время. Следовательно, интенсивность природных пожаров в исследуемом регионе не демонстрирует тенденции к увеличению в современный период. Полученные сведения будут полезны при реконструкциях пожарных режимов по более длинным кернам, охватывающим период в несколько тысячелетий.

Ключевые слова: степные пожары, угольные частицы, донные отложения.

Благодарности. Исследование выполнено за счет средств Российского научного фонда, грант № 22–27–00398, <https://rscf.ru/project/22–27–00398>.

Цитирование: Рогозин, Д. Ю. Угольные макрочастицы в верхних слоях донных отложений озёр Северо-Минусинской котловины (юг Сибири) как индикатор динамики пожаров на окружающей территории / Д. Ю. Рогозин, Л. А. Бурдин, Г. Н. Болобанщикова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 252–266. EDN: VHDLJR

Введение

Природные пожары несут угрозу лесным и степным экосистемам, нарушая растительный и почвенный покров, а также могут существенно ухудшать качество жизни людей, живущих на прилегающих территориях. Вместе с тем показано, что пожары, вызванные естественными причинами (например, возгорания от молний), в ряде случаев являются необходимым условием функционирования экосистем, ускоряя круговорот углерода в биосфере (Leys et al., 2018). В настоящее время во всем мире наблюдается увеличение количества природных пожаров, что обусловлено как естественными причинами (изменение климата), так и причинами антропогенного характера (Feurdean et al., 2020; Marlon, 2020). Поскольку частота и интенсивность пожаров зависят от климатических факторов (температуры, влажности, количества молний) прогноз пожарных режимов при различных климатических сценариях является чрезвычайно актуальной задачей в условиях быстро меняющегося климата. Очевидно, что для прогнозирования пожарных обстановок весьма полезна информация о динамике пожаров в прошлом. Сравнение современных пожарных обстановок с таковыми в доиндустриальный период позволяет оценить вклад антропогенного фактора в этот процесс.

Степные и луговые экосистемы (grasslands) составляют около трети растительного покрова Земли, но именно в них происходит около 80 % пожаров (Mouillot, Field, 2005). Однако палеорекострукции пожарных режимов на степных территориях

немногочисленны по сравнению с лесными, а поскольку границы биомов со временем меняются, то трудно даже определить, где и когда степные участки были в прошлом, что затрудняет их анализ (Leys et al., 2018). В Евразии распределение палеорекострукций степных пожаров сильно неравномерно: большинство из них расположены в Западной Европе и Монголии (Leys et al., 2018). В обзорах по палеопожарам (Marlon, 2020; Lays et al., 2018) упоминания о Сибири вообще отсутствуют. Для территории Сибири на сегодняшний день имеется ряд работ по реконструкции палеопожаров, сделанных по древесным кольцам (Knorre et al., 2019; Kirdyanov et al., 2020; Wang et al., 2021), а также по торфяным колонкам (Feurdean et al., 2020; Grenaderova et al., 2021) и озерным отложениям (Novenko et al., 2022; Glückler et al., 2021), однако эти исследования проведены для лесных экосистем, тогда как по степным регионам юга Сибири на сегодняшний день нам известны лишь две работы по степному Алтаю (Rudaya et al., 2020; Жилич, Рудая, 2021).

На степных территориях южной Сибири пожары являются характерным явлением, причем часто они вызваны умышленными или случайными поджогами сухой прошлогодней травы весной (конец апреля – начало мая) и осенью (октябрь). Территория Минусинской котловины (Красноярский край и Республика Хакасия) в значительной степени страдает от таких пожаров. По данным обсерватории NASA (NASA Observatory), активность пожаров здесь варьирует в диапазоне 1–10 пожаров/ 1000 км²·день

(данные за 2015 г.) (Leys et al., 2018). Иногда пожары здесь наносят ущерб жилым и хозяйственным постройкам, как, например, 12 апреля 2012 г., когда сильнейший пожар уничтожил десятки жилых домов в нескольких поселках Ширинского района Республики Хакасия, были и человеческие жертвы.

Донные отложения озер являются одними из лучших архивов для реконструкций пожарных обстановок прошлого. Частицы древесных углей (charcoal particles), являющиеся продуктом горения растительности, попадая в атмосферу, сохраняются в озерных отложениях и являются количественным индикатором интенсивности пожаров (Marlon, 2020). Показано, что микрочастицы угля (менее 100–125 мкм) характеризуют региональный фон пожаров на обширной территории, тогда как макрочастицы (более 100 мкм) отражают скорее локальную пожарную обстановку в окрестности данного озера (Anderson, Wahl, 2016).

Однако при отборе кернов с помощью гравитационных пробоотборников верхние молодые слои донных отложений, имеющие, как правило, полужидкую консистенцию, часто бывают разрушены и перемешаны либо в процессе отбора, либо при последующей разделке на отдельные образцы, что снижает разрешающую способность реконструкции для современного периода. Для высокоточного неразрушающего отбора верхней части донных отложений наилучшим образом подходит метод замораживания *in situ*, с помощью пробоотборника-намораживателя (freeze-corer) (Renberg, Hansson, 1993).

Цель настоящей работы – анализ количества и состава макрочастиц древесных углей в верхней части донных отложений озер Ширы и Учум, расположенных в степной зоне Северо-Минусинской котловины (юг Сибири), и оценка динамики пожаров на окружающей территории за соответствующий период.

Материалы и методы

Объекты исследования

Озеро Ширы (54°30' СШ, 90°11' ВД) находится в Ширинском районе Республики Хакасия, в 15 км от районного центра п. Ширы (рис. 1). Озеро овальной формы, размерами 5,3×9,3 км, площадью 35,9 км² (Rogozin et al., 2017), максимальная глубина 24,5 м (2021 г.). Озеро Ширы обладает бальнеологическими свойствами, на его берегу круглогодично функционирует известный курорт «Озеро Ширы», который является основным градообразующим предприятием для поселка Жемчужный, расположенного на юго-западном берегу озера. К поселку примыкают дачные массивы и базы отдыха.

Озеро Учум (55°05' СШ, 89°43' ВД) расположено в 70 км к северо-западу от озера Ширы, на территории Ужурского района Красноярского края, в 30 км к югу от г. Ужур (рис. 1). Озеро имеет форму неправильного овала размером 1,5×4 км, площадь поверхности около 4 км², максимальная глубина 9,2 м (2022 г.). Грязь и вода озера обладают бальнеологическими свойствами, на юго-западном берегу озера функционирует курорт «Озеро Учум» и расположен поселок с одноименным названием.

Оба озера расположены на территории Северо-Минусинской котловины. Климат данной местности резко-континентальный: средняя температура июля около +18 °С, января – около – 19 °С. Потенциальное испарение на данной территории (600 мм год⁻¹) превышает среднегодовое количество осадков (300 мм год⁻¹) (Parnachev, Degermendzhy, 2002). Полуаридный климат способствует формированию степного ландшафта и многочисленных бессточных озер. Оба озера бессточные, их питание осуществляется за счет притока поверхностных и подземных вод. Зимой на озерах формируется ледовый покров толщиной около одного метра. В летнее время озера



Рис. 1. Географическое положение озер Ширы и Учум

Fig. 1. Geographical location of Lakes Shira and Uchum

являются популярным местом отдыха, здесь функционируют кемпинги, а также располагается большое количество неорганизованных палаточных стоянок отдыхающих.

В настоящее время деревья (в основном береза и лиственница) растут в небольшом количестве на южном и западном берегах озера Ширы. В основном же вдоль береговой линии вокруг озера преобладает степной ландшафт (Игай, Седельников, 2011). На расстоянии 10 км от озера лесные массивы отсутствуют, однако крупные лесные массивы Батенёвского кряжа расположены примерно в 20 км к югу и юго-западу от озера. По рассказам местных жителей, собранным И. Т. Савенковым в 1890 г, в середине 19 века вся юго-западная, южная и частично

юго-восточная часть береговой линии были покрыты березняком, однако уже в 1890 г. этого не наблюдалось (Савенков, 1891). В пыльцевых спектрах донных отложений оз. Ширы в последние около 100 лет наблюдается увеличение пыльцы березы и снижение пыльцы сосны, тогда как в более древних слоях до 400 лет назад количество пыльцы березы и сосны было примерно постоянным (Hildebrandt et al., 2015). На южном берегу озера Учум также произрастает сосна и береза и есть небольшой массив лиственницы. С запада небольшие лесные массивы подходят довольно близко к озеру, на расстояние порядка одного километра, однако они расположены за окружающими озеро холмами (картографические данные Google,

2023). В основном вокруг озера преобладает степной ландшафт. Данные реконструкций растительного покрова для окрестностей озера Учум в литературе отсутствуют.

Отбор проб

Отбор донных отложений проводили на озере Ши́ра в марте 2021 года в точке с координатами (54°30.025' СШ, 090°12.122' ВД), на озере Учум в марте 2022 года в точке с координатами (55°05.670' СШ, 089°43.406' ВД). Точки отбора располагались в центральных глубоководных частях обоих озер. Глубина отобранных отложений в озере Ши́ра составила 39 см, в озере Учум – 34 см. Пробы донных отложений отбирали через отверстие во льду с помощью пробоотборника-намораживателя, изготовленного в Институте биофизики СО РАН по образцу, опубликованному в работе Renberg, Hansson (1993). Данное устройство позволяет замораживать донные отложения прямо на дне водоема с помощью хладагента (смесь этанола и твердой угольной кислоты (сухого льда), –80 °С), циркулирующего внутри погружаемого в осадок металлического клина (Renberg, Hansson, 1993). После извлечения замороженные образцы донных отложений транспортировали при отрицательной температуре в лабораторию в ящиках с сухим льдом и хранили до анализа при –20 °С. Замороженные образцы распиливали пилой на продольные бруски сечением 20×20 мм и фотографировали с закрепленной миллиметровой линейкой. Затем полученные бруски разрезали поперек на отдельные образцы с шагом 1 см с помощью раскаленной нихромовой проволоки толщиной 0,4 мм, подключенной к источнику постоянного тока. Все операции осуществляли при отрицательной температуре. Образцы помещали в полиэтиленовые пакеты с выдавленным воздухом и хранили в темноте при –20 °С до обработки.

Датировка донных отложений

Оценка возраста и скорости накопления донных отложений оз. Ши́ра была проведена ранее по другим кернам, отобранным в этой же точке, на основе измерений активности изотопов ^{137}Cs , ^{210}Pb в сочетании с подсчетом годовичных слоев (варв), и опубликована в работе (Kalugin et al., 2013). В качестве репера для стыковки разных кернов использовали визуально хорошо различимый светлый слой, расположенный на глубине около 15 см. Данный слой сформирован выпадением в осадок карбонатных минералов в период минимального уровня озера, который наблюдался в период 1926–1930 гг. (Kalugin et al., 2013). В предположении, что выпадение осадка прекратилось с началом подъема озера, верхняя граница данного слоя соответствует интервалу между 1930 и 1936 гг. и условно принята нами за 1933 г.

Оценка возраста отложений озера Учум была сделана ранее для керна 2015 г. на основе распределений ^{137}Cs , ^{210}Pb (Rogozin et al., 2020). В настоящей работе мы уточнили эту датировку с помощью визуального подсчета годовичных слоев. Поскольку годовичные слои (варвы) в кернах исследуемых озер проявляются только в результате окисления после выдержки на открытом воздухе, в замороженном керне 2022 г. годовичные слои были плохо различимы. Поэтому подсчет слоев проводили по фотографии керна, который был отобран гравитационным пробоотборником UWITEC в 2015 г. (Rogozin et al., 2020), тогда же разрезан вдоль и сфотографирован с миллиметровой линейкой. Каждый видимый слой принимался за один год. Подсчет осуществлялся двумя людьми независимо, при этом выбор интервалов тоже был произвольным для каждого из считающих. За глубину отложений в каждой точке принимали середину интервала, на котором велся подсчет слоев. Корреляцию кернов проводили по визуально различимым в обоих кернах светлым слоям (см. Результаты).

Анализ угольных частиц

Анализ угольных частиц в донных отложениях проводили с шагом 1 см по глубине на основе методик, описанных в работах (Unkelbach et al., 2018; Anderson, Wahl, 2016). Для озера Ши́ра было проанализировано 38 образцов, для озера Учум – 33 образца. Влажные донные отложения примерным объемом 2–3 см³ помещали в центрифужную пробирку с 6 мл дефлокулирующего раствора (6 % гексаметафосфат натрия), тщательно размешивали, после чего определяли точный объем анализируемого образца по делениям на пробирке, как разность между конечным объемом и известным объемом дефлокулирующего раствора (в нашем случае это 6 мл). По прошествии не менее трех часов содержимое пробирки просеивали мокрым способом через ткань с размером ячеек 100 мкм (мельничный газ). Полученный остаток выдерживали в 6 % гипохлорите натрия для отбеливания и снова просеивали через ту же ткань. Экспериментальным путем было выявлено, что выдержки в течение 1 часа достаточно для обесцвечивания всех подверженных этому процессу частиц, тогда как частицы углей оставались черными. После более долгой выдержки внешний вид частиц не менялся, поэтому мы выбрали время выдержки в гипохлорите натрия 1 час.

Остаток помещали в камеру Богорова и угольки подсчитывали под стереомикроскопом в отраженном свете при 25-кратном увеличении. Таким образом подсчитывались все встретившиеся угольные частицы в образце фиксированного объема. В качестве объектов для сравнения использовали измельченный древесный и активированный уголь. Угольки распознавались по наличию металлического блеска, острых граней и хрупкости.

Количественный анализ проводили в программе CharAnalysis (<http://CharAnalysis.googlepages.com>, Higuera et al., 2009). В данной

программе количество подсчитанных угольных частиц в образце нормируется на объем влажного образца, после чего скорость поступления угольков в донные отложения (CHAR, частиц см⁻² год⁻¹) рассчитывается умножением концентрации угольков в образце (частиц см⁻³) на скорость осадконакопления (см год⁻¹). Полученный ряд данных (CHAR) интерполируется через равные промежутки времени, затем выделяется фоновый уровень («Фон» на рис. 5, 6), который отражает усредненную интенсивность горения в регионе, так как основным источником поступления частиц угля в водоём является выпадение частиц из атмосферы в результате конвективных процессов, возникающих в ходе пожара (Conedera et al., 2009). Кроме того, процессы переотложения и привноса материала смывом с территории водосбора также вносят вклад в фоновый уровень угольных частиц в донных отложениях (Higuera et al., 2009).

Результаты*Датировка донных отложений оз. Учум*

Данные подсчета годичных слоев были объединены и на их основе была получена зависимость скорости седиментации (лет мм⁻¹) от глубины крена (рис. 2). На участках керна, где слои были неразличимы, подсчет не производили, а при разработке возрастной модели скорость осадконакопления на этих участках считали равной таковой для соседних участков.

Возраст отложений рассчитывали по формуле:

$$T(z) = T_0 - \int_0^z f(z) dz, \quad (1)$$

где z – глубина отложений (мм), $f(z)$ – зависимость скорости седиментации от глубины отложений (лет/мм), T_0 – начальная точка отсчета времени (лет). Данные подсчета аппроксимировали линейной функцией вида (рис. 2):

$$f(z) = az + b,$$

на основе чего уравнение (1) было преобразовано в расчетную формулу:

$$T(z) = T_0 - \frac{a}{2}z^2 - bz, \quad (2)$$

где $T_0 = 2022$ (год отбора керна), $a = 0,0006$, $b = 0,55$ – коэффициенты линейного уравнения для керна 2015 (рис. 2). Данная модель хорошо соответствует оценке возраста отложений озера Учум, сделанной ранее для этого же керна 2015 г. на основе распределений ^{137}Cs , ^{210}Pb (Rogozin et al., 2020).

Датировку замороженного керна, исследуемого в настоящей работе, проводили из следующих соображений. В верхних слоях замороженного керна годовые варвы были визуально различимы до 18 мм, их насчитали 6. Таким образом, глубина 18 мм принималась за $2022 - 6 = 2016$ г., а скорость на этом интервале составила 3 мм год^{-1} . Из этих соображений датировали верхние два сантиметра образца. Глубже варвы были визуально неразличимы, однако и в замороженном керне 2022, и в кер-

не 2015 были видны два четко различимых белых прослоя. Их положение в керне 2022 незначительно отличалось по глубине от керна 2015. Эти слои были датированы в керне 2015 по формуле (2), и эти даты приняты для керна 2022. Поэтому глубже 18 мм скорость оценивалась на основании даты первого белого слоя (63 мм, 2000 год), полученной по подсчету варв в керне 2015 г. (см. выше): $(63 - 18)/(2016 - 2000) = 2,8 \text{ мм год}^{-1}$. Глубже первого белого слоя (63 мм) возрастная модель принималась аналогичной керну 2015. В результате была получена возрастная модель для замороженного керна 2022 г. (рис. 3).

Угольные частицы в донных отложениях

В донных отложениях озер Шира и Учум были обнаружены частицы древесных углей различной формы (рис. 4), которые, согласно литературным данным, могут быть интерпретированы как остатки сгоревших растений в непосредственной близости от озер, на окружающей территории в радиусе менее 10 км (Anderson, Wahl, 2016; Unkelbach et al., 2018). При подсчете все угольные частицы

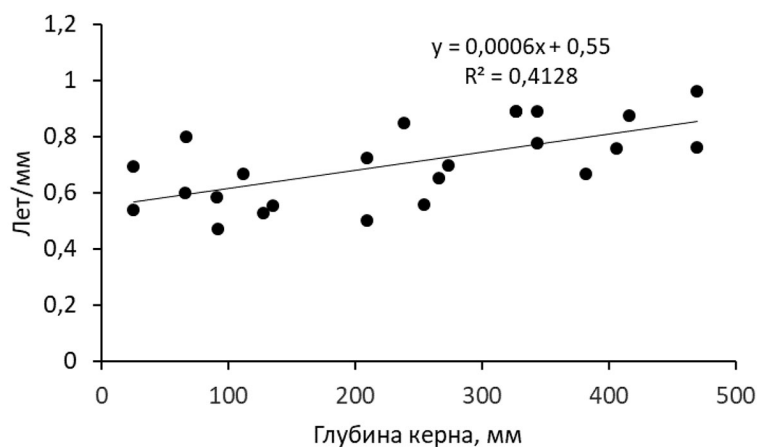


Рис. 2. Скорость седиментации, оцененная визуальным подсчетом числа годовых слоев на отдельных интервалах керна Учум-2015 двумя людьми (точки) и ее линейная регрессия (линия)

Fig. 2. Sedimentation rate estimated by visual calculation of annual layers in certain parts of the Uchum-2015 core by two people (points) and its linear regression (line)

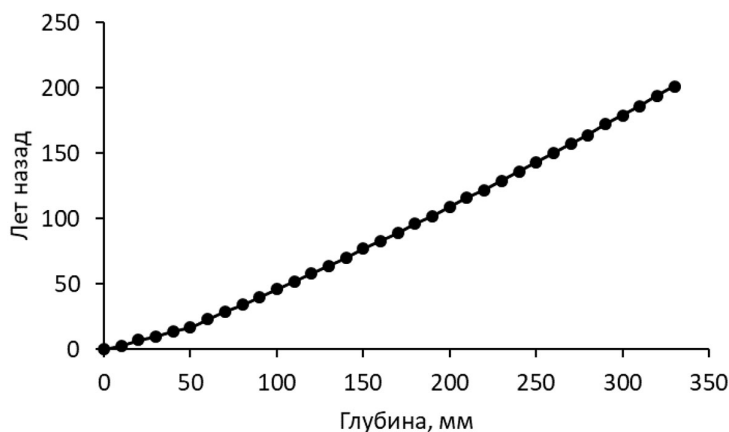


Рис. 3. Возрастная модель замороженного ядра донных отложений озера Учум, отобранного в 2022 году

Fig. 3. Age-depth model of a frozen core of Lake Uchum taken in 2022



Рис. 4. Типичные формы угольных частиц, обнаруженные в донных отложениях озер Шира и Учум (пояснения в тексте)

Fig. 4. Macrocharcoal types from sediment cores of Lakes Uchum and Shira (explanations in the text)

были разделены на три типичных класса: А, В и С, различающиеся по форме (рис. 4). Класс А имеет вытянутую форму и интерпретируется как остатки травянистых растений, тонких корней (Unkelbach et al., 2018), а также может быть остатками хвои и жилок листьев (Mustaphi, Pisaric, 2014) (рис. 4А). Класс В имеет вид тонких плоских «чешуек», иногда с отверстиями (рис. 4В) и интерпретируется в литературе как остатки листьев (Unkelbach et al., 2018), а также как остатки листьев злаков (Mustaphi, Pisaric, 2014) и в некоторых случаях как остатки древесины лиственных (Heidgen et al., 2022). Третий и самый многочислен-

ный класс С составляют объемные частицы различной неправильной формы (рис. 4С), предположительно являющиеся остатками от горения древесины, угля и прочих горючих твердых материалов.

В обоих озерах наблюдается увеличение скорости аккумуляции угольных частиц класса С примерно с начала 20 века и до настоящего времени. В более ранние периоды фоновый уровень этих частиц на порядок ниже, чем в настоящее время, и остается достаточно равномерным (рис. 5, 6). В озере Учум присутствует также локальный минимум частиц класса С в районе 1970-х гг. Скорость аккумуля-

муляции угольков класса А демонстрировала иную динамику: их фоновый уровень в обоих озерах в прошлом был в целом не ниже, а иногда выше, чем в современный период. В озере Шира максимум скорости аккумуляции частиц класса А наблюдался в конце 17 века, затем эта

величина снижалась и оставалась на низком уровне вплоть до 1980–1990-х гг., после чего вновь возрастала до максимального уровня. Кроме того, наблюдался локальный максимум в середине 19 века (рис. 5). В этот же период наблюдался и максимум скорости аккумуля-

Озеро Шира

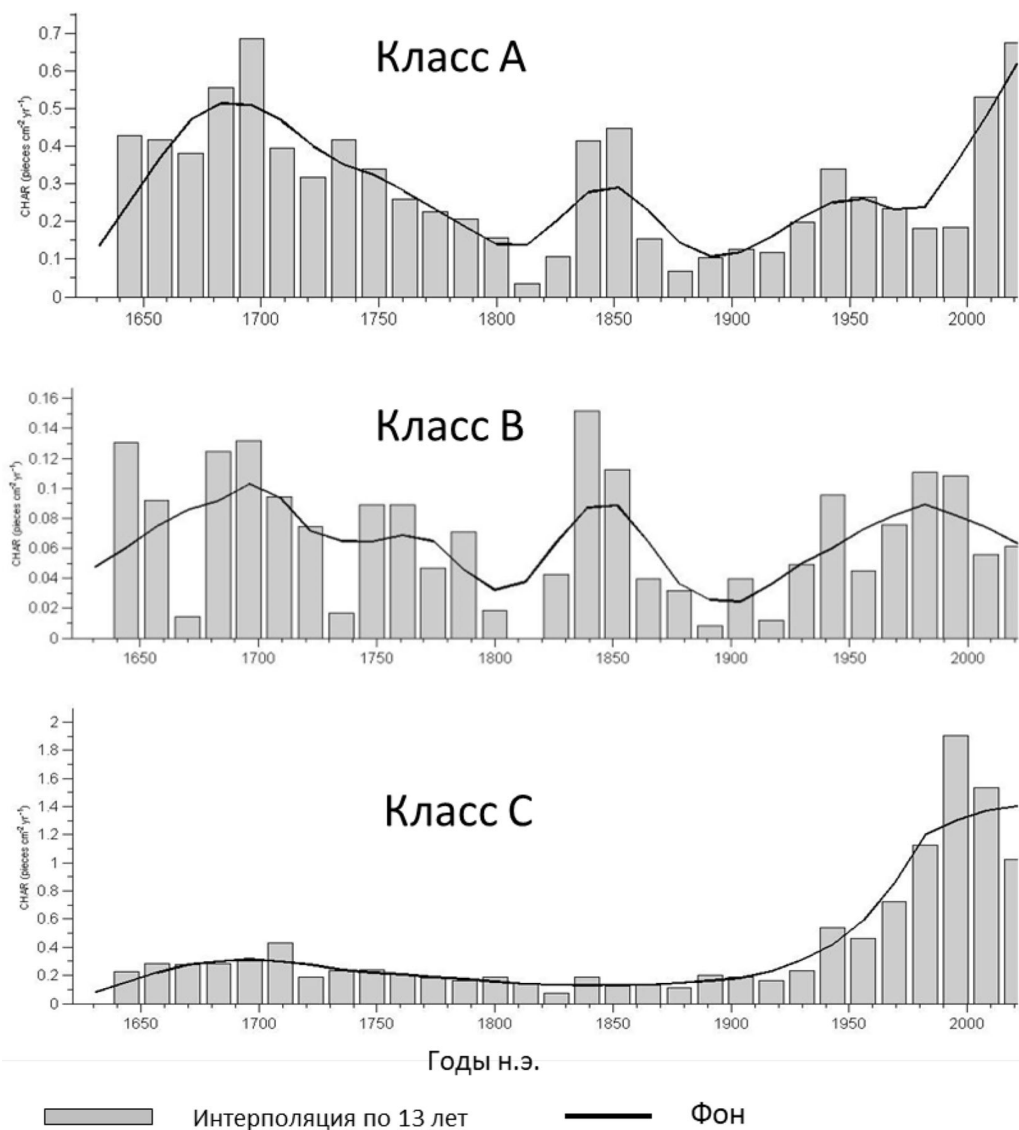


Рис. 5. Седиментационный поток угольных макрочастиц в донные отложения озера Шира. Классы частиц как на рис. 4

Fig. 5. Sedimentary flux of macrocharcoal in Lake Shira sediments. Particle types as in Fig. 4

ции частиц класса А в оз. Учум, тогда как в более молодых слоях 20–21 веков эта величина заметно снижалась и оставалась на низком уровне в современный период (рис. 6). Для частиц класса В также не отмечено значительного увеличения потока в современный период

в обоих озерах. Фоновый уровень потока этих частиц в обоих озерах колебался на протяжении всего периода исследований, однако в целом не демонстрировал явных различий между прошлыми веками и современностью (рис. 5, 6).

Озеро Учум

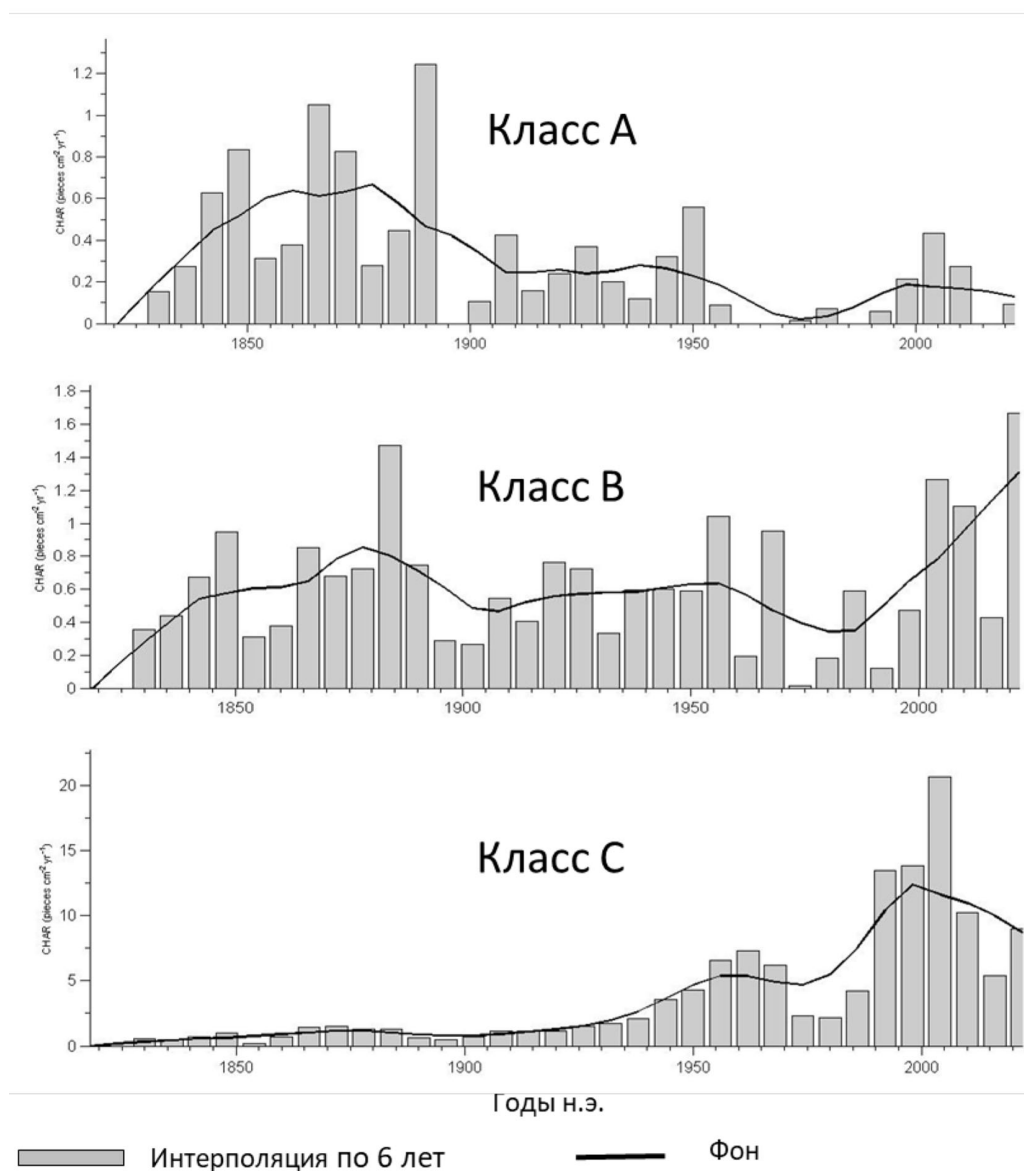


Рис. 6. Седиментационный поток угольных макрочастиц в донные отложения озера Учум. Классы частиц как на рис. 4

Fig. 6. Sedimentary flux of macrocharcoal in Lake Uchum sediments. Particle types as in Fig. 4

Обсуждение

Резкое увеличение скорости аккумуляции частиц класса С в последнее столетие вероятнее всего объясняется сжиганием твердого топлива (дров, угля) для отопления человеческого жилья, расположенного вблизи исследуемых озер, а также сжиганием дров и древесного угля в летнее время отдыхающими в полевых палаточных лагерях. Однако нельзя исключать, что увеличилась также частота и интенсивность лесных пожаров в окрестностях озер, поскольку в окрестностях исследуемых озер имеются деревья, которые при пожарах могут быть источниками угольных частиц всех трех классов.

Однако частицы классов А и В демонстрируют схожие тренды, отличные от класса С. Если предположить, что угольки классов А и В отражают фон природных пожаров, можно утверждать, что в современный период интенсивность природных пожаров не увеличилась по сравнению с 17–19 веками. Сопоставление динамики угольков с метеорологическими данными, имеющимися для исследуемого региона с 1930-х гг. (данные предоставлены Среднесибирским управлением по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, г. Красноярск), не выявило какой-либо связи с годовым количеством осадков, поскольку временное разрешение нашего анализа и точность датировок не позволяют отслеживать межгодовые различия. Многолетний же тренд осадков за этот период не демонстрирует изменений, которыми можно было бы объяснить резкое увеличение потока угольков класса С в последнее столетие. Аналогичное увеличение угольных частиц в последнее столетие зарегистрировано во многих регионах мира (Kelly et al., 2013; Marlon, 2020; Novenko et al., 2022). Особенно это касается густо населенных территорий Европы и Северной Америки и объясняется как климатическими изменениями, так и деятельностью

человека (Kelly et al., 2013; Marlon, 2020). Вместе с тем показано, например, что в отдаленном регионе Центрально-Тунгусского плато, где хозяйственная деятельность отсутствует, в озерных отложениях отсутствует тренд к увеличению угольных частичек в последнее столетие (Rogozin et al., 2022). Однако в другом отдаленном и незаселенном регионе – плато Путорана, где также отсутствует хозяйственная деятельность, было зарегистрировано увеличение угольных частиц в последнее столетие (Novenko et al., 2022). Таким образом, тренд к современному увеличению угольных частиц присутствует не везде, но данных для обобщений по Сибири очень мало.

Несмотря на отсутствие инструментальных метеоданных, анализ радиального прироста древесных колец, сделанный Бабушкиной с соавторами, позволяет утверждать, что в период с 1850 по 1930-е гг. количество осадков в регионе было ниже среднего (Babushkina et al., 2017). В наших кернах этот период выделяется в виде увеличения потока частиц классов А и В в оз. Учум, что, возможно, указывает на увеличение интенсивности пожаров (рис. 6). Локальный максимум этих частиц в районе 1850-гг. в озере Ши́ра тоже, возможно, обусловлен этим засушливым периодом, с учетом погрешностей датировок. Однако в ряде работ показано, что интенсивность пожаров в степных экосистемах может наоборот положительно коррелировать с влажностью, поскольку во влажные периоды увеличивается биомасса травы, а следовательно – сухого топлива весной и осенью (Leys et al., 2018).

Стоит отметить что в оз. Учум абсолютные значения количества угольков класса С на порядок выше, чем в оз. Ши́ра (рис. 5, 6). Возможно, данный факт объясняется тем, что озеро Учум закрыто высокими холмами со стороны преобладающих в зимнее время года юго-западных и западных ветров, что пре-

пятствует распространению частиц на большие расстояния и способствует их оседанию на поверхность озера. Озеро Шира, напротив, открыто для ветров всех направлений, и, вероятно, угольки разносятся на большие расстояния, в результате чего поток на поверхность озера значительно меньше. Следует заметить, что на обоих озерах жилые массивы (п. Жемчужный и курорт «Озеро Учум») расположены на юго-западных берегах, т.е. со стороны преобладающих ветров, что способствует распространению угольных частиц от печных труб и котельных именно в сторону озер.

Исследованная нами ранее с помощью седиментационных ловушек сезонная динамика потока угольных частиц в оз. Шира за период 2012–2019 (Burdin et al., 2022) убедительно продемонстрировала, что максимум потока угольков приходится на холодный период года (с октября по май), тогда как в летние месяцы поток частиц был значительно меньше. В ловушках во все сезоны преобладали частицы класса С, тогда как частицы А и В в большинстве ловушек вообще отсутствовали, либо встречались единично, и их количество было недостаточным для выявления сезонной динамики. В целом данные ловушек подтверждают, что источником

угольков является главным образом сжигаемое топливо (Burdin et al., 2022). Следует также отметить, что количественный состав угольков в наших кернах в целом соответствует таковому, выявленному ранее в седиментационных ловушках.

Заключение

Увеличение потока угольных частиц в донные отложения озер Шира и Учум в последнее столетие вероятнее всего отражает возросшее количество сжигаемого людьми топлива в окрестностях исследованных озер. Поток частиц классов А и В не демонстрирует тенденции к возрастанию, следовательно, количество природных пожаров в современный период не увеличилось заметным образом с 17 века. Полученные сведения будут полезны при реконструкциях пожарных режимов по более длинным кернам, охватывающим период в несколько тысячелетий. Настоящая работа является первым исследованием содержания древесных угольков в донных отложениях озер Северо-Минусинской котловины, и поэтому станет ценным вкладом в мировую коллекцию данных для реконструкции пожарных режимов на планете.

Список литературы / References

- Жилич С. В., Рудая Н. А. (2021) Реконструкция палеопожаров Кулундинской степи для последних 3500 лет по данным из донных отложений озера Малое Яровое. *Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий*, 27: 433–440 [Zhilich S. V., Rudaya N. A. (2021) Reconstruction of fire activity in kulunda steppe for the last 3500 years based on the data from the bottom sediments of lake Maloe Yarovoe. *Issues of archeology, ethnography, anthropology of Siberia and adjacent territories* [Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredel'nykh territorii], 27: 433–440 (in Russian)]
- Игай Н. В., Седельников В. П. (2011) Пространственная организация растительности кластера «Озеро Шира». *Природный комплекс и биоразнообразие участка «Озеро Шира» заповедника «Хакасский»*. Абакан, Хакасское книжное издательство, с. 239–243 [Igai N. V., Sedel'nikov V. P. (2011) Spatial organization of the vegetation of the «Lake Shira» cluster. *Natural complex and biodiversity of the site “Lake Shira” of the Reserve “Khakassky”*. Abakan, Khakass Book Publishing House, p. 239–243 (in Russian)]

Савенков И. Т. (1891) *Материалы для медико-топографического описания оз. Шира, собранные в 1890 году*. Красноярск, типография А. Д. Жилина, 62 с. [Savenkov I. T. (1891) *Materials for the medical topographic description of Lake Shira collected in 1890*. Krasnoyarsk, A. D. Zhilin Printing House, 62 p. (in Russian)]

Anderson L., Wahl D. (2016) Two Holocene paleofire records from Peten, Guatemala: Implications for natural fire regime and prehispanic Maya land use. *Global and Planetary Change*, 138: 82–92

Babushkina E. A., Belokopytova L. V., Grachev A. M., Meko D. M., Vaganov E. A. (2017) Variation of the hydrological regime of Bele-Shira closed basin in Southern Siberia and its reflection in the radial growth of *Larix sibirica*. *Regional Environmental Change*, 17(6): 1725–1737

Burdin L. A., Rogozin D. Y., Degermendzhy A. G. (2022) Recent seasonal dynamics of the flux of charcoal particles in the sediments of Shira Lake (southern Siberia) estimated by sedimentation traps. *Doklady Earth Sciences*, 507(1): 977–980

Conedera M., Tinner W., Neff C., Meurer M., Dickens A. F., Krebs P. (2009) Reconstructing past fire regimes: Methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews*, 28(5–6): 555–576

Feurdean A., Florescu G., Tanțău I., Vanniere B., Diaconu A.-C., Pfeiffer M., Warren D., Hutchinson S. M., Gorina N., Gałka M., Kirpotin S. (2020) Recent fire regime in the southern boreal forests of western Siberia is unprecedented in the last five millennia. *Quaternary Science Reviews*, 244: 106495

Glückler R., Herzsuh U., Kruse S., Andreev A., Vyse S. A., Winkler B., Biskaborn B. K., Pestryakova L., Dietze E. (2021) Wildfire history of the boreal forest of south-western Yakutia (Siberia) over the last two millennia documented by a lake-sediment charcoal record. *Biogeosciences*, 18(13): 4185–4209

Grenaderova A. V., Mandryka P. V., Xiaocun W., Senotrusova P. O., Mikhailova A. B., Quiankun Q. (2021) Comprehensive archaeological and palaeoecological studies of the Holocene chronosequence in the southern taiga of the middle Yenisei. *Stratum Plus*, 6: 299–313

Heidgen S., Marinova E., Nelle O., Ebner M., Rotava T., Tafelmaier Y., Krauß R., Bofinger J., Junginger A. (2022) Palaeoecological signals for Mesolithic land use in a Central European landscape? *Journal of Quaternary Science*, 37(6): 1164–1179

Higuera P. E., Brubaker L. B., Anderson P. M., Hu F. S., Brown T. A. (2009) Vegetation mediated the impacts of postglacial climate change on fire regimes in the south-central Brooks Range, Alaska. *Ecological Monographs*, 79(2): 201–219

Hildebrandt S., Müller S., Kalugin I. A., Dar'in A. V., Wagner M., Rogozin D. Y., Tarasov P. E. (2015) Tracing the North Atlantic decadal-scale climate variability in a late Holocene pollen record from southern Siberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 426: 75–84

Kalugin I., Darin A., Rogozin D., Tretyakov G. (2013) Seasonal and centennial cycles of carbonate mineralisation during the past 2500 years from varved sediment in Lake Shira, South Siberia. *Quaternary International*, 290–291: 245–252

Kelly R., Chipman M. L., Higuera P. E., Stefanova I., Brubaker L. B., Hu F. S. (2013) Recent burning of boreal forests exceeds fire regime limits of the past 10,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(32): 13055–13060

Kirdyanov A. V., Saurer M., Siegwolf R., Knorre A. A., Prokushkin A. S., Churakova (Sidorova) O. V., Fonti M. V., Büntgen U. (2020) Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia. *Environmental Research Letters*, 15(3): 034061

- Knorre A. A., Kirdyanov A. V., Prokushkin A. S., Krusic P. J., Büntgen U. (2019) Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia. *Science of the Total Environment*, 652: 314–319
- Leys B. A., Marlon J. R., Umbanhowar C., Vannière B. (2018) Global fire history of grassland biomes. *Ecology and Evolution*, 8(17): 8831–8852
- Marlon J. R. (2020) What the past can say about the present and future of fire. *Quaternary Research*, 96: 66–87
- Mouillot F., Field C. B. (2005) Fire history and the global carbon budget: a 1°x 1° fire history reconstruction for the 20th century. *Global Change Biology*, 11(3): 398–420
- Mustaphi C. J. C., Pisaric M. F. J. (2014) A classification for macroscopic charcoal morphologies found in Holocene lacustrine sediments. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 38(6): 734–754
- Novenko E. Y., Kupryanov D. A., Mazei N. G., Prokushkin A. S., Phelps L. N., Buri A., Davis B. A. S. (2022) Evidence that modern fires may be unprecedented during the last 3400 years in permafrost zone of Central Siberia, Russia. *Environmental Research Letters*, 17(2): 025004
- Parnachev V. P., Degermendzhy A. G. (2002) Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakasia, Southern Siberia. *Aquatic Ecology*, 36(2): 107–122
- Renberg I., Hansson H. (1993) A pump freeze corer for recent sediments. *Limnology and Oceanography*, 38(6): 1317–1321
- Rogozin D. Y., Tarnovsky M. O., Belolipetskii V. M., Zykov V. V., Zadereev E. S., Tolomeev A. P., Drobotov A. V., Barkhatov Y. V., Gaevsky N. A., Gorbaneva T. B., Kolmakova A. A., Degermendzhi A. G. (2017) Disturbance of meromixis in saline Lake Shira (Siberia, Russia): possible reasons and ecosystem response. *Limnologica*, 66: 12–23
- Rogozin D. Y., Bulkhin A. O., Zykov V. V., Ivanova E. A., Darin A. V., Kalugin I. A., Baturina O. A., Kabilov M. R. (2020) Long-chain alkenones in saline meromictic lakes of the North Minusinsk depression (southern Siberia): first knowledge and possible correlation with water-level dynamics. *Contemporary Problems of Ecology*, 13(6): 643–655
- Rogozin D. Y., Bolobanshchikova G. N., Burdin L. A., Meydus A. V. (2022) Macroparticle charcoal in lake sediments of the Central Tunguska Plateau (Siberia, Evenkia) as an indicator of forest fires and a possible trace of the Tunguska Event of 1908. *Contemporary Problems of Ecology*, 15(4): 337–344
- Rudaya N., Krivonogov S., Słowinski M., Cao X., Zhilich S. (2020) Postglacial history of the Steppe Altai: Climate, fire and plant diversity. *Quaternary Science Reviews*, 249: 106616
- Unkelbach J., Dulamsuren C., Punsalpaamuu G., Saindovdon D., Behling H. (2018) Late Holocene vegetation, climate, human and fire history of the forest-steppe-ecosystem inferred from core G2-A in the ‘Altai Tavan Bogd’ conservation area in Mongolia. *Vegetation History and Archaeobotany*, 27(5): 665–677
- Wang Z., Huang J.-G., Ryzhkova N., Li J., Kryshen A., Voronin V., Li R., Bergeron Y., Drobyshev I. (2021) 352 years long fire history of a Siberian boreal forest and its primary driving factor. *Global and Planetary Change*, 207: 103653