

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2015

№ 3 (31)

Свидетельство о регистрации: ПИ № ФС 77-29499
от 27 сентября 2007 г.

Журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология»
входит в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов
и изданий, в которых должны быть опубликованы
основные научные результаты диссертаций
на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»
Высшей аттестационной комиссии



ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершённых оригинальных исследований (теоретические и экспериментальные статьи) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании; публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. К публикации принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации в журнале осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Включен в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук». Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия (свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.). Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024. Внесен в Ulrich's Periodicals Directory. Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Thomson Reuters).

Адрес редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт; сайт: www.journal.tsu/biology.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Кулижский С.П. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия). E-mail: kylizhskiy@yandex.ru

Бобровский М.В. – отв. редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия)

Зверев А.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Иванов Ю.В. – отв. редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)

Акимова Е.Е. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия). E-mail: biotsu@rambler.ru, biotsu@mail.ru

Воробьев Д.С. (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск); **Штерншис М.В.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Ананьева Н.Б. (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Кузнецов Вл.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Кушк П.** (Центр исследования окружающей среды им. Гельмгольца, Лейпциг, Германия); **Лупанши В.В.** (Университет Арканзаса Медицинских наук, Арканзас, США); **Покровский О.С.** (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Хебда Р.** (Виктория, Британская Колумбия, Канада); **Чжанг Д.** (Синц-зьянский Институт экологии и географии КАН, Урумчи, Китай); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США)

Издательство: Издательский дом ТГУ

Редактор К.Г. Шилько; корректор А.Н. Воробьева; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Лелюор; дизайн обложки Л.В. Кривцова

Подписано в печать 16.09.2015. Формат 70x108^{1/16}. Усл. печ. л. 15,4. Тираж 500 экз. Заказ № 1307.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия

Тел. 8+(382-2)-53-15-28. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

About Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. *Biologiya* – Tomsk State University Journal of Biology

The scientific journal “*Tomsk State University Journal of Biology*” publishes the results of the completed original researches (theoretical and experimental manuscripts) in different fields of contemporary biology which have not been published previously in this or any other edition. It includes descriptions of conceptually novel methods of research, review articles on particular topics and overviews.

The editorial board of the “*Tomsk State University Journal of Biology*” commits to the internationally accepted principles of publication ethics expressed.

International standard serial edition number: EISSN 2311-2077, ISSN 1998-8591

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Term of publication: 3-6 months

All manuscripts are to be reviewed: double blind peer review: 2-10 weeks review process

Abstracting and Indexing: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Thomson Reuters); Ulrich’s Periodicals Directory

Contact the Journal

Tomsk State University, Biological Institute, 36 Lenina St., Tomsk, 634050, Russian Federation

<http://journals.tsu.ru/biology/en/>

Editor-in-Chief - Sergey P Kulizhskiy, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Tomsk State University (Tomsk, Russia) kulizhskiy@yandex.ru

EDITORIAL COUNCIL

Akimova EE - Executive editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Bobrovsky MV - Editor, Institute of Physical Chemical and Biological Problems of Soil Science, RAS, Pyschino, Russia

Zverev AA - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Ivanov YuV - Editor, Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS, Moscow, Russia

Vorobiev DS (Tomsk State University, Tomsk, Russia), **Dukarev AG** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Krivets SA** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Sazonov AE** (Siberian State Medical University, Tomsk, Russia), **Stepanov VA** (The Research Institute of Medical Genetics SB RAMS, Tomsk, Russia), **Shternshis MV** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

EDITORIAL BOARD [Russian Alphabet wise]

Ananjeva NB Zoological Institute, RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI** State Research Institute of Physiology, SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Vasil’eva ED** Zoological Museum, Moscow State University (Moscow, Russia); **Dubois A** National Museum of Natural History in Paris (Paris, France); **Zeller B** The French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Kingma H.** Maastricht University (Maastricht area, Netherlands); **Kuznetsov VIV** Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS (Moscow, Russia); **Kuschik P** Helmholtz Centre for Environmental Research - UFZ (Leipzig, Germany); **Lupashin VV** University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Pokrovsky OS** National Centre for Scientific Research (Toulouse, France); **Smirnova OV** Center of Ecology and Productivity of Forests, RAS (Moscow, Russia); **Sokolova Yuliya (Julia) Y** Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Hebda RJ** Royal British Columbia Museum (Victoria, BC, Canada); **Zhang D** Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS (Urumqi, China); **Sharakhov IV** Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

PUBLISHER:

Tomsk State University Publishing House (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation)

Editor KG Shilko; proofreader AN Vorobieva; editor-translator MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LV Krivtsova.

Passed for printing 16.09.2015. Format 70x108^{1/16}. Conventional printed sheets 15.4. Circulation - 500 copies. Order N 1307. 634050, 36 Lenina St., Tomsk, Russian Federation.

Tel. +7 (382-2)-53-15-28. <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Беспалов А.Н., Любечанский И.И.** Трансформация органического вещества сообществом микроартропод в почвах техногенных ландшафтов Кузбасса 6
- Латышева Л.А.** Роль органического вещества илистой фракции в динамике качественного состава гумуса буроземов острова Рейнеке 17

БОТАНИКА

- Каримова О.А., Мустафина А.Н., Абрамова Л.М.** Современное состояние и виталитетная структура природных популяций редкого вида *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. на Южном Урале 27
- Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В.** Особенности произрастания и состояние популяций *Stipa pennata* L. на северной границе распространения (Свердловская область) 40

ЗООЛОГИЯ

- Замалетдинов Р.И., Павлов А.В., Закс М.М., Иванов А.Ю., Ермаков О.А.** Молекулярно-генетическая характеристика лягушек *Pelophylax esculentus* комплекса на восточной периферии ареала (Поволжье, Республика Татарстан) 54

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

- Злобин И.Е.** Лабильный пул ионов меди как необходимый компонент системы ее клеточного гомеостатирования 67

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

- Волокитина А.В.** Методические аспекты характеристики лесных участков после пожара 84
- Диркс М.Н., Тимошок Е.Е.** Структура ценопопуляций *Juniperus sibirica* Burgsd. в коренных лесах Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) 99
- Иванов В.П., Марченко С.И., Иванов Ю.В.** Влияние погодных условий на женскую генеративную сферу сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) 114

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

- Соловьева А.Г., Перетягин С.П., Дударь А.И.** Каталитические свойства лактатдегидрогеназы в органах крыс с термической травмой при воздействии глутатион-содержащих динитрозильных комплексов железа 130
- Шилкина Е.С., Замощина Т.А.** Анализ ритмической организации функционального состояния печени интактных крыс с помощью различных модификаций программы «косинор-анализ» 146

ЭКОЛОГИЯ

- Порохина Е.В., Инишева Л.И., Дырин В.А.** Биологическая активность и сезонные изменения CO₂ и CH₄ в торфяных залежах эвтрофного болота 157

CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Bespalov AN, Lyubechanskii II.** Transformation of soil organic matter by microarthropod communities in technogenic soils of Kuzbass6
- Latysheva LA.** The role of clay fraction organic matter in the dynamics of the qualitative composition of humus burozems of Reineke Island 17

BOTANY

- Karimova OA, Mustafina AN, Abramova LM.** Modern state and vital structure of natural populations of *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. rare species in the South Urals27
- Podgayevskaya EN, Zolotareva NV.** Peculiarities of *Stipa pennata* L. growing and population condition at the northern border of its occurrence40

ZOOLOGY

- Zamaletdinov RI, Pavlov AV, Zaks MM, Ivanov AY, Ermakov OA.** Molecular-genetic characteristic of *Pelophylax esculentus* complex from the eastern range of distribution (Volga region, Tatarstan Republic).....54

CELL BIOLOGY & GENETICS

- Zlobin IE.** Labile copper pool as the essential component of copper homeostasis system.....67

AGRICULTURE & FORESTRY

- Volokitina AV.** Methodical aspects for describing post-fire forest site84
- Dirks MN, Timoshok EE.** Coenopopulation structure of *Juniperus sibirica* Burgsd. in primary forests of the Severo-Chuisky Range (the Central Altai Mountains).....99
- Ivanov VV, Marchenko SI, Ivanov YV.** The impact of weather conditions on the development of female cones of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)..... 114

HUMAN & ANIMALS PHYSIOLOGY

- Soloveva AG, Peretyagin SP, Dudar AI.** Catalytic properties of lactate dehydrogenase in the organs of rats with thermal injury under the influence of glutathione-containing dinitrosyl iron complexes 130
- Shilkina ES, Zamoshchina TA.** Analysis of rhythmic organization of the liver functional state in intact rats using various modifications of the programme "cosinor-analysis".....146

ECOLOGY

- Porokhina EV, Inisheva LI, Dyrin VA.** Biological activity and seasonal changes of CO₂ and CH₄ in peat deposits of the eutrophic bog.....157

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.417.2; 631.618
doi: 10.17223/19988591/31/1

А.Н. Беспалов¹, И.И. Любечанский²

¹Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Трансформация органического вещества сообществом микроартропод в почвах техногенных ландшафтов Кузбасса

Работа частично поддержана грантом РФФИ № 12-04-00566-а.

Рассматриваются вопросы, связанные с трансформацией органического вещества почв, сформированных на отвалах каменноугольных разрезов Кемеровской области. Показано, что нарушение структуры сообщества микроартропод негативно сказывается на интенсивности процессов гумификации органического вещества почвы. Выявлены особенности влияния сообщества микроартропод на накопление и распределение органических веществ в почвах техногенных ландшафтов Кузбасса. Наличие микроартропод смещает процесс деструкции органического вещества в сторону гумификации, а ограничение доступа микроартропод приводит к изменению фракционного состава гумуса, увеличению содержания фульвокислот. Установлено, что техногенный элювий быстрее реагирует на отсутствие микроартропод, и эти изменения более значительны, чем в лёссовидном суглинке. Почвы техногенных ландшафтов очень молоды, процессы почвообразования в них слабо урегулированы, и любые изменения в микро- и мезофауне способны повернуть процессы гумификации и минерализации органического вещества почвы в сторону, не свойственную развитию почв данной широтной зоны.

Ключевые слова: почвенная микрофауна; органическое вещество почв; гумус; отвалы каменноугольных разрезов.

Введение

Почвенные беспозвоночные животные имеют огромное значение в процессах трансформации органического вещества почвы, являясь в основном представителями детритной пищевой цепи. Они способны оказывать значительное влияние на микробную активность почвы, от которой зависят скорость и направление процессов минерализации и гумификации, поддержание структуры и повышение плодородия почв. Начиная с 1960-х гг. сделано много попыток количественной оценки деятельности отдельных видов или групп почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков. Г.Ф. Кур-

чевой [1] в нескольких полевых экспериментах показано, что деятельность микроорганизмов и беспозвоночных в процессе разложения растительных остатков взаимно зависима; при исключении беспозвоночных разложение дубового опада протекает значительно медленнее. А.А. Рахлеевой и соавт. [2] выявлена корреляция между скоростью потери массы опада и уровнем обилия микроартропод и раковинных амёб в разлагающихся растительных остатках. Б.Р. Стригановой [3] показана значительная роль различных почвенных животных в разложении растительных остатков, их гумификации и минерализации.

Эксперименты с изменением разнообразия почвенной фауны показали, что число трофических уровней, присутствие определенных видов и особенности их биологии сильно влияют на потерю массы опада, выщелачивание из подстилки растворимых минеральных и органических веществ [4–6], в то время как разнообразие видов внутри функциональных групп беспозвоночных менее важно. Однако большое разнообразие видов-сапрофагов может существенно влиять на уровень оборота азота [7] и углерода (а стало быть, и на процессы минерализации и гумификации), однако пока невозможно предложить общую модель, обладающую предсказательной силой [8]. Деятельность микроартропод усиливает процессы гумификации. Это выражается в увеличении степени зрелости гумуса, в более высоком выходе и накоплении гумусовых веществ по сравнению с деятельностью одних микроорганизмов [9, 10].

Наличие микроартропод может влиять на баланс процессов гумификации и минерализации в почве, специфический для каждой широтной зоны. Так, в работе В.Г. Мордковича и соавт. [11] было показано, что содержание гуминовых кислот было выше в образцах без доступа микроартропод: без их участия в северотаежных почвах преобладают процессы гумификации, а не минерализации, что не свойственно почвам данного типа этой широтной зоны. Микроартроподы и их деятельность являются очень важным функциональным компонентом почвенной фауны.

Исследований влияния почвенных беспозвоночных на процессы гумификации в условиях нарушенных почв не проводилось, несмотря на то, что в ландшафтах России увеличивается площадь, занятая нарушенными почвами. В 1970-е гг. С.С. Трофимов и Ф.А. Фаткулин проводили работы по изучению гумуса и гумификации на нарушенных почвах [12]. А.А. Титлянова и соавт. исследовали сукцессии различных компонентов биоты, в том числе и микроартропод, на самозарастающих и рекультивированных отвалах КАТЭКа. Ими показано, что сообщества коллембол и панцирных клещей по-разному ведут себя на отвалах. Численность коллембол низка только на первых этапах первичной сукцессии зарастания отвалов, но через 7–8 лет достигает максимума, после чего снижается; количество панцирных клещей возрастает медленнее и только к 25 годам приближается к показателям в естественных биотопах [13]. Д.А. Соколовым [14] выявлены особенности

накопления и распределения органических веществ в почвах на различных стадиях почвообразования в техногенных ландшафтах, однако в своей работе он не учитывал деятельность почвенных животных в гумификации и минерализации органического вещества почвы.

Цель нашей работы – сравнение процессов трансформации органического вещества (гумификации и минерализации) техногенных субстратов в присутствии и отсутствии микроартропод в экспериментальных условиях. По нашим предположениям, в образцах без доступа микроартропод должно увеличиться содержание гуминовых кислот и фульвокислот, так как при отсутствии давления микроартропод в этих образцах развивается большее количество микроорганизмов и грибов.

Материалы и методики исследования

Работы проведены в лесостепной зоне Кемеровской области в окрестностях села Листвяги, в пределах Листвянского угольного разреза Кузбасса. Модельные участки нами выбраны в карьерной выработке, оставшейся после добычи каменного угля; горные работы здесь не проводятся уже более 30 лет. Для своих исследований мы выбрали два участка: на берегу водоема, расположенного в выемке разреза, и на склоне внутреннего отвала в 50 м от берега с относительным перепадом высот около 20 м. Участок на берегу внутреннего водоема (N 53°39'52,1" E 86°54'1,4"; высота 322 м над ур. м.) представлял собой заросли молодой ивы с преобладанием в травянистом ярусе злаков и осок, на склоне отвала (N 53°39'51,7" E 86°54'3,3"; высота 340 м над ур. м.) – разнотравно-злаковая растительность с большим количеством одуванчиков. Почва на экспериментальных участках представлена техногенным элювием.

В качестве субстрата для эксперимента выбраны техногенный элювий и лёссовидный суглинок. Они просеивались через почвенное сито с ячейей 3 мм для отделения крупных фрагментов и унификации гранулометрического состава. Использование этих субстратов обусловлено тем, что они чаще всего встречаются на нарушенных территориях Кузбасса. Лёссовидный суглинок – самая распространённая порода, используемая при рекультивации. Техногенный элювий – это смесь нескольких пород (алевролитов, аргиллитов и песчаника), из которой состоит тело отвала. Просеянные субстраты дефаунизированы замораживанием до – 18°C в течение 3 суток и последующим высушиванием при температуре 60°C в течение 7 суток по методике Шой и др. [15] в модификации В.Г. Мордковича и др. [11]. Подготовленную почву помещали в два типа мешочков из ситовой ткани с ячейей 0,06 мм. Объемы почвы во всех сериях составляли 200 мл. Одна половина мешочков (серия А) состояла целиком из ткани, препятствующей доступу микроартропод, а другая (серия В) имела окно, по площади составляющее ¼ от общей поверхности мешочка, сделанное из крупноячеистой сетки (ячейя 1,7 мм).

Такая сетка препятствовала доступу мезогеобионтов, но позволяла микроартроподам реколонизировать почву. 29 мая 2013 г. мешочки поместили под горизонт А0 (образцы серии В – окном вниз). Всего заложено 38 мешочков: 18 – без окна (серия А) и 20 – с окном (серия В) (таблица). 4 октября 2013 г. мешочки извлекли; они находились в биотопах большую часть вегетационного сезона (125 дней).

Трансформация различных субстратов с доступом и без доступа микроартропод
[Transformation of different substrates with and without microarthropods]

Название [Name]	C _{общ}	Гуминовые кислоты [Humic acids]				Фульвокислоты [Fulvic acids]					НО	C _{ГК} \ C _{ФК}
		1	2	3	Σ	1a	1	2	3	Σ		
ТЭ б\о	1,1 0,08	0	1,07 0,26	0,97 0,17	2,27 0,37	1,65 0,17	1,76 0,33	0,79 0,38	3,61 0,71	7,94 0,94	89,78 0,95	0,28 0,06
ТЭ с\о	1,09 0,05	0	1,27 0,24	0,74 0,13	2 0,36	1,84 0,19	2,59 0,22	0,91 0,35	3,58 0,52	8,91 0,74	80,99 7,99	0,23 0,05
ЛС б\о	1,54 0,03	0	18,16 2,97	8,27 0,95	26,42 2,36	1,81 0,11	1,96 0,24	5,58 0,96	2,8 0,52	12,16 1,15	61,42 3,43	2,19 0,14
ЛС с\о	1,6 0,03	0	18 3,14	9,18 1,62	27,18 1,99	1,97 0,23	1,58 0,17	5,03 0,85	4,03 0,9	12,6 1,16	60,21 2,89	2,16 0,11
К. ТЭ	1,36	0	2,94	2,94	5,88	1,47	2,21	0	0	3,68	90,44	1,5
К. ЛС	1,42	0	21,12	7,04	28,16	0,7	3,52	4,23	4,23	12,68	59,16	2,2

Примечания. Обозначения те же, что на рис. 1. ТЭ б\о – техногенный элювий с изоляцией; ТЭ с\о – техногенный элювий без изоляции; ЛС б\о – лёссовидный суглинок с изоляцией; ЛС с\о – лёссовидный суглинок без изоляции; К.ТЭ – контроль техногенный элювий; К. ЛС – контроль лёссовидный суглинок. Статистически значимые отличия выделены полужирным шрифтом (p<0,05).

[Symbols as shown in Fig 1. 1. ТЭ б\о - technogenic eluvium with isolation; ТЭ с\о - technogenic eluvium without isolation; ЛС б\о - loess loam with isolation; ЛС с\о - loess loam without isolation; К.ТЭ - control of technogenic eluvium; К. ЛС - control of loess loam. Significant values are in bold (p<0.05)].

Для выявления изменений, произошедших с органическим веществом в ходе эксперимента, нами проведен фракционный анализ субстратов. Помимо образцов почвы, прошедших через эксперимент, нами в качестве контроля были выбраны образцы лёссовидного суглинка и техногенного элювия. В этих образцах, наряду с теми, что закладывались в мешочки, определяли содержание органического углерода, разных фракций гуминовых и фульвокислот, сернокислого гидролизата и негидролизуемого остатка по методике И.В. Тюрина [16]. Химический анализ выполнен в лаборатории Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск).

Результаты исследования и обсуждение

По предварительной оценке, количество микроартропод, а также других беспозвоночных (личинки двукрылых, нематоды и др.) в мешочках с окном составляло примерно в 10 раз больше, чем в цельных мешочках, и достигало

от нескольких десятков до нескольких сотен экземпляров на пробу. Таким образом, изоляция субстратов эффективна, но не абсолютна.

Общее содержание органического углерода в экспериментальных образцах незначительно меньше, чем в исходном субстрате, причем в цельных мешочках эта разница выше (рис. 1).

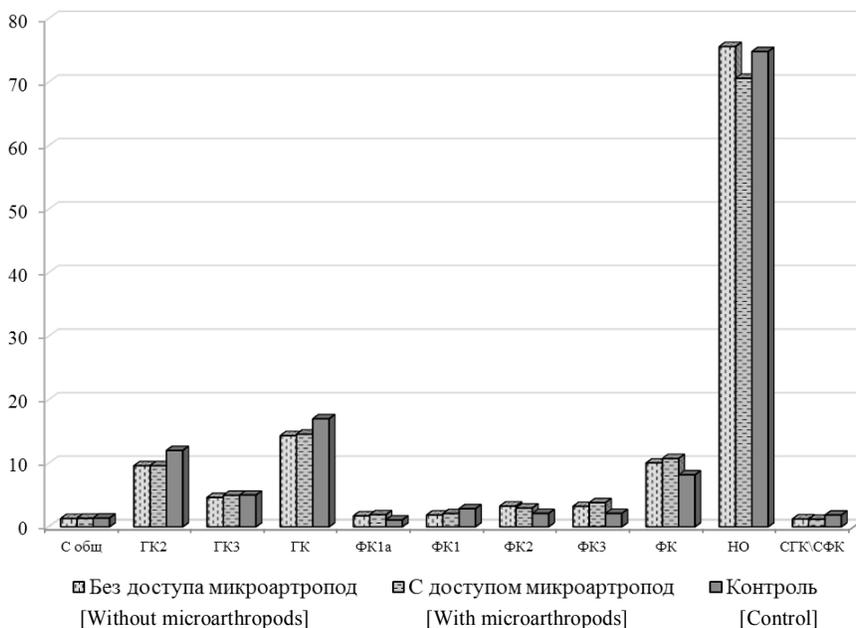


Рис. 1. Трансформация органического вещества почвы без доступа и с доступом микроартропод: по оси X отмечены показатели фракционного состава гумуса, по оси Y – содержание, %. Обозначения: С орг – органический углерод; ГК1, ГК2, ГК3 – фракции гуминовых кислот; ГК – суммарное содержание гуминовых кислот; ФК 1а, ФК 1, ФК 2, ФК 3 – фракции фульвокислот; ФК – суммарное содержание фульвокислот; НО – негидролизуемый остаток; СГК/СФК – отношение гуминовых и фульвокислот

[Fig 1. Transformation of soil organic matter with and without microarthropods: on the abscissa axis - Indicators of humus fractional composition; on the ordinate axis - Content in percentage. Symbols: C opr - organic carbon; ГК1, ГК2, ГК3 - fractions of humic acids; ГК - total content of humic acids; ФК 1а, ФК 1, ФК 2, ФК 3 - fractions of fulvic acids; ФК - total content of fulvic acids; НО - non-hydrolyzable residue; СГК/СФК - ratio of humic and fulvic acids]

Сходный результат получен В.Г. Мордковичем и соавт. [11]: ограничение доступа микроартропод приводит к снижению содержания органического углерода по сравнению как с контрольной почвой, так и с реколонизированными образцами.

Снижение содержания углерода, на наш взгляд, объясняется тем, что в просеянном грунте, который первоначально закладывался в мешочки, практически отсутствовали растительные остатки. Микроорганизмам это-

го количества не хватало для нормального развития, поэтому они начали перерабатывать углерод, содержащийся в почве. Еще одним результатом эксперимента стало то, что в экспериментальных образцах доля гуминовых кислот уменьшилась по сравнению с контролем. При сравнении двух экспериментальных серий, с доступом и без доступа микроартропод, отличия статистически не значимы, они находятся в пределах статистической ошибки. Однако содержание фульвокислот в экспериментальных мешочках выше, чем в контроле. Максимальное значение – в серии с доступом микроартропод, отличия статистически не значимы, однако по абсолютным числам различия прослеживаются. Увеличение доли фульвокислот по отношению к гуминовым кислотам, на наш взгляд, можно объяснить тем, что микроорганизмы в образцах с доступом микроартропод испытывают на себе больший пресс «хищника», их биологическая активность уменьшается. Д.С. Орлов считает, что при низкой насыщенности почв микроорганизмами и их слабой биологической активности происходит формирование фульватного гумуса [17]. Такой же результат получен нами в ходе эксперимента: происходит уменьшение доли содержания гуминовых кислот и увеличение фульвокислот. Возможно, в случае большей длительности нашего эксперимента по времени полученные различия были бы статистически значимыми. Наше предположение согласуется с выводами А.А. Титляновой с соавт. [13]: первые 3 года сукцессия на отвалах идет очень медленно, и накопления гумуса практически не происходит.

Вторая часть эксперимента посвящена установлению отличий в процессах трансформации органического вещества почвы, протекающих в разных позициях катены. Содержание общего органического углерода в мешочках, заложенных на склоне отвала, выше, чем в контроле; в мешочках, заложенных на берегу внутреннего водоема, содержание общего углерода значительно падает, по сравнению как с контролем, так и с мешочками со склона отвала ($p < 0,05$). Данный результат, на наш взгляд, объясняется тем, что на берегу внутреннего водоема влажность почвы выше, и высокая микробиологическая активность препятствует накоплению углерода в почве, в то время как на склоне отвала почва более сухая и активность микроорганизмов ниже (рис. 2). Интересно, что в экспериментальных образцах происходит увеличение содержания фульвокислот, причем в образцах с берега внутреннего водоема оно почти на 1/3 выше, чем на склоне отвала; в 3-й фракции фульвокислот отличия достигают почти двукратного размера ($p < 0,05$). Содержание гуминовых кислот в ходе эксперимента значительно снизилось в образцах с обеих позиций, снижение в образцах со склона отвала более значительно. Известно, что гуминовые кислоты выделяются в процессе бактериального аэробного разложения травянистых остатков, а фульвокислоты – аэробного грибного разложения остатков древесины [17]. На берегу внутреннего водоема наши мешочки помещались в кустарнике, где много деревянистых растительных остатков, а на склоне отвала преобладали тра-

вянистые остатки. Наличие разных типов растительных остатков на позициях катены, на наш взгляд, может объяснить полученный нами результат.

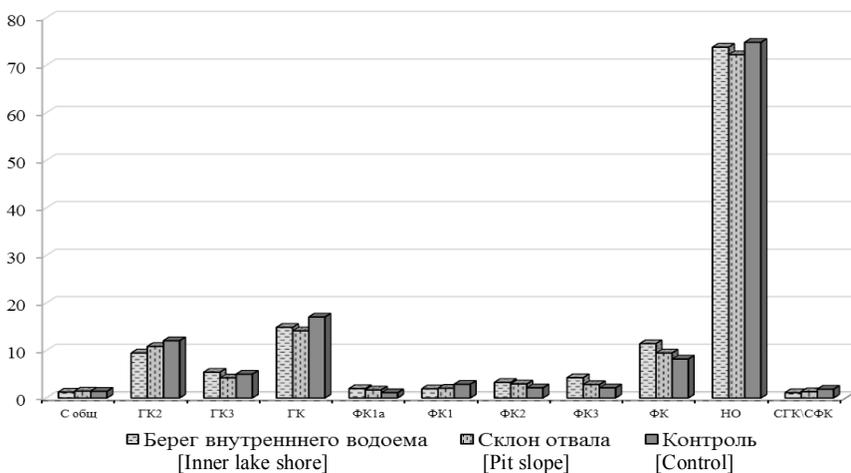


Рис. 2. Трансформация органического вещества почвы в различных позициях катены. Обозначения те же, что на рис. 1

[Fig. 2. Transformation of soil organic matter in different catena positions. Symbols as shown in Fig. 1]

Последняя часть эксперимента касалась изучения влияния микроартропод на трансформацию органического вещества в различных субстратах. Установлено, что в серии с техногенным элювием общее содержание углерода снизилось, содержание гуминовых кислот уменьшилось почти в 2 раза ($p < 0,05$), а содержание фульвокислот, наоборот, увеличилось более чем в 2 раза ($p < 0,05$) (см. таблицу). В серии с лёссовидным суглинком общее содержание углерода увеличилось, а содержание гуминовых и фульвокислот осталось практически неизменным. Полученные результаты, на наш взгляд, объясняются тем, что лёссовидные суглинки уже подвергались в древнее время процессам почвообразования, они более устойчивы. Техногенный элювий проходит первичную стадию почвообразования, и процессы трансформации органического вещества в нем еще слабо урегулированы; любое изменение может сместить его в сторону интенсивной гумификации или минерализации, что будет отличаться от типичного соотношения этих процессов для данной природной зоны.

Заключение

Несмотря на большую устойчивость сообщества микроартропод и широкое перекрывание экологических ниш в нем, нарушение его структуры негативно сказывается на интенсивности процессов гумификации органического вещества почвы. Ограничение доступа микроартропод приводит к

изменению фракционного состава гумуса, увеличению содержания фульвокислот и, как следствие, образованию фульватного гумуса, что не свойственно для лесостепной зоны. Наличие микроартропод смещает процесс деструкции органического вещества в сторону гумификации, что является характерным для данной зоны. Эксперимент показал, что техногенный элювий быстрее реагирует на отсутствие микроартропод, и эти изменения более значительны, чем в лёссовидном суглинке. На аккумулятивной позиции катены (самой влажной) отмечается высокая активность сообщества микроорганизмов, что препятствует накоплению углерода в почве, в то время как на транзитной (более сухой) позиции происходит его накопление. Почвы техногенных ландшафтов очень молоды, процессы почвообразования в них слабо урегулированы. Любые изменения в микро- и мезофауне способны изменить соотношение процессов гумификации и минерализации органического вещества на значительно отличающееся от оптимального соотношения этих процессов для данной природной зоны.

Литература

1. Курчева Г.Ф. Роль беспозвоночных животных в разложении дубового опада // Почвоведение. 1960. № 4. С. 16–23.
2. Рахлеева А.А., Семенова Т.А., Стриганова Б.Р., Терехова В.А. Динамика зоомикробных комплексов при разложении растительного опада в ельниках южной тайги // Почвоведение. 2011. № 1. С. 44–55.
3. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М. : Наука, 1980. 244 с.
4. Bardgett R.D., Chan K.F. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems // Soil Biology and Biochemistry. 1999. Vol. 31. P. 1007–1014
5. Cragg R.G., Bardgett R.D. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes // Soil Biology and Biochemistry. 2001. Vol. 33. P. 2073–2081
6. Cassange N., Gers C., Gauquelin T. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France) // Biol. Fertil. Soils. 2003. Vol. 37. P. 355–361.
7. Mebes K.H., Filser Ju. Does the species composition of Collembola affect nitrogen turnover? // Applied Soil Ecology. 1998. Vol. 9. P. 241–247.
8. Hattenschwiler S., Tiunov A.V., Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2005. Vol. 36. P. 191–218.
9. Симонов Ю.В. Сравнительная характеристика деятельности микроартропод и микроорганизмов в процессе гумификации лесного опада // Экология. 1989. № 4. С. 28–33.
10. Симонов Ю.В. Зависимость процесса трансформации органического вещества от структуры населения коллембол растительного опада // Биоразнообразии почвенных животных. М., 1999. С. 76–78.
11. Мордкович В.Г., Березина О.Г., Любечанский И.И., Андриевский В.С., Марченко И.И. Трансформация органического вещества почвы сообществом микроартропод в Западно-Сибирской северной тайге // Известия РАН. Серия биологическая. 2006. № 1. С. 95–101.
12. Трофимов С.С., Фаткулин Ф.А. Состав гумуса молодых почв техногенных отвально-карьерных ландшафтов Центрального и Южного Кузбасса // Восстановление

- техногенных ландшафтов Сибири (теория и технология). Новосибирск : Наука, 1977. С. 113–119.
13. *Сукцессии* и биологический круговорот / отв. ред. В.М. Курачев. Новосибирск : Наука, 1993. 157 с.
 14. *Соколов Д.А.* Специфика определения органических веществ педогенной природы в почвах техногенных ландшафтов Кузбасса // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2012. № 2 (18). С. 17–25.
 15. *Scheu S., Theenhaus A., Jones T.H.* Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development // *Oecologia*. 1999. Vol. 199. P. 514–551.
 16. *Ариунушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М. : МГУ, 1970. 488 с.
 17. *Орлов Д.С.* Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М. : Изд-во МГУ, 1990. 325 с.

Поступила в редакцию 15.02.2015 г.; повторно 19.05.2015 г.; принята 03.09.2015 г.

Авторский коллектив:

Беспалов Алексей Николаевич – канд. биол. наук, мл. н. с. лаборатории рекультивации почв Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: A.Bespalov@bk.ru

Любечанский Илья Игоревич – канд. биол. наук, ст. н. с. лаборатории систематики беспозвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: Lubech@rambler.ru

Bespalov AN, Lyubechanskii II Transformation of soil organic matter by microarthropod communities in technogenic soils of Kuzbass. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):6-16. doi: 10.17223/19988591/31/1. In Russian, English summary

Alexey N. Bespalov¹, Ilya I. Lyubechanskii²

¹ *Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

² *Institute of Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

Transformation of soil organic matter by microarthropod communities in technogenic soils of Kuzbass

The aim of our investigation was to compare soil organic matter transformation (humification and mineralization) in technogenic substrates exposed to the presence and absence of microarthropods under different moisture conditions. We supposed that the content of humic and fulvic acids would increase in the samples protected from microarthropod colonization because more microorganisms grow in such samples.

We carried out an investigation in the forest-steppe zone of Kemerovo region (in vicinities of Listvyagi village near Listvyanskii opencast coal mine (53°40' N, 86°54' E). Study sites were situated in the coil quarry abandoned about 30 years ago. One of them was situated in the pit bottom on the inner lake shore and the other - on the inner pit slope 50 m far and 20 m up from the lake. We used two kinds of soil substrate: technogenic eluvium and loess-like loam. Substrates were defaunized, passed through soil sieves and placed into textile bags with mesh 0.06 mm. One set of bags was completely made of the microarthropod-proof gauze, while bags of the other set had a window (1/4 of the total area) of a coarse gauze (1.7 mm mesh), which prevented

the access of mesogeobionts but allowed soil recolonization by microarthropods. The bags were placed in the soil for 125 days. In initial substrates (control) and in exposed samples we measured the content of general organic carbon (C) and fractions of humic and fulvic acids by method of IV Tyurin.

The content of organic carbon in bags of all types which were placed on the slope increased during the experiment. On the contrary, general C content decreased in the bags placed near the lake shore (compared with control samples and with samples placed on the slope). We observed an increase in fulvic acids content in experimental samples, especially from the lake shore (up to 1/3 more). The difference is especially big (twice) in the 3rd fraction of fulvic acids which is more active and has a quicker reaction to the change of soil genesis. General content of organic C decreased in technogenic eluvium bags and increased in loess-like loam bags. Humic acids content in technogenic eluvium bags decreased 2 times. Fulvic acids content increased twice in technogenic eluvium bags and had no change in loess-like loam bags.

We determined that the disturbance of microarthropod community structure had negative impact on intensiveness of humification process. Our hypothesis was right that the restriction of microarthropod access to substrates leads to a change in humus fraction proportion, increasing fulvic acids content and fulvic humus formation. We proved that the presence of microarthropods shifted the process of organic substance destruction to humification. Our experiment showed that technogenic eluvium had a quicker reaction to the absence of microarthropods. This reaction is greater than in loess-like loam. During the experiment we showed that in the moist soil of the lake shore, processes of soil formation and microbial activity are higher than in slope soils. Soils of technogenic landscapes are very young and processes of soil formation in them are weakly regulated, so any kind of change in micro- and mesofaunal communities are able to turn the humification and mineralization processes to the direction unusual for a certain latitudinal zone.

Acknowledgments: The investigation was partly supported by Russian Fund of Basic Research (RFBR), grant No. 12-04-00566-a.

The article contains 1 Table, 2 Figures, 17 References.

Key words: soil invertebrates; soil organic matter; humus; soil quarry dumps.

References

1. Kurcheva GF. Rol' bespozvonochnykh zhivotnykh v razlozhenii dubovogo opada [Role of invertebrates in oak litter decomposition]. *Pochvovedenie*. 1960;4:16-23. In Russian
2. Rakhleeva AA, Semenova TA, Striganova BR, Terekhova VA. Dynamics of zoomicrobial complexes upon decomposition of plant litter in spruce forests of the southern taiga. *Eurasian Soil Science*. 2011;44(1):38-48. doi: [10.1134/S1064229310071026](https://doi.org/10.1134/S1064229310071026)
3. Striganova BR. Pitaniye pochvennykh saprofitov [Feeding of soil saprophages]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 244 p. In Russian
4. Bardgett RD, Chan KF. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*. 1999;31:1007-1014. doi: [10.1016/S0038-0717\(99\)00014-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00014-0)
5. Cragg RG, Bardgett RD. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biology and Biochemistry*. 2001;33:2073-2081.
6. Cassange N, Gers C, Gauquelin T. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France). *Biol. Fertil. Soils*. 2003;37:355-361. doi: [10.1007/s00374-003-0610-9](https://doi.org/10.1007/s00374-003-0610-9)
7. Mebes KH, Filser Ju. Does the species composition of Collembola affect nitrogen turnover? *Applied Soil Ecology*. 1998;9:241-247.

8. Hattenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2005;36:191-218. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932)
9. Simonov YuV. Sravnitel'naya kharakteristika deyatelnosti mikroartropod i mikroorganizmov v protsesse gumifikatsii lesnogo opada [Comparative characteristics of the activity of microarthropods and microorganisms during forest litter humification]. *Ekologiya.* 1989;4:28-33. In Russian
10. Simonov YuV. Zavisimost' protsessa transformatsii organicheskogo veshchestva ot struktury naseleniya kollembol rastitel'nogo opada [Dependence of organic matter transformation process from Collembola population structure of plant litter]. In: *Bioraznoobrazie pochvennykh zhivotnykh* [Biodiversity of soil animals]. Moscow: Nauka Publ.; 1999. pp. 76-78. In Russian
11. Mordkovich VG, Berezina OG, Lyubechanskii II, Marchenko II, Andrievskiy VS. Transformation of soil organic matter in microarthropod community from the northern taiga of West Siberia. *Biology Bulletin.* 2006;33(1):81-86. doi: [10.1134/S1062359006010122](https://doi.org/10.1134/S1062359006010122)
12. Trofimov SS, Fatkulin FA. Sostav gumusa molodykh pochv tekhnogennykh otval'no-kar'ernykh landshaftov Tsentral'nogo i Yuzhnogo Kuzbassa [Composition of young soils humus of technogenic moldboard-mining landscapes of Central and Southern Kuzbass]. In: *Vosstanovlenie tekhnogennykh landshaftov Sibiri (teoriya i tekhnologiya)* [Restoration of technogenic landscapes of Siberia (theory and technology)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. pp. 113-119. In Russian
13. Suktsessii i biologicheskii krugovorot [Successions and the biological cycle]. Kurachev VM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1993. 157 p. In Russian
14. Sokolov DA. Specificity of determination of paedogenic organic substances in soils of man-caused landscapes of Kuzbass. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2012;18(2):17-25. In Russian, English summary
15. Scheu S, Theenhaus A, Jones TH. Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia.* 1999;199:514-551. doi: [10.1007/s004420050817](https://doi.org/10.1007/s004420050817)
16. Arinushkina EV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Guidance on soil chemical analysis]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1970. 488 p.
17. Orlov DS. Gumusovye kisloty pochv i obshchaya teoriya gumifikatsii [Humic soil acids and general theory of humification]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1990. 325 p.

Received 15 February 2015;

Revised 19 May 2015;

Accepted 3 September 2015

Author info:

Bespalov Alexey N, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Recultivation of Soils, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Ac. Lavrentieva Ave, Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: A.Bespalov@bk.ru

Lyubechanskii Ilya I, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Invertebrate Animals Systematics, Institute of Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 930091, Russian Federation.

E-mail: Lubech@rambler.ru

УДК 631.417.2

doi: 10.17223/19988591/31/2

Л.А. Латышева

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

Роль органического вещества илистой фракции в динамике качественного состава гумуса буроземов острова Рейнеке

Показано, что динамика качественного состава гумуса буроземов темных иллювиально-гумусовых острова Рейнеке является отражением количественного перераспределения гранулометрических частиц, и прежде всего ила по почвенному профилю. Рост «фульватизации» гумуса буроземов обусловлен преобладанием фульвокислот в иле и зависит от вклада гумуса илистой фракции в общий баланс углерода в почве. В составе гумуса илистой фракции островных буроземов по сравнению с гумусом почвы отмечается существенное сужение отношения С_к:С_{фк}, уменьшение доли негидролиземого остатка и значительный рост доли фракций агрессивных фульвокислот и фульвокислот свободных и связанных с подвижными полуторными оксидами.

Ключевые слова: буроземы темные иллювиально-гумусовые; гранулометрический состав; гумус илистой фракции; состав гумуса; гумусовые кислоты; динамика.

Введение

В условиях ярко выраженной муссонности климата островных территорий юга Приморья и активного геохимического воздействия моря на процессы почвообразования создаются предпосылки для пептизации и миграции илстых частиц и связанного с ним гумуса в распространенных здесь буроземах. Интенсивность проявления процессов иллювиирования гумуса в профиле данных почв неоднозначна и отражается в показателях группового и фракционного состава их гумуса и внутрипрофильной дифференциации отдельных фракций гумусовых кислот. В последние десятилетия с целью изучения особенностей состава, свойств, динамики углерода активно используют физические методы фракционирования почв. На основании проводимых нами ранее исследований буроземов острова Рейнеке установлены основные закономерности аккумуляции и внутрипрофильного распределения углерода по отдельным гранулометрическим фракциям этих почв [1]. Высокая гумусированность илистой фракции и большая доля последней в составе их почвенного гумуса послужили основанием для изучения качественного состава органического вещества этой фракции.

Оценить роль органического вещества илистой фракции в динамике группового и фракционного состава гумуса буроземов острова Рейнеке является основной целью настоящих исследований.

Материалы и методики исследований

Остров Рейнеке – один из материковых островов Японского моря, расположенный в заливе Петра Великого в 22 км юго-западнее г. Владивостока. Географические координаты острова: 42°54' с.ш., 131°43' в.д. Его площадь составляет около 460 га. Остров сложен верхнепермскими осадочными отложениями, которые прорываются интрузиями гранитов. Для него характерен эрозионно-денудационный низкогорный рельеф с наивысшей отметкой над уровнем моря 148,8 м. Большая часть острова обезлесена. Растительность представлена преимущественно остепненными злаково-разнотравными, травяно-кустарниковыми и древесно-кустарниковыми сообществами с проективным покрытием травостоя 70–90%. Производные широколиственные леса имеют ограниченное распространение – до 11%. Климат острова муссонный, годовое количество осадков варьирует в пределах 720–1050 мм, коэффициент увлажнения более единицы [2].

Объектом исследования послужили буроземы темные иллювиально-гумусовые. Отличительной чертой морфологического строения данных почв является наличие в их профиле мощного, иногда до 50 см и более, иллювиально-гумусового горизонта ВМh1 темно-серого, серого цвета с высоким содержанием гумуса, формирование которого является результатом развития в этих почвах иллювиально-гумусового процесса почвообразования. В пределах острова ареалы этих буроземов выделены под разнотравно-злаковой растительной группировкой с преобладанием в травостое полынни Гмелина (разрез 24) и под грабовым лесом (40–45 лет), сформировавшимся на месте сгоревшего гмелинополынника (разрез 23). Почвообразующие породы представлены гранитами [3–4].

Разрез 24-03. Нижняя часть южного склона, крутизной 5–7°, в 5 м от обрыва к морю. Растительность: злаково-полынная группировка, проективное покрытие 90%, высота травостоя 40–50 см. О (0–2 см) – АU (2–20 см) – ВМh1 (20–63 см) – ВМ (63–109 см) – ВС (109–120 см).

Разрез 23-03. Верхняя часть северного склона самой высокой на острове сопки, крутизной 17°. Растительность: грабовый лес. Формула древостоя: 7Гр1Дм1Кл1Яб. Сомкнутость крон 0,8–0,9; средний диаметр древостоя 8–10 см; высота 10 м. Подлесок очень редкий, травостой развит слабо. Проективное покрытие менее 5%. О (0–4 см) – АU (4–14 см) – ВМh1 (14–43 см) – ВМh1 (43–82 см) – ВС (82–90 см).

В процессе изучения данных буроземов использовали сравнительно-географический, профилльно-генетический и аналитический методы исследований. Гранулометрическое фракционирование почвы проводили методом разминания образца в пастообразном состоянии без применения химических диспергентов [5]. Фракционно-групповой состав гумуса почв и илистой фракции из этих почв определяли по методу Тюрина в модификации Пономаревой и Плотниковой [6].

Результаты исследований и обсуждение

Одним из факторов гумификации, определяющим важнейшие характеристики почвенного гумуса, является ее гранулометрический состав. Роль отдельных гранулометрических фракций в закреплении почвенного гумуса неоднозначна. Исследователи отмечают, что значительная масса органических и органоминеральных соединений сосредоточена в мелкопылеватой и илистой фракциях [7–12]. Качественная оценка органического вещества отдельных гранулометрических фракций ряда типов почв позволила установить, что в почвах, где максимальное содержание гумуса приходится на фракцию ила, в его составе преобладают фульвокислоты, основная часть гуминовых кислот накапливается во фракции мелкой пыли [7, 9–12].

Исследованные буроземы острова Рейнеке относятся к классу тяжелых суглинков и независимо от их геоморфологического положения характеризуются отчетливо выраженным оглинением средней части их профиля. Процессы оглинения выражены сильнее в буроземах гмелинопыльников, формирующихся в зоне активного импульверизационного увлажнения моря (в 5-метровой береговой зоне). Это отчетливо прослеживается по данным внутрипрофильного распределения содержания физической глины и ее составляющей – илистой фракции (табл. 1). Ил играет существенную роль в гумусообразовании, так как аккумулирует от 20 до 60% почвенного гумуса. С глубиной роль илистых частиц в закреплении почвенного гумуса заметно возрастает на фоне уменьшения его содержания во фракции. Проведенная нами ранее оценка распределения гумуса по отдельным гранулометрическим фракциям рассматриваемых почв показала, что в буроземах под лесом отмечается значительное накопление гумуса в илистой фракции по сравнению с грубыми и более тонкими фракциями. В профиле буроземов гмелинопыльников наблюдается иная картина: наиболее активное участие в переносе и отложении органического вещества принимала фракция тонкой пыли [1].

Качественный состав гумуса исследуемых буроземов тесно коррелирует с их гранулометрическим составом, и прежде всего с содержанием ила, уровнем аккумуляции им гумуса.

Для буроземов гмелинопыльников отмечено более высокое содержание гуминовых кислот по всему их профилю по сравнению с буроземами под грабовым лесом (табл. 2). Отличительной особенностью этих буроземов является фульватно-гуматный тип гумуса не только в гумусово-аккумулятивном, но и иллювиально-гумусовом горизонтах. В буроземах под лесом, несмотря на явно выраженные морфологические признаки иллювиирования гумуса в горизонте *BMhi*, содержание гумуса в этом горизонте значительно ниже, и он имеет более фульватный состав.

Интенсивный и стабильный процесс новообразования гуминовых кислот и формирования их подвижных форм в буроземах острова обуславливает доминирование ГК-1 в составе их гуминовых кислот.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Содержание физической глины, ила и гумуса
в почве и илистой фракции из этих почв**
[The content of physical clay, clay fraction and humus in the bulk soil mass and in the clay]

№ разреза [Pit number]	Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	Содержание фракций, % [Fraction content, %]		Гумус по Тюрину, % [Humus by Tyurin, %]	Гумус илистой фракции, % [Humus in clay fraction, %]	
			<0,01	<0,001		От веса фракции [From fraction weight]	От валового содержания в почве [From total humus content]
23-03	AU	4-14	41,77	12,83	17,12	25,52	19,13
	BMhi	14-43	50,47	17,34	3,14	8,10	44,73
	BMhi	43-82	34,60	10,80	1,78	7,69	46,66
	BC	82-90	33,42	12,34	1,76	7,07	54,53
24-03	AU	2-20	43,39	17,19	9,33	13,45	24,78
	BMhi	20-40	52,93	24,89	11,67	13,62	29,05
	BMhi	40-63	59,10	35,95	5,79	7,76	48,18
	BM	63-109	18,30	8,67	0,53	3,67	60,04
	BC	109-120	19,26	7,99	0,47	3,65	62,05

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Качественный состав гумуса буроземов о. Рейнеке
(числитель – % от веса почвы, знаменатель – % от C_{общ})
[Fractional and group composition of burozem of Reineke Island humus
(numerator – % of soil weight, denominator – % of C_{total})]

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	C _{общ} ^p % [C _{total} ^p %]	Гуминовые кислоты [Humic acids]				Фульвокислоты [Fulvic acids]					НО* [NR]	C _{гк} / C _{фк} [C _{ha} / C _{fa}]
		1	2	3	Σ	1a	1	2	3	Σ		
Бурозем темный иллювиально-гумусовый, разрез 24-02 [Dark humus-illuvial burozem, pit 24-02]												
AU 2,5-20	5,41	<u>1,37</u> 26,32	<u>0,21</u> 3,88	<u>0,30</u> 5,55	<u>1,88</u> 34,75	<u>0,24</u> 4,44	<u>0,40</u> 15,53	<u>0,26</u> 4,81	<u>0,15</u> 2,77	<u>1,49</u> 27,54	<u>2,04</u> 37,71	1,26
BMhi 25-35	6,77	<u>1,40</u> 20,68	<u>0,59</u> 8,71	<u>0,33</u> 4,87	<u>2,32</u> 34,27	<u>0,36</u> 5,32	<u>0,81</u> 11,96	<u>0,61</u> 9,01	<u>0,50</u> 7,39	<u>2,28</u> 33,68	<u>2,17</u> 32,05	1,02
BMhi (пятно) 40-50 [spot]	6,57	<u>0,67</u> 10,20	<u>0,49</u> 7,46	<u>0,23</u> 3,50	<u>1,39</u> 21,16	<u>0,40</u> 6,09	<u>0,35</u> 5,33	<u>0,24</u> 3,65	<u>0,45</u> 6,85	<u>1,44</u> 21,92	<u>3,74</u> 56,93	0,97
BMhi (фон) 40-50 [fond]	3,36	<u>0,84</u> 25,00	<u>0,38</u> 11,36	<u>0,23</u> 6,85	<u>1,45</u> 43,15	<u>0,32</u> 9,52	<u>0,36</u> 10,71	<u>0,30</u> 8,93	<u>0,48</u> 14,29	<u>1,46</u> 43,45	<u>0,45</u> 13,39	0,99
Бурозем темный иллювиально-гумусовый, разрез 23-02 [Dark humus-illuvial burozem, pit 23-02]												
AU 5-16	9,93	<u>1,41</u> 14,20	<u>0,58</u> 5,84	<u>1,07</u> 10,78	<u>3,06</u> 30,81	<u>0,29</u> 2,92	<u>1,04</u> 10,47	<u>0,80</u> 8,06	<u>0,51</u> 5,14	<u>2,64</u> 26,58	<u>4,23</u> 42,60	1,16
BMhi 25-35	1,82	<u>0,41</u> 22,53	<u>0,17</u> 9,34	<u>0,14</u> 7,69	<u>0,72</u> 39,56	<u>0,45</u> 24,72	<u>0,19</u> 10,44	<u>0,05</u> 2,75	<u>0,19</u> 10,44	<u>0,88</u> 48,35	<u>0,22</u> 12,09	0,82
BMhi 45-55	1,03	<u>0,24</u> 23,3	<u>0,10</u> 9,71	<u>0,07</u> 6,80	<u>0,41</u> 39,81	<u>0,23</u> 22,33	<u>0,04</u> 3,88	<u>0,01</u> 0,97	<u>0,16</u> 15,33	<u>0,54</u> 52,43	<u>0,08</u> 7,78	0,76

* НО – негидролизующий остаток [NR - nonhydrolyzed residue].

Особенности профильной дифференциации отдельных фракций гуминовых кислот: ГК-1, ГК-2 и ГК-2 в сочетании с ФК-2 отражают различную интенсивность развития иллювиально-гумусового процесса почвообразования в исследуемых буроземах. Степень подвижности гумуса по профилю возрастает при переходе от буроземов под лесом к буроземам гмелинополынных. Это наглядно иллюстрируется повышенными данными по содержанию гуминовых кислот ГК-1, ГК-2 и ГК-2+ФК-2 в нижней части горизонта ВМh1 буроземов гмелинополынных. Следствием усиления процессов иллювиирования гумуса в профиле данных почвах является увеличение запасов гумуса в метровой толще до 549,93 т/га против 383,6 т/га в буроземах под лесом.

Особенностью буроземов темных иллювиально-гумусовых является наличие потечных языковатых гумусовых затеков и пятен в горизонте ВМh1. Качественный состав этого гумуса характеризуется значительным падением доли ГК и ФК по сравнению с фоновым горизонтом и ростом доли фракций ГК-2 до 35,50% против 26,21% фона в составе их гуминовых кислот. Тип гумуса гуматно-фульватный, отношение С_{гк}/С_{фк} близко к гумусу горизонта. Рост содержания гумуса гумусового пятна почти в два раза по сравнению с фоном происходил в первую очередь за счет углерода негидролизуемого остатка, доля которого в составе его гумуса возрастает до 57%.

При сопоставлении качественного состава гумуса почвы и илистой фракции из этих почв отмечено значительное увеличение доли фульвокислот в составе гумуса ила (табл. 3), явно выраженный гуматно-фульватный и фульватный тип гумуса. Так, если в гумусе почв в ряду бурозем гмелинополынных – бурозем под лесом отношение С_{гк}/С_{фк} составляло 1,26/1,16 в гумусово-аккумулятивном горизонте, то в гумусе ила в том же горизонте этот показатель сузился до 0,62/0,55 соответственно. Такой же характер различий отмечен и в иллювиально-гумусовых горизонтах данных почв. Обращает на себя внимание слабая степень закрепления илом гуматов, о чем свидетельствует невысокое содержание ГК-2 в составе его гумусовых кислот (6–11%). Среди гуминовых кислот ила преобладали его подвижные формы (73–86% от С_{гк}). Зафиксированный в илстых частицах данных почв рост содержания гумуса по сравнению с почвой происходил в основном за счет существенного увеличения доли группы ФК, а именно их слабозакрепленных фракций – ФК-1a+1. Содержание этих фракций в иле буроземов почти в два раза превышает их содержание в составе гумуса почвы.

Наряду с этим, доля негидролизуемого остатка в составе гумуса ила падает по сравнению с почвой в целом. Лишь только в нижней части профиля буроземов под лесом зафиксировано незначительное превышение этого показателя над почвой, что указывает на то, что гумин здесь состоит в основном из гуминовых кислот, прочно связанных с минеральной частью почвы. В то время как в составе гумина верхней части их профиля значительно участие не полностью гумифицировавшихся и обуглившихся растительных остатков, которые попадают в более крупные фракции.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Качественный состав гумуса илстой фракции буроземов о. Рейнеке
(числитель – % от веса фракции, знаменатель – % от C_{общ})
[Fractional and group composition of humus in the clay fraction of burozem
of Reineke Island (numerator - % of soil weight, denominator - % of C_{total})]

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	C _{общ} , % [C _{total} , %]	Гуминовые кислоты [Humic acids]				Фульвокислоты [Fulvic acids]				НО [NR]*	C _{гк} / C _{фк} [C _{ha} / C _{fa}]
		1	2	3	Σ	1a+1	2	3	Σ		
Бурозем темный иллювиально-гумусовый, разрез 24-02 (фракция < 0,001) [Dark humus-illuvial burozem, pit 24-02 (fraction < 0,001)]											
AU 0,5–8(15)	7,80	<u>2,23</u> 28,90	<u>0,23</u> 2,90	<u>0,13</u> 1,70	<u>2,59</u> 33,21	<u>3,02</u> 38,71	<u>0,18</u> 2,10	<u>0,63</u> 8,80	<u>3,83</u> 49,10	<u>1,38</u> 17,69	0,68
BMhi 25–35	7,9	<u>1,78</u> 22,53	<u>0,20</u> 2,53	<u>0,17</u> 2,15	<u>2,15</u> 27,22	<u>3,15</u> 39,70	<u>0,40</u> 5,00	<u>0,69</u> 8,30	<u>4,14</u> 52,41	<u>1,66</u> 21,01	0,51
BMhi (фон) 40–50 [backg- round]	4,5	<u>1,06</u> 23,56	<u>0,12</u> 2,67	<u>0,06</u> 1,33	<u>1,24</u> 27,56	<u>2,03</u> 45,11	<u>0,20</u> 4,44	<u>0,71</u> 15,78	<u>2,94</u> 65,33	<u>0,32</u> 7,11	0,42
Бурозем темный иллювиально-гумусовый, разрез 23-02 (фракция < 0,001) [Dark humus-illuvial burozem, pit 23-02 (fraction < 0,001)]											
AU 0,5–8(15)	14,80	<u>3,24</u> 21,89	<u>0,45</u> 3,04	<u>0,32</u> 2,16	<u>4,01</u> 27,09	<u>4,65</u> 31,42	<u>0,57</u> 3,85	<u>1,74</u> 11,76	<u>6,96</u> 47,02	<u>3,83</u> 25,88	0,58
BMhi 25–35	4,70	<u>0,95</u> 20,20	<u>0,15</u> 3,19	<u>0,22</u> 4,68	<u>1,32</u> 28,09	<u>1,98</u> 42,13	<u>0,18</u> 3,82	<u>0,70</u> 14,89	<u>2,86</u> 59,79	<u>0,52</u> 11,06	0,46
BMhi 45–55	4,46	<u>0,90</u> 20,18	<u>0,12</u> 2,69	<u>0,21</u> 4,71	<u>1,23</u> 27,58	<u>1,92</u> 43,05	<u>0,18</u> 4,04	<u>0,68</u> 15,25	<u>2,78</u> 62,33	<u>0,45</u> 10,09	0,44

* НО – негидролизуемый остаток [NR - nonhydrolyzed residue].

Отмеченное ослабление признака гуматности гумуса в средней части профиля буроземов под лесом по сравнению с буроземами гмелинополынных связано, прежде всего, с увеличением в общем содержании их гумуса относительной доли гумуса илстой фракции (44,7%), характеризующейся отчетливо выраженным фульватным составом.

Заключение

Проведенный сравнительный анализ качественного состава гумуса буроземов острова Рейнеке в почве в целом и в илстой фракции и в илстой фракции из этих почв позволил выявить их существенные отличия. Состав гумуса ила характеризуется большим относительным и абсолютным содержанием фульвокислот, явно выраженным фульватным составом гумуса, значительно меньшей долей гуматов и величины негидролизуемого остатка по сравнению с гумусом почвы. Поточный гумус гумусового пятна имеет осо-

бый качественный состав. Наблюдается значительный рост доли негидролизующего остатка и уменьшение содержания групп ФК и ГК по сравнению с гумусом фонового горизонта. В составе гуминовых кислот заметно возрастает доля гуматов (ГК-2), а ГК-1 падает. В процессе миграции по почвенному профилю вместе с илистыми частицами из гумусового горизонта будут удаляться в основном подвижные фракции гумусовых кислот, а с потечным гумусом – вещества негидролизующего остатка.

Одной из причин разнообразия в составе органического вещества одного и того же типа или подтипа почв является различие в их гранулометрическом составе и, в частности, в содержании ила как фракции, аккумулирующей значительную часть почвенного гумуса. Обнаруженные различия в закреплении и накоплении органического вещества илистой фракцией исследованных буроземов закономерным образом проявились в показателях качественного состава их гумуса. Установлено, что рост фульватизации гумуса островных буроземов предопределяется преобладанием фульвокислот в иле и зависит преимущественно от вклада гумуса илистой фракции в общее содержание углерода в почве.

Литература

1. Латышева Л.А. Органическое вещество отдельных гранулометрических фракций и его роль в антропогенной динамике буроземов острова Рейнеке // Вестник КрасГАУ. 2013. № 1. С. 35–39.
2. Ластовецкий Е.И., Якунин Л.П. Гидрометеорологическая характеристика Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 18–33.
3. Пиеничникова Н.Ф., Пиеничников Б.Ф., Латышева Л.А. Эволюция почв острова Рейнеке // Сохраним почвы России: материалы докл. V Всерос. съезда общ-ва почв. им. В.В. Докучаева (Ростов-на-Дону, 18–23 авг., 2008). Ростов н/Д : ЗАО «Ростиздат», 2008. С. 353.
4. Латышева Л.А. Морфологическое разнообразие буроземов прибрежно-островной зоны юга Приморья // Вестник КрасГАУ. 2008. № 4. С. 45–50.
5. Айдинян Р.Х. Выделение почвенных коллоидов без химической обработки // Коллоидный журнал. 1947. Т. 9, вып. 1. С. 3–12.
6. Пономарева В.В., Плотникова Т.А. Гумус и почвообразование. Л.: Наука, 1980. 221 с.
7. Ахтырцев Б.П., Яблонских Л.А. Зависимость состава гумуса от гранулометрического состава в почвах лесостепи // Почвоведение. 1986. № 7. С. 114–120.
8. Крыщенко В.С., Кузнецов Р.В., Самохин А.П. Взаимосвязь между гумусностью почв и их гранулометрическим составом // Изв. вузов. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. 1999. № 2. С. 54–60.
9. Кузьмин В.А. Органическое вещество механических фракций дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом // Почвоведение. 1969. № 6. С. 3–11.
10. Овчинникова М.Ф. Состав и свойства гумусовых веществ различных гранулометрических фракций эродированной дерново-подзолистой почвы // Агрохимия. 2010. № 5. С. 13–21.
11. Тищенко С.А., Безуглова О.С. Гумусное состояние почв локально переувлажненных ландшафтов нижнего Дона // Почвоведение. 2012. № 2. С. 156–165.

12. Трофименко К.И., Кизяков Ю.Е. Органическое вещество отдельных гранулометрических фракций основных типов почв Предкавказья // Почвоведение. 1967. № 2. С. 82–90.

Поступила в редакцию 15.04.2015 г.; повторно 10.08.2015 г.; принята 03.09.2015 г.

Латышева Лариса Алексеевна – н.с. лаборатории биогеографии и экологии Тихоокеанского института географии ДВО РАН (г. Владивосток, Россия).
E-mail: l.a.lat@mail.ru

Latyшева LA. The role of clay fraction organic matter in the dynamics of the qualitative composition of humus burozems of Reineke Island. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):17-26. doi: 10.17223/19988591/31/2. In Russian, English summary

Larisa A. Latysheva

Pacific Institute of Geography, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Primorskiy Krai, Russian Federation

The role of clay fraction organic matter in the dynamics of the qualitative composition of humus burozems of Reineke Island

A high monsoon of island ecosystems climate and active geochemical impact of the sea on their territory creates preconditions for peptization and migration of clay particles of soils and humus bound with it. The development of this process results in formation of dark humus-illuvial burozems by the presence of the illuvial-humic BMhi horizon, with a high level of humus content, in their profile. The aim of this work was to identify the role of humus clay fraction in the dynamics of humus content and composition in these soils. For this, we studied qualitative composition of humus both in the bulk soil mass and in the clay fraction.

We investigated dark humus-illuvial burozems occurring under sagebrush (pit 24) and under forest (pit 23) on Reineke Island. These soils are characterized by argillization of the middle part of their profile. It is the most clearly seen in the burozems, forming under active geochemical influence of the sea (pit 24). The content of physical clay and clay fractions in these burozems is higher than in burozems under forest. Despite a lower content of clay fraction in horizon BMhi burozems under forest, it accumulates 45% of the soil humus against 29% in the burozems under sagebrush.

In the fractional composition of the humus in the burozems under sagebrush levels of humic acids is higher in the whole profile than that in the burozems under forest. The distinctive trait of the group composition of these burozems humus is fulvate-humate type of humus in humus-illuvial horizon BMhi. In the burozems under forest, humic acid predominated over fulvic acid in humus composition only in AU horizon. The specificity of the profile distribution of black humic acids (HA-2) and brown humic acids (HA-1) in these soils, resulting from different intensity of development of humus-illuvial processes of soil forming. The rates of mobility of all the said fractions accrued from burozems under forest to burozems under sagebrush. It is illustrated by profile distribution of their relative levels. As a result, the humus reserves in the 0-100 s thick in these soils increased to 550t/ha against 383t/ha in the burozems under forest.

The feature of the morphological structure of dark humus-illuvial burozems is presence in their profile of tongue-shaped pockets of humus in the upper part of the BMhi horizon. Humus composition of this spot is characterized by increased concentration of nonhydrolyzable residue and a lower content of humic acids compared

to the background horizon. Wherein in the composition of humic acids the portion of black humic acids increased and the portion of the first fraction decreased.

The composition of humus in the clay fraction is characterized by a considerably higher relative content of fulvic acids (particularly, “aggressive” fraction) and a lower content of humin fraction, as compared with the humus in the bulk soil mass. The content of humic acids is very low, and this reflects a significant decrease in the $C_{ha}:C_{fa}$ ratio. Thus, the increase in the content of fulvic acids (fulvatization) in the studied burozems is mainly due to their accumulation in the clay fraction and depends on the contribution of clay fraction humus in the total carbon content in the soil.

The article contains 3 Tables, 12 References.

Key words: dark humus-illuvial burozem; particle-size composition; humus of clay fraction; humus composition; humic acid; dynamics.

References

1. Latysheva LA. Organic matter of separate granulometric fraction and its role in anthropogenic dynamics of burozem humus status of Reineke Island. *Vestnic KrasGAU*. 2013;1:35-39. In Russian
2. Lastovetskiy EI, Yakunin LP. Gidrometeorologicheskaya kharakteristika Dal'nevostochnogo gosudarstvennogo morskogo zapovednika [Hydrometeorological characteristics of the Far Eastern State Marine Reserve]. In: *Tsvetkovye rasteniya ostrovov Dal'nevostochnogo morskogo zapovednika* [Flowering plants of the Far Eastern Islands Marine Reserve]. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Publ.; 1981. pp. 18-33. In Russian
3. Pshenichnikova NF, Pshenichnikov BF, Latysheva LA. Evolyutsiya pochv ostrova Reyneke. [Evolution of the soils of Reineke Island]. In: *Sokhranim pochvy Rossii. Materialy dokl. V Vserossiyskogo s'ezda obshch-va pochv. im. VV Dokuchaeva* [Preserving soils of Russia. Proc. of the V Congress of VV Docuchaev All-Russian Society of Soil Scientists] (Rostov-on-Don, 18-23 aug., 2008). Rostov-na-Donu: ZAO Rosizdat Publ.; 2008. pp. 353. In Russian
4. Latysheva LA. Morphological diversity of burozems of the maritime-island in the south of Primorskii Krai. *Vestnic KrasGAU*. 2008;4:45-50. In Russian
5. Aydiyanyan RKh. Vydelenie pochvennykh kolloidov bez khimicheskoy obrabotki [Extraction of soil colloids without chemical treatment]. *Kolloidnyy zhurnal*. 1947;9(1):3-12. In Russian.
6. Ponomareva VV, Plotnikova TA. Gumus i pochvoobrazovanie [Humus and soil formation]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 221 p. In Russian
7. Akhtyrtsev BP, Yablonskikh LA. Zavisimost' sostava gumusa ot granulometricheskogo sostava v pochvakh lesostepi [Dependence of the humus composition on granulometric composition in forest-steppe soils]. *Pochvovedenie*. 1986;7:114-120. In Russian
8. Kryshchenko VS, Kuznetsov RV, Samokhin AP. Vzaimosvyaz' mezhdu gumusnost'yu pochv i ikh granulometricheskim sostavom. [Interdependence between soil humus and particle-size composition]. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Severo-Kavkazskiy region. Seriya: Estestvennye nauki*. 1999;2:54-60. In Russian
9. Kuz'min VA. Organicheskoe veshchestvo mekhanicheskikh fraktsiy dernovo-podzolistykh pochv so vtorym gumusovym gorizontom [Organic matter of mechanical fractions of OB-Angara inter-fluve soddy-podzolic soils with second humus horizon]. *Pochvovedenie*. 1969;6:3-11. In Russian
10. Ovchinnikova MF. Composition and properties of humic substances in different particle-size fractions from eroded soddy-podzolic soil. *Agrokhimiya*. 2010;5:13-21. In Russian

11. Tishchenko SA, Bezuglova OS. The humus state of the soils of locally hydromorphic landscapes in the lower reaches of the Don River. *Eurasian Soil Science*. 2012;2:132-140. doi: [10.1134/S1064229312020135](https://doi.org/10.1134/S1064229312020135)
12. Trofimenko KI, Kizyakov YuE. Organicheskoe veshchestvo otdel'nykh granulometricheskikh fraktsiy osnovnykh tipov pochv Predkavkaz'ya [Organic matter of separate particle-size fraction in the main soils of Ciscaucasus]. *Pochvovedenie*. 1967;2:82-90. In Russian

Received 15 April 2015;

Revised 10 August 2015;

Accepted 3 September 2015

Author info:

Latysheva Larisa A, Researcher, Laboratory of Biogeography and Ecology, Pacific Institute of Geography, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 7 Radio Str., Vladivostok 690041, Primorskii Krai, Russian Federation.

E-mail: l.a.lat@mail.ru

БОТАНИКА

УДК 582.977:574.3

doi: 10.17223/19988591/31/3

О.А. Каримова, А.Н. Мустафина, Л.М. Абрамова

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, г. Уфа, Россия

Современное состояние и виталитетная структура природных популяций редкого вида *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. на Южном Урале

*С использованием морфометрических методов проанализировано состояние 16 ценопопуляций редкого вида *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult., находящегося в Республике Башкортостан на северной и восточной границе ареала. Проведенный дисперсионный анализ показал статистически значимое влияние фактора условий экотопа (включая антропогенное нарушение) на все изученные признаки растений (уровень факторизации составил от 15 до 53%, $p < 0,001$). По большинству параметров как вегетативной, так и генеративной сфер лидирует ценопопуляция 4, находящаяся на ненарушенном склоне шихана, где, по-видимому, формируются наиболее благоприятные условия произрастания растений. Минимальные значения по всем параметрам отмечены в ценопопуляции 2, сильно нарушенной выпасом скота. В девяти цветущих ценопопуляциях отмечено преобладание особей высшего класса, они приурочены к ненарушенным или слабо нарушенным местообитаниям, остальные ценопопуляции отнесены к депрессивным.*

Ключевые слова: *Cephalaria uralensis*; редкий вид; Южный Урал; ценопопуляция; морфометрические параметры; виталитет.

Введение

Изучение редких видов растений на границах их распространения – важная и актуальная задача современной ботаники и охраны растений. Окраинные популяции в силу специфических особенностей (географическая изоляция, ограниченные условия для произрастания, гибридогенные процессы и т.д.), как правило, обладают своеобразием структуры, внутренней организации и экологии, а также морфологии и генетики особей [1, 2]. При работе с редкими видами растений морфометрические методы являются одним из основных способов получения репрезентативного объема данных об особях растений и состоянии конкретных популяций, произрастающих в разных экологических условиях и находящихся под разной степенью антропогенного воздействия. В последние годы мы проводим исследования особенно-

стей организации популяций малоизученных редких видов Южного Урала (в пределах Республики Башкортостан и прилегающих к этой территории сопредельных областях). В результате исследований оценивается состояние вида в регионе и составляются рекомендации по совершенствованию его охраны [3–8].

К редким видам в Республике Башкортостан (РБ) принадлежит *Cephalaria uralensis* (головчатка уральская) – малоизученный вид, находящийся на северной и восточной окраине ареала. Включен в «Красную книгу РБ» [9], где отнесен к категории III – редкий вид, также включен в Красный список МСОП (R) [10], красные книги Самарской области [11], охраняется в Саратовской области [12], нуждается в особом контроле за состоянием в Ульяновской области [13]. Субэндем степной зоны Восточной Европы, распространенный в Восточной Европе (юг), на Кавказе (север), в Западной Сибири (юго-запад). В РБ известен в степной и лесостепной зонах Башкирского Предуралья. Произрастает в каменистых степях, изредка в зарослях степных кустарников. Местобитания приурочены к органогенно-щебнистым и маломощным, часто эродированным, черноземовидным, хрящеватым почвам; предпочитает карбонатные породы (известняки, гипсы и пр.) [9].

Цель работы – изучение морфометрических параметров и выявление виталитетной структуры ценопопуляций (ЦП) *Cephalaria uralensis* в Республике Башкортостан.

Материалы и методики исследования

Cephalaria uralensis (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. – многолетнее стержнекорневое травянистое растение семейства Dipsacaceae, 20–90 см высотой. Стебель в нижней части округлый, покрытый оттопыренными волосками, в верхней части ребристый, почти голый. Прикорневые листья редко цельные, ланцетные или продолговатые; стеблевые перисто-надрезанные, доли верхних листьев почти линейные, с обеих сторон щетинистые. Головки шаровидные, на длинных ножках. Цветки бледно-желтые. Плод – опушенная 4-гнездная ребристая семянка [9].

В 2014 г. проведено обследование степной зоны Предуралья РБ на территории 8 административных районов республики, в общей сложности на протяжении свыше 300 км. Для выполнения цели исследования заложена географическая трансекта от самого северного местонахождения вида в Предуралье (Давлекановский р-н) до юга Куюргазинского р-на РБ. В результате выявлены и изучены 16 ценопопуляций *C. uralensis*. Название ценопопуляций (ЦП) давалось по ближайшему к ней населенному пункту или географическому объекту (рис. 1).

Изучение морфометрии в природных условиях проводилось согласно методу В.Н. Голубева [14] на 25 среднегенеративных особях во всех 16 популяциях *C. uralensis*. Наблюдения и измерения проводились в фазе цветения,

при этом учитывались следующие параметры: число генеративных побегов на 1 растение, шт., – Ngs; число вегетативных побегов на 1 растение, шт., – Nvs; высота генеративного побега, см, – h; диаметр стебля, см, – d; число листьев на одном генеративном побеге, шт., – NI; длина листа, см, – LI; ширина листа, см, – SI; число корзинок на один побег, шт., – Ni; диаметр соцветия, см, – di; длина цветка, см, – Lfl; ширина цветка, см, – Sfl. Статистический анализ проведен в MS Excel 2010 и с помощью пакета статистических программ StatSoft STATISTICA 6.0 с использованием стандартных показателей [15–17].

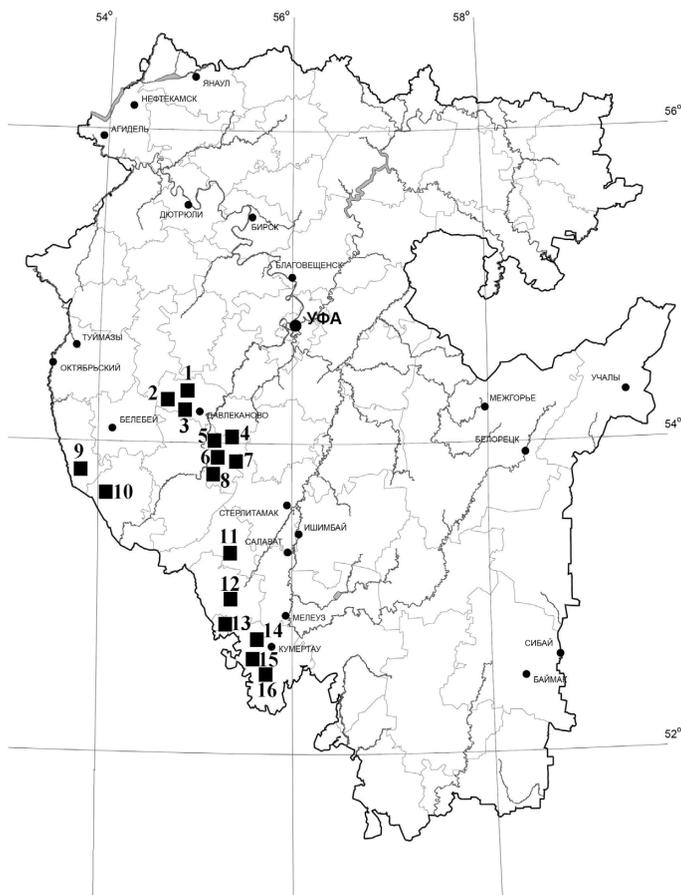


Рис. 1. Схема расположения ценопопуляций *Cephalaria uralensis* на территории Республики Башкортостан
 [Fig. 1. The scheme of disposition of *Cephalaria uralensis* cenopopulations in the Republic of Bashkortostan]

Методика оценки виталитетного состава основана на дифференциации растений одного онтогенетического состояния на классы виталитета. В качестве объектов виталитетного анализа использовались растения

средневозрастного генеративного онтогенетического состояния, которое в наибольшей степени влияет на самоподдержание ценопопуляции. Предварительно проведены факторный и корреляционный анализы, которые позволили выделить среди биометрических показателей детерминирующий комплекс признаков. Для обработки полученных данных составлены виталитетные спектры, отражающие соотношения растений высшего (*a*), промежуточного (*b*) и низшего (*c*) классов виталитета [18], а также определены индекс качества ценопопуляции и виталитетные типы – процветающие, равновесные, депрессивные.

Результаты исследования и обсуждение

Локализация изученных ценопопуляций *C. uralensis* приведена на рис. 1. Характеристика местообитаний вида и основных параметров ценопопуляций:

1 – Кирово: вершина шихана, пастбище, плотность 2,2 экз./м², ОПП травостоя 80%.

2 – Таштубе: юго-западный склон горы, подножье, уклон 1–3°, пастбище, плотность 3,9 экз./м², ОПП травостоя 80%.

3 – Уртатау: вершина горы, западный склон 20–25°, не используется, плотность 3,7 экз./м², ОПП травостоя 80%.

4 – Шишма: западный склон шихана, 10–15°, не используется, плотность 5,1 экз./м², ОПП травостоя 85%.

5 – Чураево: подножье горы, склон 15–20, сбитое пастбище, плотность 4,8 экз./м², ОПП травостоя 75%.

6 – Кипчак-Аскароро: плоская вершина холма, не используется, плотность 4,3 экз./м², ОПП травостоя 100%.

7 – Пикарская: нижняя часть северного склона горы 10–15°, пастбище, плотность 10,3 экз./м², ОПП травостоя 100%.

8 – Нарыстау: верхняя часть юго-западного склона горы 20°, сбитое пастбище, плотность 4,4 экз./м², ОПП травостоя 70%.

9 – Атамкуль: вершина южного склона горы 35°, пастбище, плотность 2,4 экз./м², ОПП травостоя 75%.

10 – Шомыртылы: вершина склона 15°, обочина дороги, пастбище, плотность 5,0 экз./м², ОПП травостоя 80%.

11 – Бахча: плоская вершина склона, обочина дороги, не используется, плотность 6,2 экз./м², ОПП травостоя 90%.

12 – Михайловка: верхняя часть юго-западного склона горы 20°, пастбище, плотность 3,5 экз./м², ОПП травостоя 70%.

13 – Юлдашево: вершина южного склона 15°, сенокос, плотность 5,0 экз./м², ОПП травостоя 85%.

14 – Лена: нижняя часть южного склона горы 15°, пастбище, плотность 4,1 экз./м², ОПП травостоя 80%.

15 – Холодный Ключ: вершина западного склона 15–20°, обочина дороги, не используется, плотность 4,2 экз./м², ОПП травостоя 80%.

16 – Молоканово: вершина холма, восточный склон 5–10°, пастбище, плотность 6,4 экз./м², ОПП травостоя 60%.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Оценка влияния условий местообитания на морфометрические
параметры *Cephalaria uralensis* в ценопопуляциях**
[Assessment of the influence of habitat conditions on *Cephalaria uralensis*
morphometric parameters in cenopopulations]

№ ЦП [№ CP]	Средние значения морфометрических параметров [Mean values of morphometric parameters]										
	Ngs	Nvs	h	d	NI	LI	SI	Ni	di	Lfi	Sfi
Сила влияния фактора [Force of factor influence]	0,34	0,15	0,42	0,42	0,53	0,48	0,30	0,29	0,40	0,22	0,28
1	3,0 ±0,25	2,1 ±0,31	80,2 ±0,99	0,3 ±0,01	10,9 ±0,20	14,7 ±0,24	6,1 ±0,18	6,2 ±0,32	3,4 ±0,03	1,4 ±0,02	1,0 ±0,01
2	3,7 ±0,26	2,6 ±0,29	65,1 ±1,27	0,3 ±0,01	8,3 ±0,32	11,6 ±0,29	4,7 ±0,17	4,6 ±0,36	3,4 ±0,04	1,4 ±0,02	1,0 ±0,02
3	5,7 ±0,42	3,4 ±0,45	74,0 ±1,35	0,3 ±0,01	11,2 ±0,23	14,3 ±0,24	5,0 ±0,16	5,5 ±0,33	3,2 ±0,03	1,4 ±0,03	1,0 ±0,03
4	6,1 ±0,41	3,0 ±0,34	90,1 ±1,71	0,4 ±0,01	12,4 ±0,16	17,5 ±0,32	6,3 ±0,19	6,1 ±0,35	3,5 ±0,02	1,6 ±0,02	1,1 ±0,01
5	3,4 ±0,34	2,4 ±0,28	72,4 ±1,26	0,3 ±0,01	12,0 ±0,20	13,1 ±0,39	5,4 ±0,19	4,4 ±0,24	3,5 ±0,02	1,4 ±0,02	1,1 ±0,02
6	2,5 ±0,12	2,4 ±0,28	85,9 ±1,15	0,3 ±0,01	12,6 ±0,18	16,3 ±0,23	4,9 ±0,10	4,0 ±0,27	3,4 ±0,04	1,5 ±0,03	1,0 ±0,02
7	6,2 ±0,46	3,2 ±0,19	84,4 ±1,87	0,4 ±0,01	11,7 ±0,19	15,5 ±0,28	6,3 ±0,19	6,2 ±0,37	3,6 ±0,02	1,5 ±0,02	1,2 ±0,02
8	4,5 ±0,34	2,2 ±0,23	65,7 ±1,84	0,3 ±0,01	10,7 ±0,23	12,8 ±0,40	5,7 ±0,16	5,2 ±0,36	3,2 ±0,03	1,3 ±0,03	1,0 ±0,02
9	3,1 ±0,35	1,1 ±0,19	69,4 ±2,31	0,3 ±0,01	10,6 ±0,25	13,5 ±0,57	5,2 ±0,24	4,9 ±0,29	43,3 ±0,04	1,5 ±0,02	1,1 ±0,02
10	2,6 ±0,16	2,6 ±0,35	72,4 ±2,10	0,3 ±0,01	11,5 ±0,27	14,8 ±0,19	5,4 ±0,13	5,7 ±0,36	3,3 ±0,05	1,5 ±0,03	1,1 ±0,02
11	3,8 ±0,32	2,0 ±0,19	83,2 ±1,85	0,4 ±0,01	12,3 ±0,15	16,7 ±0,34	6,5 ±0,21	7,6 ±0,46	3,5 ±0,03	1,5 ±0,02	1,1 ±0,02
12	3,0 ±0,28	1,4 ±0,18	77,4 ±2,00	0,3 ±0,01	11,8 ±0,16	14,9 ±0,30	5,2 ±0,16	4,8 ±0,39	3,3 ±0,03	1,5 ±0,01	1,1 ±0,02
13	3,3 ±0,19	1,9 ±0,15	80,8 ±0,94	0,3 ±0,01	12,2 ±0,11	16,1 ±0,20	6,4 ±0,13	7,0 ±0,35	3,5 ±0,02	1,4 ±0,02	1,0 ±0,02
14	3,9 ±0,28	1,6 ±0,22	78,6 ±1,47	0,3 ±0,01	12,1 ±0,08	16,0 ±0,27	6,0 ±0,15	6,4 ±0,28	3,4 ±0,03	1,4 ±0,02	1,1 ±0,02
15	3,9 ±0,31	2,4 ±0,23	74,3 ±1,89	0,3 ±0,01	11,9 ±0,22	15,0 ±0,36	6,2 ±0,17	6,0 ±0,54	3,4 ±0,02	1,5 ±0,02	1,0 ±0,02
16	4,9 ±0,39	2,0 ±0,18	74,6 ±1,50	0,3 ±0,01	13,2 ±0,20	14,7 ±0,23	6,1 ±0,13	8,7 ±0,49	3,5 ±0,03	1,5 ±0,01	1,2 ±0,01

Общая плотность в ЦП *C. uralensis* варьирует от 2,2 до 10,3 экз./м². Максимальные значения показателей плотности имеет ЦП 7, высокие значения отмечены также в ЦП 11 и 16. Минимальные значения плотности отмечены в ЦП 1 и 9, расположенных на вершинах шиханов с высокой пастбищной нагрузкой на травостой.

Результаты изучения морфометрических параметров в 16 ценопопуляциях *C. uralensis* представлены в табл. 1. По большинству параметров как вегетативной, так и генеративной сфер лидирует ЦП 4, находящаяся на ненарушенном склоне шихана в Давлекановском районе РБ, где, по-видимому, формируются наиболее благоприятные условия произрастания растений. Также высокие значения параметров имеют ЦП 6, 7 и 11, произрастающие на слабо нарушенных склонах. Минимальные значения по всем параметрам отмечены в ЦП 2, сильно нарушенной выпасом скота.

Оценка межпопуляционных различий методом дисперсионного анализа показала статистически значимое влияние условий экотопа конкретной ЦП на все изученные признаки растений ($p < 0,001$). Уровень факторизации составляет от 15 до 53%. В целом показатель силы влияния исследуемого фактора не очень высок, что свидетельствует о схожести условий местообитания вида и значимости для данного вида других, не выявленных нами факторов. Изучаемый фактор в наибольшей степени оказывает влияние на количество листьев и длину листа.

Для выявления зависимости развития генеративных частей растений *C. uralensis* от сформированности вегетативных органов проведен канонический корреляционный анализ (рис. 2).

Результаты анализа выявили, что коэффициент канонической корреляции R между вегетативными и генеративными структурами равен 0,635 и имеет 100%-ную статистическую значимость ($p = 0,000000$). Он показывает, что развитие генеративных органов в значительной степени зависит от развития вегетативных структур. Сильные положительные корреляционные связи наблюдаются между шириной листа и числом корзинок на один побег (ЦП 2 $r = 0,73$, ЦП 11 $r = 0,74$), шириной листа и высотой генеративного побега (ЦП 6 $r = 0,70$, ЦП 9 $r = 0,85$), шириной листа и длиной цветка (ЦП 6 $r = 0,75$), длиной листа и высотой генеративного побега (ЦП 9 $r = 0,88$). Большое число сильных положительных корреляционных связей выявлено в ЦП 6 и 11. Это может свидетельствовать о стабильном генотипе вида в данных популяциях. Популяции расположены на неиспользуемых участках с благоприятными условиями для произрастания вида. Анализ эллипсов рассеивания между параметрами вегетативной и генеративной сфер показал, что не все точки группируются вдоль главной диагонали. Во многих ЦП обнаружены средние связи между признаками. В малочисленных ЦП 10, 15, 16 отмечены слабые корреляционные связи. Эти ЦП расположены на пастбищных или сенокосных участках. В ценопопуляциях практически отсутствовала отрицательная корреляция между вегетативными и генеративными

частями растений. Отрицательные связи выявлены только в ЦП 7 – между длиной цветка и шириной листа ($r = -0,70$) и длиной цветка и числом листьев ($r = -0,60$).

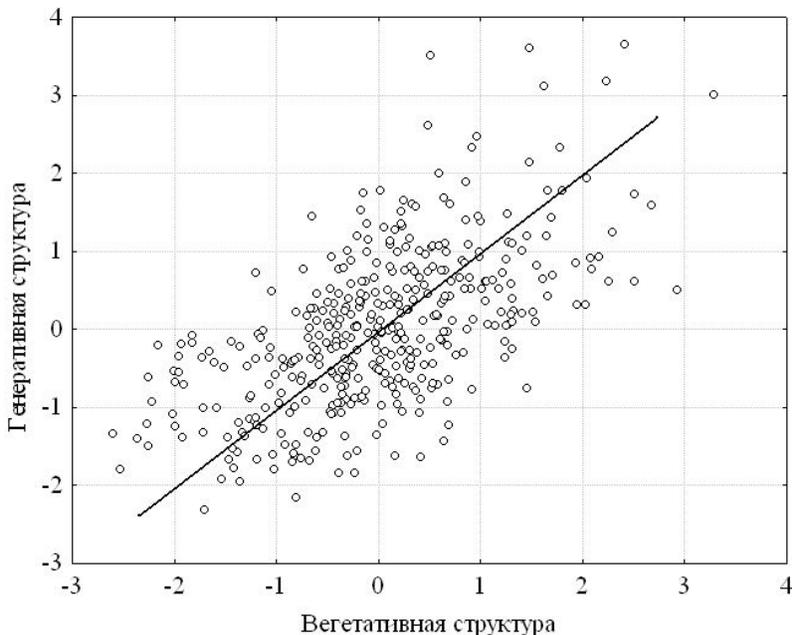


Рис. 2. Скоррелированность вегетативной и генеративной структуры у особей *Cephalaria uralensis*

[Fig. 2. Correlation of the vegetative and generative structure in *Cephalaria uralensis* individuals. On the ordinate axis - Generative structure; on the abscissa axis - Vegetative structure]

Таким образом, под влиянием внешних воздействий и в результате изменений генотипической основы наряду с изменениями значений отдельных признаков могут происходить разнообразные преобразования системных взаимосвязей между этими признаками. Важный показатель для оценки состояний ценопопуляций – виталитет, это характеристика жизненного состояния особей растений, выполняемая с опорой на морфометрические параметры, оценивающие рост, продукцию растений [18]. Виталитетная структура является важной характеристикой, отражающей гетерогенность жизнестойкости особей в пределах определенной возрастной группы, и в комплексе с оценкой демографической структуры является показателем напряженности конкуренции и степени адаптации растений к условиям среды.

Проведенные факторный и корреляционный анализы позволили выделить среди исследованных биометрических показателей детерминирующий комплекс признаков: высота генеративного побега и ширина листа, которые в дальнейшем использованы для оценки виталитетного спектра ценопопуляций.

Распределение особей *C. uralensis* по классам виталитета приведены в табл. 2. Жизненное состояние ЦП вида меняется в разных экотопах. В девяти ЦП отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих. Индекс качества ЦП здесь максимален и составляет 0,36–0,5. Эти ценопопуляции приурочены к ненарушенным или слабо нарушенным местообитаниям. В условиях умеренных нарушений в ценопопуляциях сохраняется высокий уровень жизнестойкости отдельных особей. Семь исследованных ЦП отнесены к депрессивным, качество популяции составляет от 0,08 до 0,28. Наибольшая доля растений с низким виталитетом отмечена в ЦП 2 и 5 (0,84 и 0,68). Это, как правило, сбитые пастбищные сообщества. По-видимому, на фоне общего эколого-ценотического стресса, обусловленного сильной пастбищной нагрузкой, процессы роста особей *C. uralensis* значительно подавляются.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Распределение особей *Cephalaria uralensis* по классам виталитета
[Distribution of *Cephalaria uralensis* individuals according to vitality classes]

Ценопопуляция [Cenopopulation]	Относительная частота размерных классов [Relative frequency of dimensional classes]			Качество популяции, Q [Quality of population, Q]	Виталитетный тип ЦП [Vitality type of CP]
	c	b	a		
7	0	0,40	0,60	0,50	Процветающая [prospering]
4	0,04	0,32	0,64	0,48	«
1	0,04	0,40	0,56	0,48	«
6	0,04	0,84	0,12	0,48	«
13	0,12	0,16	0,72	0,44	«
11	0,16	0,32	0,52	0,42	«
16	0,16	0,60	0,24	0,42	«
15	0,24	0,36	0,40	0,38	«
14	0,28	0,20	0,52	0,36	«
12	0,44	0,44	0,12	0,28	Депрессивная [depressive]
10	0,52	0,40	0,08	0,24	«
8	0,52	0,28	0,20	0,24	«
3	0,60	0,16	0,24	0,20	«
9	0,64	0,08	0,28	0,18	«
5	0,68	0,12	0,20	0,16	«
2	0,84	0,12	0,04	0,08	«

Таким образом, виталитетный анализ головчатки уральской показал, что изученные ЦП неоднородны по своему составу. Виталитетный тип их изменяется от процветающего до депрессивного. Соотношение в популяции особей разного уровня виталитета является важной самостоятельной характеристикой, которая дает оценку уровню жизнестойкости популяции в конкретных условиях обитания и в свою очередь является индикатором качества экотопов.

Заключение

В результате проведенных исследований с использованием количественных и метрических параметров, характеризующих общий габитус растений, проанализировано состояние 16 ЦП редкого вида *Cephalaria uralensis* Республики Башкортостан. Проведенный дисперсионный анализ показал статистически значимое влияние фактора условий экотопа (включая антропогенное нарушение) на все изученные признаки (уровень факторизации составляет от 15 до 53%, $p < 0,001$). По большинству параметров как вегетативной, так и генеративной сфер лидирует ЦП 4, находящаяся на ненарушенном склоне шихана в Давлекановском районе РБ, где, по-видимому, формируются наиболее благоприятные условия произрастания растений. Минимальные значения по всем параметрам отмечены в ЦП 2, сильно нарушенной выпасом скота. В девяти процветающих ЦП отмечено преобладание особей высшего класса, эти ценопопуляции приурочены к ненарушенным или слабо нарушенным местообитаниям, остальные ЦП отнесены к депрессивным. Данные исследования возможно использовать для совершенствования охраны популяций редкого вида на территории Республики Башкортостан. В настоящее время на охраняемой территории (гора Сатыртау в Альшеевском районе РБ) найдена всего одна ценопопуляция *Cephalaria uralensis* – ЦП 6, которая находится в хорошем состоянии. Для охраны вида следует рекомендовать по крайней мере еще одно местонахождение вида (ЦП 4) в окрестностях д. Шишма, где имеется несколько небольших шиханов, на которых произрастает изучаемый вид. Данная ЦП отличается высокими значениями параметров особей вида и жизненностью.

Литература

1. Уранов А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М. : Наука, 1977. С. 8–20.
2. Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5–17.
3. Абрамова Л.М., Каримова О.А., Андреева И.З. Структура и состояние ценопопуляций *Althaea officinalis* (Malvaceae) на Юге Предуралья (Республика Башкортостан) // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46, № 4. С. 47–54.
4. Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Андреева И.З. Современное состояние и структура природных популяций *Dictamnus gymnostylis* Stev. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116, № 5. С. 32–38.
5. Каримова О.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Характеристика ценопопуляции и особенности биологии *Thermopsis schischkinii* (Fabaceae) на Южном Урале // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, № 4. С. 518–530.
6. Мустафина А.Н., Абрамова Л.М. Современное состояние и виталитетная структура природных популяций редкого вида *Dictamnus gymnostylis* Stev. на Южном Урале // Изв. Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1(7). С. 1796–1798.
7. Абрамова Л.М., Каримова О.А., Андреева И.З. К экологии и биологии *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) на северной границе ареала (Республика Башкортостан) // Сибирский экологический журнал. 2013. Т. 20, № 4. С. 551–563.

8. Каримова О.А., Жигунов О.Ю., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Характеристика ценопопуляций редких горно-скальных видов в Зауралье Республики Башкортостан // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 70–83.
9. Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т. 1: Растения и грибы / под ред. Б.М. Миркина. Уфа : МедиаПринт, 2011. 384 с.
10. Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. Ч. 3.1 (Семенные растения) / под ред. В.Е. Присяжнюк. М., 2004 (2005). 352 с.
11. Красная книга Самарской области. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов / под ред. Г.С. Розенберга, С.В. Саксонова. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2007. 372 с.
12. Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные / под ред. Г.В. Шляхтина. Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.
13. Красная книга Ульяновской области. Т. 2 (растения) / науч. ред. Е.А. Артемьева, О.В. Бородина, М.А. Королькова, Н.С. Ракова. Ульяновск : Артишок, 2008. 508 с.
14. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центрально-черноземного заповедника им. В.В. Алехина. Воронеж, 1962. Вып. 7. 602 с.
15. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.
16. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. М. : Наука, 1990. 296 с.
17. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
18. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: учеб.-метод. пособие. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.

Поступила 11.02. 2015 г.; повторно 25.05.2015 г.; принята 03.09.2015 г.

Авторский коллектив:

Каримова Ольга Александровна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический сад-институт Уфимского научного центра Российской академии наук» (г. Уфа, Россия).

E-mail: karimova07@yandex.ru

Мустафина Альфия Науфалевна – канд. биол. наук, лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический сад-институт Уфимского научного центра Российской академии наук» (г. Уфа, Россия).

E-mail: alfverta@mail.ru

Абрамова Лариса Михайловна – д-р биол. наук, профессор, зав. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический сад-институт Уфимского научного центра Российской академии наук» (г. Уфа, Россия).

E-mail: abramova.lm@mail.ru

Karimova OA, Mustafina AN, Abramova LM. Modern state and vital structure of natural populations of *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. rare species in the South Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):27-39. doi: 10.17223/19988591/31/3. In Russian, English summary

Olga A. Karimova, Alfiya N. Mustafina, Larisa M. Abramova

Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation

**Modern state and vital structure of natural populations
of *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult.
rare species in the South Urals**

Studying rare species of plants on the borders of their distribution is an important and relevant problem of modern botany and plant protection. During the work with rare species of plants which grow under different ecological conditions and are under different extent of anthropogenic influence, morphometric methods are one of the main ways of obtaining representative volume of data about individual plants and the state of particular populations. *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. belongs to rare species in the Bashkortostan Republic, a poorly studied species which is found on the northern and near eastern frontier of the area in the Bashkortostan Republic. This species is included in “The Red List of the Bashkortostan Republic” where it is referred to category III - rare species. The aim of our work was to study morphometric parameters and identify the vitality structure of *Cephalaria uralensis* cenopopulations in the Bashkortostan Republic. In 2014, we investigated the steppe zone of the Cis-Urals in the Bashkortostan Republic on the territory of 8 administrative regions of the republic. As a result, we revealed and examined 16 cenopopulations. We studied the morphometry and vitality composition in nature by standard techniques on 25 middle-generative individuals. Also factorial and correlation analyses were carried out. The general density in cenopopulations of *Cephalaria uralensis* varies from 2.2 to 10.3 ind./m². The cenopopulation 7 has the maximum values of density indicators, high values are noted also in cenopopulations 11 and 16. The minimum values of density are noted in cenopopulations 1 and 9. In the majority of morphometric parameters the cenopopulation 4 is in the lead, where optimum conditions of plant growth are created. Also, cenopopulations 6, 7 and 11 growing on poorly broken slopes have high values of parameters. The minimum values are in all respects noted in cenopopulation 2, strongly broken by a cattle pasture. The assessment of interpopulation distinctions by method of dispersive analysis showed statistically significant influence of conditions of ecotope of concrete cenopopulation on all studied signs of plants ($p < 0.001$). Level of factorization makes from 15% to 53%. The results of canonical analysis revealed that the coefficient of canonical correlation between vegetative and generative structures is equal 0.635 and has 100% reliability ($p = 0.000000$). It shows that the development of generative bodies depends on the development of vegetative structures. The vital state of *Cephalaria uralensis* cenopopulations changes in different ecotopes. In nine cenopopulations the prevalence of individuals of the highest class is noted, and they are referred to the prospering category, these cenopopulations are associated with undisturbed or poorly broken habitats. The index of quality of cenopopulations makes 0.38-0.5. Other cenopopulations are considered depressive, the quality of population makes from 0.1 to 0.3. These are, as a rule, brought-down pasturable communities. Apparently, with the general eco-coenotic stress caused by strong pasturable loading, the growth processes of *Cephalaria uralensis* individuals are considerably suppressed. The research data could be used for improving protection of rare species populations on the territory of the Bashkortostan Republic.

The article contains 2 Figures, 2 Tables, 18 References.

Key words: *Cephalaria uralensis*; rare species; the South Urals; cenopopulation; morphometric parameters; vitality.

References

1. Uranov AA. Voprosy izucheniya struktury fitotsenozov i vidovykh tsenopopulyatsiy [Questions of studying phytocenoses structure and species cenopopulations]. In: *Tsenopopulyatsii rasteniy. Razvitie i vzaimootnosheniya* [Plant cenopopulations. Development and relationship]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. pp. 8-20. In Russian
2. Rabotnov TA. Izuchenie tsenoticheskikh populyatsiy v tselyakh vyyasneniya strategii zhizni vidov rasteniy [Studying cenotic populations for clarifying plant species life strategy]. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel Biologicheskiiy*. 1975;80(3):5-17. In Russian
3. Abramova LM, Karimova OA, Andreeva IZ. Structure and state of cenopopulations of *Althaea officinalis* (Malvaceae) in the south of the Cis-Urals (Bashkortostan Republic). *Rastitel'nye resursy*. 2010;46(4):47-54. In Russian
4. Abramova LM, Mustafina AN, Andreeva IZ. Modern state and structure of natural populations of *Dictamnus gymnostylis* Stev. in the South Urals. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel Biologicheskiiy*. 2011;116(5):32-38. In Russian
5. Karimova OA, Abramova LM, Golovanov YaM. The characteristic of cenopopulation and feature of biology of *Thermopsis schischkinii* (Fabaceae) in the South Urals. *Rastitel'nye resursy*. 2012;48(4):518-530. In Russian
6. Mustafina AN, Abramova LM. Modern state and vitality structure of natural populations of a rare species *Dictamnus gymnostylis* Stev. in the South Urals. *Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1-7):1796-1798. In Russian
7. Abramova LM, Karimova OA, Andreeva IZ. On the ecololgy and biology of *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) at the northern border of its range (Republic of Bashkortostan). *Contemporary Problems of Ecology*. 2013;6(4):415-425.
8. Karimova OA, Zhigunov OYu, Golovanov YaM, Abramova LM. Characteristic of cenopopulations of rare mountain and rocky species in Trans-Urals of Bashkortostan Republic]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;2(22):70-83. In Russian, English summary
9. Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. T. 1: Rasteniya i griby [The Red List of the Bashkortostan Republic. Vol.1: Plants and fungi]. Mirkin BM, editor. Ufa: MediaPrint Publ.; 2011. 384 p. In Russian
10. Red List of Rare and Endangered Animals and Plants, which Particularly Protected in Russia. Part 3.1. Seminal plants. - Red Data Book Laboratory of All-Russian Research Institute of Nature Protection. Prisyazhnyuk VE, editor. Moscow; 2004(2005). 352 p. In Russian
11. Krasnaya kniga Samarskoy oblasti. T. 1: Redkie vidy rasteniy, lishaynikov i gribov [The Red List of Samara region. Vol. 1: Rare species of plants, lichens and fungi]. Rozenberg GS, Saksonov SV, editors. Tol'yatti: IEVB RAN Publ.; 2007. 372 p. In Russian
12. Krasnaya kniga Saratovskoy oblasti: Griby. Lishayniki. Rasteniya. Zhivotnye [The Red List of Saratov region: Fungi. Lichens. Plants. Animals]. Shlyakhtin GV, editor. Saratov: Izd-vo Torgovo-promyshlennoy palaty Publ.; 2006. 528 p. In Russian
13. Krasnaya kniga Ul'yanskoyskoy oblasti. T. 2. (Rasteniya) [Red List of Ulyanovsk region. Vol. 2. (Plants)]. Artem'eva EA, Borodina OV, Korol'kova MA, Rakova NS, editors. Ul'yanskovsk: Artishok Publ.; 2008. 508 p. In Russian
14. Golubev VN. Osnovy biomorfologii travyanistykh rasteniy tsentral'noy lesostepi [Fundamentals of biomorphology of grassy plants of central forest-steppe]. In: *Trydi Tsentral'no-chernozemnogo zapovednika im. VV Alekhina – Proceedings of VV Alekhin Central Chernozem Reserve*. Voronezh: Voronezh University Publ.; 1962;7:602 p. In Russian

15. Dospekhov BA. Metodika polevogo opyta [Method of field experience]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1985. 351 p. In Russian
16. Zaytsev GN. Matematika v eksperimental'noy biologii [Mathematics in experimental biology]. Moscow: Nauka Publ.; 1990. 296 p. In Russian
17. Zaytsev GN. Matematicheskaya statistika v eksperimental'noy botanike [Mathematical statistics in experimental botany]. Moscow: Nauka Publ.; 1984. 424 p. In Russian
18. Zlobin YuA. Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy: ucheb.-metod. posobie [Principles and methods of studying cenotic populations of plants: study guide]. Kazan': Kazan State University Publ.; 1989. 146 p. In Russian

Received 11 February 2015:

Revised 25 May 2015;

Accepted 3 September 2015

Authors info:

Karimova Olga A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Wild-Growing Flora and Introduction of Grassy Plants, Federal State Budgetary Institution of Science Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendeleev Str., Ufa 450080, Russian Federation.

E-mail: karimova07@yandex.ru

Mustafina Alfiya N, Cand. Sci. (Biol.), Junior Research, Laboratory of Wild-Growing Flora and Introduction of Grassy Plants, Federal State Budgetary Institution of Science Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendeleev Str., Ufa 450080, Russian Federation.

E-mail: alfverta@mail.ru

Abramova Larisa M, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of Laboratory of Wild-Growing Flora and Introduction of Grassy Plants, Federal State Budgetary Institution of Science Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendeleev Str., Ufa 450080, Russian Federation.

E-mail: abramova.lm@mail.ru

УДК 574.3:582.542.11(470.54)
doi: 10.17223/19988591/31/4

Е.Н. Подгаевская, Н.В. Золотарева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Особенности произрастания и состояние популяций *Stipa pennata* L. на северной границе распространения (Свердловская область)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ
и Правительства Свердловской области, проект № 13-04-96057.

Изучены три популяции Stipa pennata L. в экстразональных местообитаниях на северной границе ареала, расположенные в широтном градиенте, который охватывает две природные зоны (лесостепную и бореальную). Выявлено, что в своих северных местонахождениях на территории Урала ковыль перистый сохраняет ценотическую роль доминанта. При этом в северном направлении уменьшается видовое богатство фитоценозов с его участием и возрастает проективное покрытие сообщества, что объясняется агрегацией ксерофильных петрофитно-степных видов на наиболее инсолируемых скалистых участках, неблагоприятных для развития зональной растительности. Отмечено, что при продвижении к северу происходит уменьшение значений основных признаков как вегетативной, так и генеративной сферы средневозрастных особей ковыля – основной группы, обеспечивающей воспроизведение популяции. Онтогенетические спектры изученных популяций нормальные полночленные, имеют существенные отличия от базового возрастного спектра S. pennata в основной части ареала. Представлены два варианта развития: в южных популяциях наблюдается слабая дезинтеграция постгенеративных растений при одновременном активном семенном возобновлении, что приводит к формированию левостороннего возрастного спектра; в северной популяции отмечаются быстрая дезинтеграция субсекулярных особей и соответственно накопление старых партикул при слабом семенном возобновлении и формирование правостороннего возрастного спектра.

Ключевые слова: *Stipa pennata* L.; северная граница ареала; периферийные популяции; Средний Урал; Свердловская область.

Введение

Популяции видов, существующие в значительном отрыве от основного ареала, как правило, обладают уникальным генофондом, возникшим в связи с малыми размерами популяции и длительной пространственной изоляцией зачастую в экстремальных условиях, не соответствующих экологическому оптимуму вида. Исследования генетической структуры *Stipa pennata* L.

от центра к периферии ареала указывают на то, что в краевых популяциях уменьшается генетическое разнообразие и увеличивается число редких генетических форм; это определяет генетическую уникальность краевых популяций и делает их ценными объектами, требующими сохранения [1]. Ковыль перистый – редкий вид, включенный в Красную книгу РФ [2], в области основного распространения подвергающийся уничтожению в связи с распашкой степных участков и неумеренным выпасом. Все это определяет важность изучения популяций вида в условиях его экстразональных местообитаний. В пределах бореальной зоны на территории Свердловской области вид находится на значительном удалении от своего ареала и является реликтом.

Существует ряд работ, посвященных различным аспектам биологии и экологии ковыля перистого. В частности, подробное изучение популяционной изменчивости ковыля проведено М.В. Олоновой и П.Д. Шавровой [3], что представляет интерес прежде всего с точки зрения систематики вида. Имеются работы, затрагивающие анатомическое строение ковылей [4, 5], изучены онтогенез [6, 7] и ценотическая приуроченность *S. pennata* [8, 9]. Однако работы, посвященные изучению популяционной структуры вида, малочисленны, наиболее известные из них проведены Л.Б. Заугольной [10–12] в песчаных степях Наурзумского заповедника (Казахстан) и европейской части России.

Stipa pennata – широко распространенный степной вид, встречающийся от Средней Европы до Восточной Сибири, наиболее обилен в луговых степях лесостепной зоны, встречается также во всех подзонах степной зоны, отмечен в пустынной зоне [13, 14]. Ранее наиболее северные местонахождения ковыля перистого на Урале, по данным Л.М. Носовой [13], находились в Красноуфимском и Кунгурском районах, в настоящее время наиболее северное местонахождение известно на территории Свердловской области – Новожиловская гора по р. Тагил, 58°20' с.ш. [15].

В результате исследования распространения вида на территории Свердловской области выявлено, что основные местонахождения сосредоточены в пределах лесостепной зоны, которая представлена двумя фрагментами – западным (Красноуфимская лесостепь) и восточным (фрагмент лесостепи Зауралья); ковыль перистый встречается также в подзонах предлесостепных сосново-березовых лесов и подзоне южной тайги. Местонахождения ковыля сконцентрированы в горной и предгорной частях Уральского хребта, где он произрастает на склонах южных экспозиций по сопкам и крутым берегам рек, сложенным карбонатными, основными и ультраосновными горными породами. На основании анализа 112 геоботанических описаний, выполненных в пределах Свердловской области, выявлена ценотическая приуроченность ковыля перистого (66 описаний выполнено в лесостепной зоне и 46 – в бореальной). Как в лесостепной, так и в лесной зоне *S. pennata* отмечен в широком спектре фитоценозов: в петрофитных вариантах луговых степей, из которых наиболее обычны типчакowo-мордовниковая, петрофитноразно-

травно-типчаковая, в разнотравно-пустынноовсецовых, разнотравно-клубничных остепненных лугах и зарослях степных кустарников с доминированием рактитника русского, вишни степной, спиреи городчатой; в качестве доминанта ковыль перистый выступает в разнотравно-перистоковыльных и клубнично-таволгово-перистоковыльных степях.

Цель наших исследований – изучить возрастную структуру и выявить закономерности изменений морфометрических признаков в краевых популяциях *S. pennata* на Урале.

Материалы и методики исследования

Геоботанические описания фитоценозов выполнялись по стандартной методике в естественных границах, экологическая характеристика местообитаний ковыля определялась с помощью экологических шкал [16] с использованием программы IBIS 6.0 [17]. Сравнение данных осуществляли с помощью критерия Манна–Уитни. Статистическую обработку первичных данных производили при помощи пакетов «Microsoft Excel 2007» и StatSoft STATISTICA 6.0. Для каждого среднего арифметического значения определяли ошибку и коэффициент вариации (CV , %). Уровни варьирования признаков приняты по С.А. Мамаеву [18]. Популяционные исследования во всех точках проведены в 2012 г. для обеспечения сравнимости данных (табл. 1). В каждой популяции у 10 особей среднего возраста генеративного состояния измеряли длину листа и соцветия, высоту генеративного побега, диаметр дерновины, подсчитывали число генеративных побегов, цветковых чешуй (табл. 2). При исследовании популяций вида использованы общепринятые методические разработки [19, 20]. При выделении возрастных состояний ковыля перистого учитывали классификацию, разработанную О.А. Беданковой и др. [6, 19]. Для изучения плотности и онтогенетической структуры популяции *S. pennata* в сообществах закладывались трансекты, разделенные на площадки размером 1 м². На площадках подсчитывались общее число особей для определения плотности популяции и число особей разных возрастных групп для определения онтогенетических спектров. Подсчитаны основные популяционные параметры: плотность (M , число особей на м²), индексы: возрастности (Δ , дельта) и эффективности (ω , омега) [21–22], восстановления (I_v), замещения (I_z) и старения (I_c) [20, 23]. При учете численности основной счетной единицей служила особь, у постгенеративных особей – партикулы. Тип возрастного спектра определяли по классификации «дельта–омега». Для оценки жизнестойкости популяций рассчитывали индекс виталитета (IVC) по размерному спектру особей [24].

Результаты исследования и обсуждение

Нами исследованы 3 популяции ковыля перистого, самая южная из которых находится в Красноуфимской лесостепи у с. Новый Златоуст (Златоустовская),

самая северная – в северной части южной тайги у д. Новые Кривки по правому берегу р. Нейва ниже устья р. Большая Ленева (Леневская), а занимающая между ними промежуточное географическое положение – в южной части южной тайги, в окр. г. Екатеринбург, на Уктусских горах (Уктусская) (см. табл. 1). Таким образом, исследованы популяции ковыля перистого в широтном градиенте, охватывающем две природные зоны, крайние популяции удалены друг от друга на 160 км в меридиональном направлении и на 240 км в направлении с юго-запада на северо-восток. Местонахождение *S. pennata* у д. Новые Кривки можно рассматривать как наиболее северное для Урала, где ковыль перистый еще играет роль доминанта в сообществах, сложенных степными видами, и произрастает на относительно большой площади, занимая верхние и средние части крутых щебнистых склонов. В местонахождении по р. Тагил, удаленном еще на 60 км к северу, вид становится ценофобным, отмечен в виде малочисленной группы особей не на склоне, а у его подножия, так как именно в этом локальном экотопе создаются благоприятные условия в отношении минерального питания и зимовки (устное сообщение М.С. Князева, 2011).

Все исследованные популяции ковыля располагаются на крутых склонах южной экспозиции, в бореальной зоне это определяется экстразональными условиями, создающимися в таких экотопах, а на территории Красноуфимской лесостепи – высокой степенью трансформации растительного покрова. На основании анализа площади 112 фитоценозов, включающих ковыль перистый, на территории Свердловской области можно отметить значимое уменьшение этого параметра в северном направлении: в лесостепной зоне среднее значение площади таких фитоценозов составляет 151,9 м², в бореальной – 81,8 м² (значение критерия Манна–Уитни 654,5, $p < 0,01$). Фитоценозы, в которых изучались ценопопуляции ковыля перистого, демонстрируют те же закономерности, что и весь массив данных: наблюдается сокращение их площади при продвижении к северу, а также увеличение крутизны склона, на котором существует ковыль в окр. д. Новые Кривки (см. табл. 1). По шкале богатства–засоленности все фитоценозы характеризуются как довольно богатые, а по шкале увлажнения – соответствуют влажностепной ступени, однако северное местообитание ковыля в лесной зоне более сухое по сравнению с остальными. В северном направлении уменьшается видовое богатство фитоценоза, при этом возрастает доля видов степного и лесостепного флористического комплекса в суммарном проективном покрытии сообщества, что объясняется сокращением экотопического разнообразия местообитаний степной растительности в лесной зоне и агрегацией ксерофильных петрофитно-степных видов на наиболее инсолируемых скалистых участках, неблагоприятных для развития зональной растительности. В северном местонахождении сокращается проективное покрытие *S. pennata*, но индекс доминирования существенно не изменяется, что свидетельствует о сохранении видом своей ценотической роли. Группа видов, сохраняющих позицию эдификатора на границе ареала, а тем более в островных местообитаниях,

значительно удаленных от нее, немногочисленна [25], ковыль перистый является характерным представителем этой группы.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Основные экотопические и фитоценотические параметры местонахождений изученных популяций *Stipa pennata* на территории Свердловской области
[Basic ecotopic and phytocenosis parameters (characteristics) of the studied *Stipa pennata* populations occurrence in Sverdlovsk region]

Параметры [Parameters]	Златоустовская [Zlatoustovskaya]	Уктусская [Uktusskaya]	Леневская [Lenevskaya]
Координаты [Position]	56°13' с.ш. 58°26' в.д.	56°44' с.ш. 60°37' в.д.	57°41' с.ш. 61°24' в.д.
Крутизна склона, град [Slope gradient, degree]	20	20	38
Экспозиция, град [Exposition, degree]	135	210	140
Увлажнение [Humidification]	51,7	52,9	49,8
Богатство–засоленность [Abundance-salinity]	12,9	12,7	13,1
Площадь фитоценоза, м ² [Area of phytocenosis, m ²]	225	100	70
Проективное покрытие (пп) травяно-кустарничкового яруса, % [Projective cover (pc) of herb-semifrutex layer,%]	55	75	55
Видовое богатство [Species abundance]	52	50	30
Количество видов степного и лесостепного флористического комплекса в фитоценозе / доля пп видов этой группы в суммарном пп фитоценоза, % [Number of steppe and forest-steppe floristic complex species in a phytocenosis / projective cover (pc) part of steppe and forest-steppe floristic complex species in the cumulative pc of phytocenosis, %]	27 / 73	31 / 88	24 / 94
Проективное покрытие <i>Stipa pennata</i> , % / индекс доминирования <i>S. pennata</i> [<i>S. pennata</i> projective cover, % / <i>S. pennata</i> dominance index]	30 / 0,29	35 / 0,21	15 / 0,21

В результате проведенных исследований выявлено уменьшение основных размерных и количественных признаков зрелых генеративных особей ковыля в широтном градиенте (см. табл. 2). Все рассматриваемые популяции значимо ($p < 0,01$) отличаются друг от друга по таким параметрам, как диаметр дерновины и длина листа, при этом по первому признаку крайние популяции в ряду различаются на 6,9 см, по второму – на 11 см. Таким образом, при продвижении к северу происходит уменьшение мощности наиболее развитых особей популяции, обеспечивающих ее воспроизведение. Как и у

большинства травянистых растений, признаки генеративной сферы ковыля менее изменчивы, чем вегетативной, поэтому популяции из Красноуфимской лесостепи и южной части южной тайги не имеют значимых отличий по таким признакам, как длина генеративного побега и соцветия, число генеративных побегов и цветковых чешуй. Очевидно, отсутствие значимых отличий по генеративным признакам между южными популяциями определяется достаточно мягким микроклиматом на склонах в окр. г. Екатеринбург, что подтверждается значениями экологических шкал, свидетельствующих о сходстве условий в этих местонахождениях. Леневская популяция по всем признакам генеративной сферы статистически значимо ($p < 0,01$) отличается от двух более южных, демонстрируя уменьшение значений как линейных, так и счетных признаков. Так, длина генеративного побега в Леневской популяции на 13 см меньше, чем в Екатеринбургской, на 16 см – по сравнению со Златоустовской. Особого внимания заслуживает число генеративных побегов на 1 особь: по сравнению с двумя другими популяциями в Леневской оно уменьшается в 9–10 раз.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Морфометрическая характеристика исследованных популяций *Stipa pennata* L.
[Morphometric characteristic of the studied *Stipa pennata* populations]

Признак [Parameter (characteristic)]		Популяции [Populations]		
		Леневская [Lenevskaya]	Уктусская [Uktusskaya]	Златоустовская [Zlatoustovskaya]
Длина листа, см [Leaf length, cm]	M±m	56,7±1,1	61,4±1,88	67,8±0,86
	min–max	43–74	41–75	59–80
	CV, %	6,2	9,7	4
Длина генеративного побега, см [Reproductive shoot length, cm]	M±m	54,8±1,98	67,7±1,05	70,7±1,34
	min–max	40–68	58–78	58–84
	CV, %	11,5	4,9	6
Длина соцветия, мм [Inflorescence length, mm]	M±m	83,4±2,44	98,6±1,88	99,3±1,95
	min–max	63–118	71,5–146,9	69,9–134,1
		9,3	6	6,2
Число цветковых чешуй [Number of flower glume (floral glume)]	M±m	6,5±0,21	7,9±0,16	8,2±0,18
	min–max	5–9	5–12	6–11
	C _v , %	10,1	6,3	7,2
Число генеративных побегов, шт./особь [Number of reproductive shoots, pieces/ individual]	M±m	4,7±1,32	47,4±5,3	42,7±5,12
	min–max	1–14	20–66	19–65
	CV, %	88,6	35,4	37,9
Диаметр дерновины, см [Bunch diameter, cm]	M±m	15,9±0,5	18,2±0,39	22,8±0,85
	min–max	13–18	16–20	19–26
	CV, %	10	6,8	11,8

Примечание. M±m – средняя арифметическая ± ошибка средней; CV, % – коэффициент вариации.

[Note. M±m - mean value ± error of mean; CV, % - coefficient of variation].

Анализируя изменчивость исследованных морфометрических признаков, необходимо отметить, что все признаки в популяциях, кроме числа генеративных побегов, отличаются очень низким и низким уровнями изменчивости (CV не превышает 12%). В то же время, по имеющимся литературным данным, популяции, существующие на северном пределе распространения, например таких видов, как *Silene nutans* L., *Adonis sibirica* Patr in ex Ledeb., *Dianthus fischeri* Spreng. [26], в основном характеризуются высоким и повышенным уровнем изменчивости признаков вегетативной и генеративной сфер.

Исследованные популяции нормальные полночленные. По классификации «дельта–омега» [22] Златоустовская и Уктусская популяции относятся к молодым, с высокой долей подроста, индексы восстановления и замещения высокие, сочетаются с низким индексом старения (табл. 3). Леновская популяция старая, с бимодальным возрастным спектром, имеет абсолютный максимум на субсенильных особях, низкие индексы восстановления и замещения и высокий индекс старения.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Демографическая характеристика популяций *Stipa pennata*
на территории Свердловской области**

[Demographic characteristic of the studied *Stipa pennata* populations in Sverdlovsk region]

Популяция [Population]	Преген / ген / постген [pregenerative / generative / postgenerative], %	Максимум абс./доп. [max absolute/ additional]	Плот- ность, шт./м ² [Density, piece/m ²]	Ив	Из	Ис	Тип по- пуляции [Type of population (Δ; ω)]
Златоустовская [Zlatoustovskaya]	58,7 / 32,2 / 9,1	j / g ₁	14,3	0,65	1,42	0,09	Молодая [young] (0,32; 0,40)
Уктусская [Uktuskaya]	71,4 / 17,4 / 11,2	j / v	16,1	0,8	2,5	0,11	Молодая [young] (0,23; 0,28)
Леновская [Lenevskaya]	22,4 / 41,8 / 35,8	ss / g ₁ ,g ₂	6,7	0,35	0,29	0,36	Старая [old] (0,55; 0,54)

Ранее нами определен базовый онтогенетический спектр (БОС) ковыля перистого для популяций Среднего Урала на северной границе ареала [27]. БОС уральских популяций левосторонний, с подъемом на ювенильных и виргинильных особях, он отражает особенности произрастания вида на границе ареала и существенно отличается от бимодального для европейских популяций (рис. 1). БОС европейских популяций, где вид произрастает в центре ареала, двувёршинный, максимумы приходятся на старые генера-

тивные и виргинильные группы [12]. Возрастные спектры всех изученных нами популяций отличаются от БОС европейских популяций, но в разной степени. Онтогенетические спектры Златоустовской и Уктусской популяций левостороннего типа с преобладанием особей прегенеративной группы и абсолютным максимумом на ювенильных растениях, дополнительный максимум приходится на виргинильные и молодые генеративные особи. Для этих популяций характерны преобладание в возрастном спектре молодых особей и низкая доля постгенеративной фракции (см. табл. 3). Характерная особенность возрастного спектра Леновской популяции – высокая доля постгенеративной группы. Такой тип возрастного спектра отличается как от БОС европейских популяций, так и от БОС уральских, что отражает существование популяции в экстремальных условиях. Леновская популяция как наиболее северная находится в условиях, когда происходит накопление старых партикул за счет быстрой дезинтеграции постгенеративных особей и одновременно недостаточное пополнение молодыми особями.

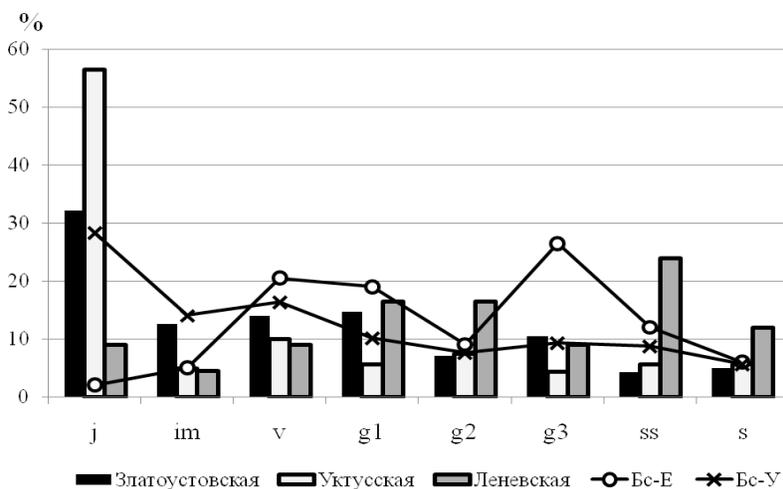


Рис. 1. Возрастная структура популяций *Stipa pennata*:

Бс-Е – базовый спектр европейских популяций по Л.Б. Заугольной (1994);

Бс-У – базовый спектр уральских популяций (Свердловская обл.)

[Fig. 1. Age structure of *Stipa pennata* populations: Бс-Е - basic age structure of Russian European populations according to L.B. Zaugolnova [12];

Бс-У – basic age structure of the Urals populations in Sverdlovsk region]

Оценка жизнестойкости по размерному спектру особей показала, что градиент ухудшения условий роста для *S. pennata* по уменьшению *IVC* следующий: Златоустовская ($IVC = 7,75$) – Уктусская ($IVC = 2,12$) – Леновская ($IVC = 0,93$) соответствует широтному «юг–север». Индекс размерной пластичности в этой выборке популяций – 1,496. В этом ряду наблюдается также изменение основных демографических показателей (см. табл. 3), однако

здесь мы не наблюдаем последовательного уменьшения демографических показателей с юга на север. Для крайних популяций (Златоустовская и Ленеvская) можно отметить уменьшение плотности, а также индексов восстановления и замещения и одновременно увеличение индекса старения. Уктусская популяция, занимая географически срединное положение, тем не менее имеет наиболее высокие демографические показатели, что связано с высокой долей прегенеративной фракции в возрастной структуре.

Заключение

Наши исследования показывают, что на северной границе ареала популяции *S. pennata* находятся в стабильном состоянии. Изученные популяции нормальные полночленные. Возрастная структура уральских популяций *S. pennata* существенно отличается от онтогенетических спектров в основной части ареала и имеет два варианта развития: в первом случае в популяциях наблюдается слабая дезинтеграция постгенеративных растений при одновременном активном семенном возобновлении, что приводит к формированию левостороннего возрастного спектра; во втором – в популяции отмечается быстрая дезинтеграция субсенильных особей и соответственно накопление старых партикул при слабом семенном возобновлении и формирование правостороннего возрастного спектра.

Проведенные исследования показали, что в широтном градиенте происходит уменьшение основных счетных и линейных признаков зрелых генеративных особей ковыля, обеспечивающих воспроизведение, а следовательно, и существование его популяций. В наибольшей степени ухудшение условий произрастания проявляется в состоянии генеративной сферы, признаки которой в северной (Ленеvской) популяции по своим значениям существенно меньше, чем в остальных, а также в онтогенетической структуре популяции, которая характеризуется низкими индексами восстановления и замещения и более высоким индексом старения. Тем не менее даже в своих наиболее северных местонахождениях на территории Урала ковыль перистый сохраняет ценотическую роль доминанта.

Литература

1. Wagner V., Treiber J., Danihelka J., Ruprecht E., Wesche K., Hensen I. Declining genetic diversity and increasing genetic Isolation toward the Range Periphery of *Stipa pennata*, a Eurasian Feather Grass // International Journal of Plant Sciences. 2012. Vol. 173, № 7. P. 802–811.
2. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / гл. ред. Ю.П. Трутнев и др. М. : КМК, 2008. 855 с.
3. Олонова М.В., Шаврова П.Д. Популяционная изменчивость ковылей (Poaceae) родства *Stipa pennata* L. горных районов юга Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2 (6). С. 19–28.

4. Гудкова П.Д., Олонова М.В. Микроморфологическое изучение абаксиальной эпидермы листовых пластинок сибирских видов рода *Stipa* L. // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 3 (19). С. 33–45.
5. Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю., Силантьева М.М. Разнообразие фитолитов ковылей (*Stipa*) юга Западной Сибири // Известия Алтайского государственного университета. 2014. № 3–1 (83). С. 89–94.
6. Беданова О.А., Воронцова Л.И., Михайлова Н.Ф. Некоторые особенности *Stipa pennata* L. в степях Наурзумского заповедника // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1975. Т. 80, № 2. С. 77–91.
7. Серикова В.И., Лепешкина Л.А., Воронин А.А., Кузнецов Б.И. Онтогенез ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола, 2013. С. 260–264.
8. Ганнибал Б.К. Относительные эколого-фитоценологические позиции ковылей *Stipa pennata* L. и *Stipa tirsia* Stev. в сообществах Ямской степи (Белгородская область) // Растительность России. 2011. № 19. С. 29–54.
9. Кирюхин И.В. О некоторых ценологических особенностях ковыля перистого (*Stipa pennata* L., Graminaea) в Мордовии // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, № 5–1. С. 68–70.
10. Заугольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 2. С. 1767–1779.
11. Заугольнова Л.Б. Понятие оптимумов у растений // Журнал общей биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 444–452.
12. Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
13. Носова Л.М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М. : Наука, 1973. 187 с.
14. Ломоносова М.Н. Семейство *Stipa* L. – Ковыль // Флора Сибири : в 14 т. / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 2. С. 222–230.
15. Князев М.С., Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н. Реликтовые фрагменты лесостепи в Зауралье // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 10. С. 1276–1292.
16. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 246 с.
17. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
18. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М. : Наука, 1972. 282 с.
19. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 217 с.
20. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995. 223 с.
21. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–33.
22. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
23. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
24. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Учен. зап. НТГСПА : материалы VI Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 80–85.
25. Парфенов В.И. Обусловленность распространения и адаптации видов растений на границах ареалов. Минск : Наука и техника, 1980. 205 с.

26. Мартыненко В.А., Поletaева И.И., Тетерюк Б.Ю., Тетерюк Л.В. Биология и экология редких видов растений Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 183 с.
27. Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В. Особенности возрастного спектра *Stipa pennata* L. на северной границе ареала // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы : Труды Международной научно-практической конференции, посвящённой 125-летию кафедры ботаники (Томск, 12–15 ноября 2013 г.). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2013. С. 157–158.

Поступила 15.03.2015 г.; повторно 25.08.2015 г.; принята 03.09.2015 г.

Авторский коллектив:

Подгаевская Елена Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: enp@ipae.uran.ru

Золотарева Наталья Валерьевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: nvp@ipae.uran.ru

Podgayevskaya EN, Zolotareva NV. Peculiarities of *Stipa pennata* L. growing and population condition at the northern border of its occurrence. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):40-53. doi: 10.17223/19988591/31/4. In Russian, English summary

Elena N. Podgayevskaya, Natalya V. Zolotareva

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russian Federation

Peculiarities of *Stipa pennata* L. growing and population condition at the northern border of its occurrence

Stipa pennata L. is a rare species that is now exposed to extermination at entire extent of its range by ploughing up and overgrazing. In that case the importance of the species studying under conditions of its exclaves is suggested. In Sverdlovsk region the periphery populations are located at long distance from the main range and considered as relict. We investigated population age structure to reveal the rules of morphometric features changes in periphery *S. pennata* populations in the Urals. At the northern border of *S. pennata* occurrence we studied three populations in exclaves located at latitude scale covering two natural zones (forest-steppe and boreal). We showed that feather grass in its northern habitats in the Urals keeps dominating. With that in the northern direction the species abundance decreases in phytocenosis with feather grass participation, and the share of species of steppe and forest-steppe floristic complex increases in total projective cover of the community. This can be explained by aggregation of xerophilous petrophyte-steppe species at most insolated rocky spots which are adverse for zonal vegetation. With northwards advance the decrease of basic features values both in vegetative and generative set in middle-aged individuals of feather grass (the main group providing population reproduction) is noted. All morphometric features in populations are characterized by low or very low variability ($C_v \leq 12\%$). Ontogenetic spectra of the inspected populations are normal and entire, and essentially differ from those of *S. pennata* populations in the main range where the maximum falls on group of old generatives. There are two variants of ontogenetic spectrum formation

in the Middle Urals: in southern populations with intensive seed reproduction a left-side age spectrum is formed with maximum in virginal group; weak seed reproduction in northern population brings about right-sided age spectrum with predominance of subsenile group. Assessment of populations vitality (*IVC*) by individual size spectra revealed the gradient of growth condition worsening from south to north as follows: Zlatoustovskaya (*IVC*=7.75) - Uktusskaya (*IVC*=2.12) - Lenevskaya (*IVC*=0.93). Also in the sequence the main demographic parameters change: decrease in density, revival and substitution indexes, and concurrent increase in senescence index.

Acknowledgments: The work was carried out with financial support of RFBR and Government of Sverdlovsk region, project № 13-04-96057.

The article contains 3 Tables, 1 Figure, 27 References.

Kew words: *Stipa pennata* L.; northern border; periphery populations; Middle Urals; Sverdlovsk region.

References

1. Wagner V, Treiber J, Danihelka J, Ruprecht E, Wesche K, Hensen I. Declining genetic diversity and increasing genetic isolation toward the range periphery of *Stipa pennata*, a Eurasian feather grass: A study along a 3000 km longitudinal gradient. *International Journal of Plant Sciences*. 2012;173(7):802-811.
2. Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red list of the Russian Federation (plants and fungi)]. Trutnev JuP, editor. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2008. 885 p. In Russian
3. Olonova MV, Shavrova PD. The population variability of the feather grasses section *Stipa* (Poaceae) in the mountain districts of the South of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2009;2(6):81-109. In Russian, English summary
4. Gudkova PD, Olonova MV. Micromorphology of abaxial epidermis of siberian *Stipa* L. leaf blades. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;3(19):33-45. In Russian, English summary
5. Speranskaja NJu, Solomonova MJu, Silantyeva MM. Diversity of the feather-grass (*Stipa*) phytoliths in the south of Western Siberia. *Izvestiya Altayskogo gosudarstvennogo universiteta – Izvestia of Altai State University*. 2014;3-1:89-94. In Russian, English summary
6. Bedanokova OA, Vorontsova LI, Mikhaylova NF. Nekotorye osobennosti *Stipa pennata* L. v stepyakh Naurzumskogo zapovednika [Some specific biological features of *Stipa pennata* L. in the steppes of the Naurzum reserve]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1975; 80(2):77-91. In Russian, English summary
7. Serikova VI, Lepeshkina LA, Voronin AA, Kuznetsov BI. Ontogenez kovylya peristogo (*Stipa pennata* L.) [Ontogenesis of *Stipa pennata* L.]. In: *Ontogenicheskiy atlas rasteniy* [Ontogenetic atlas of plants]. Yoshkar-Ola: Mari State University Publ.; 2013. p. 260-264. In Russian
8. Gannibal BK. The comparative ecologo-phytocoenotical positions of the two feather-grass species (*Stipa pennata* L. and *S. tirsia* Stev.) in the plant communities of Yamskaya Steppe (Belgorod region). *Rastitel'nost' Rossii – Vegetation Russia*. 2011;19:29-54. In Russian, English summary
9. Kirjukhin IV. About some coenotic features of the *Stipa pennata* L. (Gramineae) in Mordovia. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2011;13(5-1):68-70. In Russian
10. Zaugol'nova LB. Analiz tsenopopulyatsiy kak metod izucheniya antropogennykh vozdeystviy na fitotsenoz [Analysis of plant coenopopulations as a method of studying

- anthropogenic effects on phytocoenoses]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1977;62(2):1767-1779. In Russian, English summary
11. Zaugol'nova LB. Ponyatie optimumov u rasteniy [The concept of optimums in plants]. *Zhurnal Obshchei Biologii – Journal of General Biology*. 1985;46(4):444-452. In Russian
 12. Zaugol'nova LB. Struktura populyatsiy semennykh rasteniy i problemy ikh monitoringa [Populations structure of spermatophytes and the questions of their monitoring] [DrSci. Dissertation Abstract, Biology]. St. Petersburg: Saint Petersburg State University; 1994; 70 p. In Russian
 13. Sova LM. Floro-geograficheskiy analiz severnoy stepi evropeyskoy chasti SSSR [Floristic-geographic analysis of the northern steppes in the European part of the USSR]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 187 p. In Russian
 14. Lomonosova MN. Semeystvo *Stipa* L. – Kovyly. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 2. Novosibirsk: Nauka, Siberian Department Publ.; 1990. pp. 222-230.
 15. Knyasev MS, Solotareva NV, Podgaevskaya EN. Relict forest-steppe plots in the East Urals. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 2012;97(10):1276-1292. In Russian, English summary
 16. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodiy lesostepnoy i stepnoy zon Sibiri po rastitel'nomu pokrovu [Guidelines for ecological assessment of vegetation cover of forage grounds in forest-steppe and steppe zones of Siberia]. Tsatsenkin IA, editor. Moscow: All-Russian Williams Fodder Research Institute Publ.; 1974. 246 p. In Russian
 17. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in researches of vegetative cover: Text-book]. Tomsk: TML Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
 18. Mamaev SA. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale) [Forms of intraspecific variation of woody plants (the case of Pinaceae family in the Urals)]. Moscow: Nauka Publ.; 1972. 282 p. In Russian
 19. Tsenopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant cenopopulations (main concepts and structure)]. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 217 p. In Russian
 20. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants] Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar" Publ.; 1995. 223 p. In Russian
 21. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energetic processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki*. 1975;2(134):7-33. In Russian
 22. Zhivotovsky LA. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32(1):1-5.
 23. Glotov NV. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On assessing the parameters of plant population age structure]. In: *Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede. Sbornik nauchnykh materialov II Vserossiyskogo populyatsionnogo seminarara* [Life of populations in a heterogeneous environment. Proc. of the II All-Russian population seminar]. Yoshkar-Ola: Periodika Mariy El Publ.; 1998. pp. 146-149. In Russian
 24. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM. K otsenke vitaliteta tsenopulyatsiy *Rhodiola iremelica* Boriss. po razmernomu spektru [On assessing the vitality of *Rhodiola iremelica* Boriss. cenopopulations according to the size spectrum]. In: *Fundamental'nye i prikladnye problemy populyatsionnoy biologii. Uchenye zapiski nizhnetagil'skoy sotsial'no-pedagogicheskoy akademii: materialy VI Vserossiyskogo populyatsionnogo seminarara* [Fundamental and applied problems of population biology. Scientific notes of Nizhny Tagil social and pedagogical academy: processing of the VI All-Russian population seminar]. Nizhniy Tagil: Nizhnetagil'skaya gosudarstvennaya sotsial'no-pedagogicheskaya akademiya Publ.; 2004. pp. 80-85. In Russian

25. Parfenov VI. Obuslovlennost' rasprostraneniya i adaptatsii vidov rasteniy na granitsakh arealov [Conditionality of plant species occurrence and adaptations at their range limits]. Minsk: Nauka i tekhnika Publ.; 1980. 205 p. In Russian
26. Martynenko VA, Poletaeva II, Teteryuk BYu, Teteryuk LV. Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic. Ekaterinburg, Ural Division RAS Publ.; 2003. 179 p. In Russian, English summary
27. Podgaevskaya EN, Zolotareva NV. Coenopopulations structure, ecological and coenotic characteristics of *Stipa pennata* L. at the northern most limit of its species range. In: *Integratsiya botanicheskikh issledovaniy i obrazovaniya: traditsii i perspektivy: Trudy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 125-letiyu kafedry botaniki* [Integration of botanical studies and education: traditions and prospects. Proc. of the International scientific conference dedicated to the 125th anniversary of the Department of Botany (Tomsk, 12-15 November, 2013)]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2013. pp. 157-158. In Russian

Received 15 March;

Revised 25 August 2015;

Accepted 3 September 2015

Author info:

Podgayevskaya Elena N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Ekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: enp@ipae.uran.ru

Zolotareva Natalya V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Ekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: nvp@ipae.uran.ru

ЗООЛОГИЯ

УДК 597.8 : 591.9 (471.1)
doi: 10.17223/19988591/31/5

**Р.И. Замалетдинов¹, А.В. Павлов², М.М. Закс³,
А.Ю. Иванов³, О.А. Ермаков³**

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Республика Татарстан, Россия

²Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник,
п. Садовый, Зеленодольский район, Республика Татарстан, Россия

³Пензенский государственный университет, г. Пенза, Россия

Молекулярно-генетическая характеристика лягушек *Pelophylax esculentus* комплекса на восточной периферии ареала (Поволжье, Республика Татарстан)

На основе анализа фрагмента первой субъединицы гена цитохром оксидазы (COI) мтДНК и интрона 1 гена сывороточного альбумина (SAI) яДНК исследовано 34 особи зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* комплекс) из 9 точек долины Волги с северо-запада Республики Татарстан. В Раифском участке Волжско-Камского заповедника продолжается процесс экспансии озерной лягушки из Волги в биотопы, населенные прудовой лягушкой. Выявлено 5 типов популяционных систем (R, L, R-L, L-E, R-E-L). На Саралинском участке предполагается существование популяции R-L-типа. На правом берегу Волги обнаружена новая точка обитания съедобной лягушки, отстоящая от известных близлежащих местообитаний на 135–180 км. На северной границе г. Казань в популяции E-типа донором ядерного и митохондриального генома является «восточная» форма озерной лягушки. В центре города обитает съедобная лягушка (предположительно E-L-тип). Аллели *P. cf. bedriagae* выявлены в 4 точках правобережья и 2 точках левобережья Волги, что свидетельствует о гибридизации «восточной» и «западной» форм озерной лягушки, позволяя расширить границу этой зоны к северу вдоль русла Волги почти до 56° с.ш. Находки носителей аллелей «восточной» формы на правом берегу Волги можно объяснить явлением орнитохории и/или проникновением путем антропогенного заноса с водным транспортом.

Ключевые слова: *Pelophylax esculentus* комплекс; *P. ridibundus*; *P. cf. bedriagae*; цитохром оксидаза; сывороточный альбумин; Поволжье; Республика Татарстан (РТ).

Введение

Изучению европейских зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus* complex) посвящено значительное количество исследований, затрагивающих разнообразные аспекты их биологии. Причиной такого интереса к видам, составля-

ющим комплекс, без сомнения является уникальным характер их взаимодействия в процессе воспроизводства, как во времени, так и в пространстве, что достаточно подробно описано в литературе начиная с Л. Бергера [1].

В настоящее время известно не менее 7 типов популяционно-генетических систем зеленых лягушек [2, 3]. Один из вопросов, связанных с существованием гибридного вида съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) в рамках взаимодействия с родительскими видами – это особенности соотношения тех или иных популяционно-генетических систем в различных частях ареала. При анализе пространственного распределения видов на территории Волжского бассейна по сравнению с популяциями из более западных частей ареала «...создается впечатление о существовании определенного своеобразия в распространении зеленых лягушек...» [4]. В Поволжье наблюдается относительно частая встречаемость популяционных систем R-E-L-типа (включает все три вида комплекса – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), *P. esculentus*, *P. lessonae* (Camerano, 1882)) и смешанных популяций озерной и прудовой лягушек, размножающихся без образования гибридов (L-R-тип). Кроме того, в регионе съедобная лягушка распространена сравнительно редко. Одна из причин этого, по-видимому, связана с распространением в Поволжье прудовой и, как следствие, съедобной лягушек на восточной периферии ареала. В Республике Татарстан и на сопредельных территориях находки съедобной лягушки немногочисленны [5–8], на основании чего предложено внести вид во второе издание Красной книги РТ.

Ситуация осложняется присутствием в регионе выделяемой в последнее десятилетие «восточной» формы (*P.cf. bedriagae*), морфологически представляющей озерную лягушку. Последние работы, выполненные на основе генотипирования, свидетельствуют о достаточном присутствии аллелей «восточной» формы на территории Самарской, Саратовской и Пензенской областей [9–11].

В связи с вышесказанным цель исследования заключается в уточнении и анализе данных по распространению съедобной лягушки у восточной границы ареала и выявлении распределения двух форм озерной лягушки – «западной» и «восточной» – на основе генетических маркеров.

Материалы и методики исследования

Материал собран в 2013–2014 гг. в долине р. Волга, в северо-западной части РТ. Для генетического анализа взяты пробы тканей у особей, морфологически определенных как озерная *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), прудовая *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) и съедобная *P. lessonae* (Camerano, 1882) лягушки.

В анализе использовано 34 зеленых лягушки из следующих локалитетов (рис. 1):

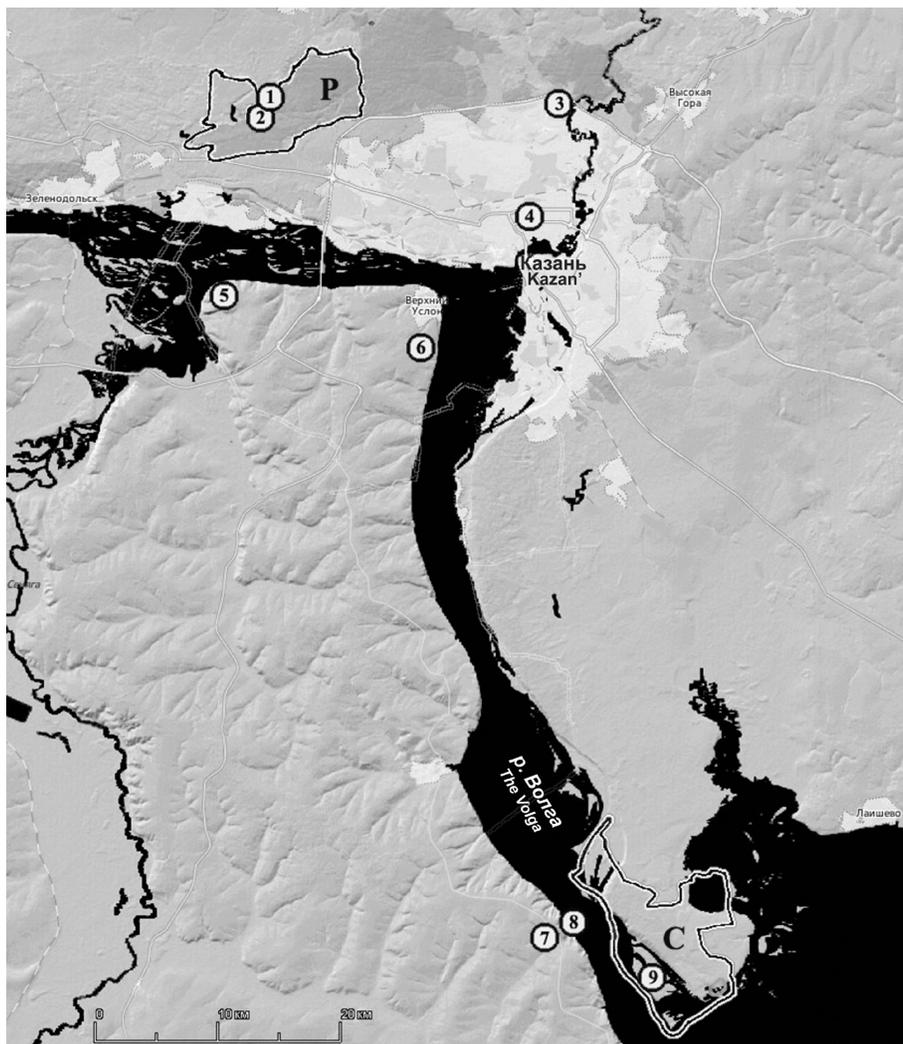


Рис. 1. Фрагмент карты Приказанья с точками сбора материала. Обозначения точек соответствуют нумерации, приведенной в тексте: P – Раифский участок, С – Саралинский участок Волжско-Камского заповедника [Fig. 1. Part of Prikazanie map with the points of material collection. Indications of the points correspond to the numbers in the text: P - Raifa site, C - Saralinsky site of the Volzhsko-Kamsky National Nature Biosphere Reserve]

1. «Шатуниха», оз. Шатуниха, полуоткрытое пойменное, охранная зона Раифского участка Волжско-Камского заповедника (далее – ВКГПБЗ), Зеленодольский р-н (N55'929671°; E48'773849°), n = 2.

2. «Белое Безводное», оз. Белое Безводное, карстовое озеро, Раифский участок ВКГПБЗ, Зеленодольский р-н (N55'924670°; E48'767112°), n = 2.

3. Озеро Большое Голубое, лесной водоем карстового происхождения, на границе г. Казани и Высокогорского р-на РТ (N55'899677°; E49'163693°), n = 2.

4. «Казань», водно-болотный комплекс у Парка Победы внутри городской застройки, г. Казань (N55'833292°; E49'112189°), n = 7.

5. «Свияга», берег водохранилища близ о. Свияжск, постоянный водоем в прибрежной приливной зоне, Зеленодольский р-н (N55'786148°; E48'7134317°), n = 11.

6. «Ключищи», берег водохранилища близ с. Ключищи, открытый водоем, образованный родниковыми стоками, Верхне-Услонский р-н (N55'682178; E48'967400), n = 3.

7. «Антоновка-1», озеро, пос. Антоновка, Камско-Устьинский р-н (N55'310464°; E49'142439°), n = 2.

8. «Антоновка-2», берег водохранилища, пос. Антоновка, Камско-Устьинский р-н (N55'316064°; E 49'162792°), n = 2.

9. «Саралы», берег водохранилища, Саралинский участок ВКГПБЗ, Лаишевский р-он (E49'25571°; N55'27598°), n = 3.

Для выделения ДНК использовалась часть пальца передней конечности амфибий, взятая прижизненно и зафиксированная в 96% этаноле. Молекулярно-генетический анализ проведен в лаборатории молекулярной экологии и систематики животных при кафедре зоологии и экологии Пензенского государственного университета по методикам, указанным в работах [9, 11]. Использовались 2 молекулярно-генетических маркера: для анализа материнских линий – фрагмент первой субъединицы гена цитохром оксидазы *COI* мтДНК («DNA barcodes», [12]), для идентификации криптических форм озерной лягушки, их гибридов и съедобной лягушки на геномном уровне – интрон 1 гена сывороточного альбумина *SAL-I* яДНК [13].

Результаты исследования и обсуждение

Результаты молекулярно-генетического анализа изученных экземпляров зеленых лягушек приведены в таблице. В озерах Раифского участка ВКГПБЗ (точки 1 и 2) выявлены только «чистые» виды (с генотипом прудовой и «западной» формы озерной лягушки).

Известно, что в пределах *Pelophylax esculentus* комплекса существует определенная приуроченность к тому или иному типу биотопов для каждого из видов: озерная лягушка в большей степени приурочена к открытым биотопам (пойменные водоемы, водохранилища и карьеры), прудовая лягушка чаще всего отмечается в лесных биотопах (лесные озера, пруды, болота). Съедобная лягушка встречается чаще всего в опушечных, а в пределах Волжского бассейна занимает и сходные с прудовой лягушкой биотопы [14].

В пределах Раифского участка ВКГПБЗ ситуация несколько иная. В оз. Белое-Безводное (точка 2), относящемся к водоемам лесного типа, выявлена популяционная система R-типа, что подтверждает результаты анализов, полученные ранее методом проточной ДНК-цитометрии [6]. В оз. Шатуниха (точка 1), расположенном в 700 м от оз. Белое-Безводное, сосуществуют озерная и

прудовая лягушки (R-L-тип). Оба водоема входят в единую гидрологическую систему рек Сумка и Сер-Булак. К ней также относятся расположенные вблизи (1–4 км) озера Илантово, Гнилое и Линево, населенные популяциями L-типа (рис. 2). Водоток рек Сумка и Сер-Булак объединяет оз. Раифское. В настоящее время это единственное в Раифском участке озеро, где сосуществуют озерная, прудовая и съедобная лягушки (R-E-L-тип). Гибридизация также происходит в оз. Круглое, но здесь наблюдается наиболее распространенная популяционная система L-E-типа. В реках Сер-Булак и Сумка, представляющих собой основные водотоки Раифской части ВКГПБЗ и связывающих водоемы, отмечена только озерная лягушка (R-тип) [6].

**Генетическая характеристика изученных выборок лягушек
Pelophylax esculentus комплекса
[Genetic characteristic of the studied samples of *Pelophylax esculentus* complex]**

№	Локалитет [Location]	Тип ПС [PS type]	Генотип [Genotype]		n
			яДНК [nuclear DNA]	мтДНК [mtDNA]	
1	Шатуниха [Shatunikhа]	R-L	RR	R	1
			LL	L	1
2	Белое-Безводное [Beloe-Bezvodnoe]	R	RR	R	2
3	Большое Голубое [Bol'shoe Goluboe]	E	BL	B	2
4	Казань [Kazan']	E	RL	L	5
			RL	R	2
5	Свияга [Sviyaga]	R-E	RR	R	4
			RR	B	2
			RB	R	4
			RL	L	1
6	Ключищи [Klyuchishchi]	R	RR	R	2
7	Антоновка-1 [Antonovka-1]	R	RB	B	1
			RR	R	1
8	Антоновка-2 [Antonovka-2]	R	RR	R	1
			RR	B	1
9	Саралы [Saraly]	R	RR	B	3

Примечание. ПС – популяционная система; R – аллели «западной» формы озерной лягушки; B – «восточной» формы; L – прудовой лягушки.

[Note. PS - population system, R - alleles of *Rana ridibunda* “western” form, B - “eastern form”, L - *Rana esculenta*]

Таким образом, формирование смешанных популяционных систем в Раифской части ВКГПБЗ происходит за счет проникновения озерной лягушки из Волги в биотопы, населенные прудовой лягушкой. Смешанные популяционно-генетические типы (L-E, R-E-L) существуют в нижней части гидрологической сети исследованной территории. В водоемах лесной части гибридизация озерной и прудовой лягушек не отмечена. В перспективе данный процесс ведет к значительному изменению или замещению существующих популяционных систем.

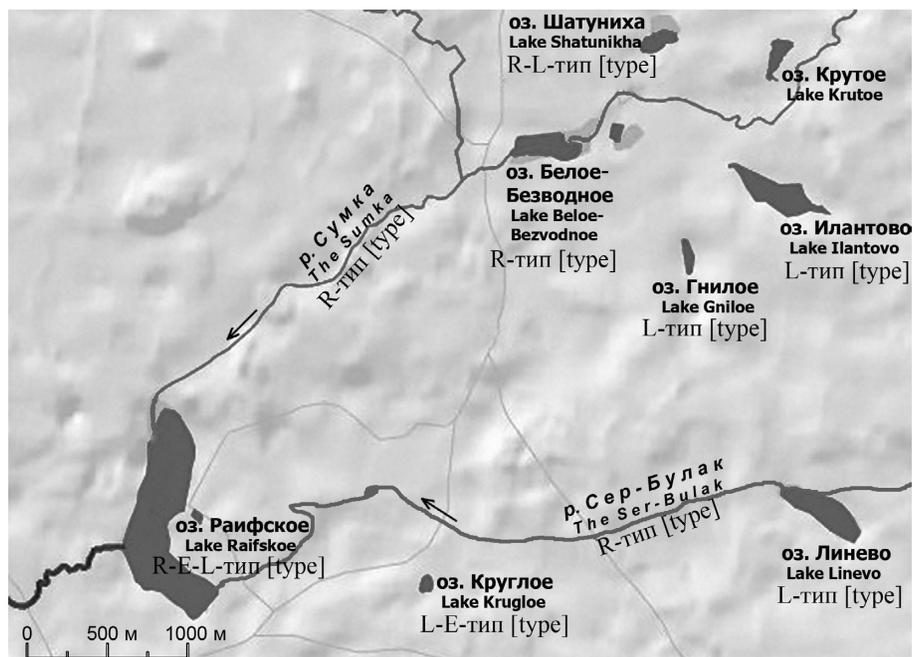


Рис. 2. Распределение популяционных систем зеленых лягушек в Раифском участке ВКГПБЗ

[Fig. 2. Distribution of *Pelophylax esculentus* complex population systems in Raifa site of the Volzhsko-Kamsky National Nature Biosphere Reserve]

До недавнего времени данные об обитании съедобной лягушки на территории РТ основаны на исследовании морфологических признаков [15–17]. В отдельных точках обитание вида подтверждено методом проточной ДНК-цитометрии [4]. Достоверно выявленные местообитания съедобной лягушки также известны на территории г. Казани и в Раифском участке ВКГПБЗ [6, 18].

Нами съедобная лягушка обнаружена к востоку от Раифского участка ВКГПБЗ, в оз. Голубое (точка 3), расположенном на северной окраине г. Казани. Озеро относится к пойме р. Казанка с ключами и выходами солоноватых вод, характеризуется холодноводным гидротермическим режимом и гидрокарбонатным типом воды. Такая специфика обуславливает низкую численность земноводных. Отметим, что у обеих отловленных здесь особей *P. esculentus* донором митохондриального и ядерного гаплотипов озерной лягушки выступает ее «восточная» форма *P. cf. bedriagae* (см. ниже).

Выборка из точки 4 (г. Казань, Парк Победы) целиком представлена съедобными лягушками, в ядерном геноме которых, в отличие от точки 3, обнаружены аллели «западной» формы *P. ridibundus*. По материнской линии две особи содержали мтДНК «западной» формы озерной лягушки, остальные пять – прудовой лягушки. Водно-болотные биотопы в этой точке являют-

ся остатком поймы р. Казанка, трансформированной в результате воздействия подпора водохранилища и нарушения гидрологического режима при застройке. Ранее в этой части поймы методом проточной ДНК-цитометрии выявлена прудовая лягушка [17]. Поскольку данных о наличии в этом водоеме озерной лягушки нет, можно говорить о формировании в этой точке популяционной системы E-L-типа.

В популяции зеленых лягушек близ устья р. Свияга (точка 5) преобладает озерная лягушка: из 11 особей четыре имели специфичную для *P. ridibundus* комбинацию маркеров мтДНК и яДНК, т.е. диагностировались как генетически «чистая» «западная» форма. Шесть лягушек имели гибридное происхождение, четыре из них представлены гетерозиготными по маркеру яДНК экземплярами с мтДНК «западной» формы, а две совмещали в генотипе маркеры двух форм – яДНК «западной» и мтДНК «восточной». Единственная особь съедобной лягушки имела вариант ядерного генома «западной» формы озерной лягушки, а митохондриального – *P. lessonae*.

Факт обнаружения *P. esculentus* в правобережье Волги близ устья р. Свияга отмечается впервые. Точка 5 географически отдалена от ближайших известных находок прудовой и съедобной лягушек на западе, севере и востоке [5, 7, 8] на расстояние порядка 135–180 км. Полученные данные позволяют предположить, что здесь формируется популяционная система R-E-типа. Сведения о популяциях такого типа в Поволжье имеются в Ульяновской области [4], указываются для Самарской области [19], в Мордовии известна единственная популяция [20]. Одним из объяснений находки может быть версия о проникновении прудовой или съедобной лягушек с левобережья Волги. В качестве способствующих проникновению факторов можно отметить зарегулированный сток, разнонаправленность течений Волги и Свияги (запад–восток и юг–север соответственно), а также множество островных включений и отмелей на обширном устьевом участке р. Свияга.

В остальных исследованных точках (6–8) Правобережья Волги съедобная лягушка не выявлена.

В пределах Саралинского участка ВКГПБЗ (точка 9) в силу различия условий наблюдается экологическая дифференциация зеленых лягушек, характерная для видов *Pelophylax esculentus* комплекса в бассейне р. Волга [14]. В акватории этой части заповедника обитают прудовая и озерная лягушки [15, 16, 21], микропопуляции которых занимают водоемы различного типа. В открытых частях Куйбышевского водохранилища держится исключительно озерная лягушка, а прибойные явления и отсутствие развитой водной растительности препятствуют проникновению *R. lessonae*. Поскольку сбор генетических образцов произведен только в прибойной линии водохранилища, гаплотипы прудовой лягушки в наших материалах отсутствуют. Закрытые протоки, внутренние и временные водоёмы биотопически тесно сообщаются с остальной частью водохранилища и населены особями с морфологией как озерной, так и прудовой лягушек (предположительно R-L-

тип). Открытость и связанность водоемов дают основание предполагать взаимопроникновение особей из различных экологических микропопуляций и гибридизацию видов.

В отношении «восточной» формы озерной лягушки недавно показано, что северная граница распространения ее аллелей в правобережном Поволжье практически достигает 54° параллели [9]. Выявленная нами генетическая структура прибрежных популяций Куйбышевского водохранилища (точки 5–8) (гетерозиготность по маркеру яДНК и наличие аллелей мтДНК обеих форм озерной лягушки), расположенных на достаточном удалении друг от друга (≈ 55 км), свидетельствует о гибридизации «восточной» и «западной» форм и позволяет отодвинуть границу этой зоны к северу почти до 56° с. ш. Точка 3 в правобережье Волги севернее г. Казань (оз. Голубое), в которой выявлен гаплотип «восточной» формы, на сегодняшний день является крайним северо-восточным пунктом обнаружения в Поволжье мтДНК *P. cf. bedriagae*.

Вместе с тем факты выявления аллелей «восточной» озерной лягушки в Заволжье, как на Саралинском участке ВКГПБЗ, так и в оз. Голубом, могут быть объяснены естественными и антропогенными причинами. В первом случае в качестве наиболее эффективного вектора распространения можно рассматривать явление орнитохории, поскольку долина Волги со всеми прилегающими водоемами исторически является одним из основных путей миграции птиц водного и околоводного комплекса [22]. Данное предположение не исключает заноса носителей и водным транспортом.

Заключение

Полученные в результате молекулярно-генетического анализа данные расширяют наши представления о распространении видов *P. esculentus* комплекса на территории Республики Татарстан. Местообитания съедобной лягушки в большей степени связаны с водоемами, подвергшимися влиянию деятельности человека. Скудные сведения о распространении, численности и биологии съедобной лягушки вновь поднимают вопрос о включении вида в очередное издание Красной книги РТ со статусом «недостаточно изучен». Пример Раифского участка Волжско-Камского заповедника свидетельствует о продолжающемся процессе изменения и формирования популяционно-генетических систем зеленых лягушек.

Решение вопроса о видовой самостоятельности лягушки *P. cf. bedriagae*, исследование границ ее ареала и явления гибридизации представляют интерес в зоогеографическом и эволюционном аспектах. Данные молекулярно-генетического анализа расширяют зону симпатрии и гибридизации «западной» и «восточной» форм озерной лягушки в Поволжье до 56° с.ш.

Литература

1. Berger L. Embryonal and larval development of F1 generation green frog different combinations // Acta zool. Cracow. 1967. Vol. 12, № 7. P. 123–160.
2. Лада Г.А. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов. 1995. С. 88–109.
3. Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E. Distribution, population system and reproductive behavior of green frog (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia // Russian Journal of Herpetology. 1995. Vol. 2, № 1. P. 46–57.
4. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Лада Г.А., Ручин А.Б., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И. Гибридогенный комплекс *Ranaesculenta*: существует ли «Волжский парадокс» // Третья конференция герпетологов Поволжья. Тольятти, 2003. С. 7–12.
5. Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Биология. Ижевск, 2000. № 5. С. 70–75.
6. Замалетдинов Р.И., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. О структуре комплекса зеленых лягушек в Раифском участке Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского государственного природного заповедника. Казань, 2005. Вып. 6. С. 326–333.
7. Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К. О фауне зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Чувашии // Научные труды национ. парка «Чаваш вармане». Чебоксары: Новое время, 2010. Т. 3. С. 102–110.
8. Свинин А.О., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Розанов Ю.М. Распространение и типы популяционных систем зелёных лягушек рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843 в республике Марий Эл // Современная герпетология. 2013. Т. 13, вып. 3/4. С. 137–147.
9. Ермаков О.А., Закс М.М., Тутов С.В. Диагностика и распространение «западной» и «восточной» форм озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* s. L. в Пензенской области (по данным анализа гена COI мтДНК) // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2013. Т. 18, вып. 6. С. 2999–3002.
10. Ермаков О.А., Файзулин А.И., Закс М.М., Кайбелева А.И., Зарипова Ф.Ф. Распространение «западной» и «восточной» форм озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* L. на территории Самарской и Саратовской областей (по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16, № 5 (1). С. 409–412.
11. Закс М.М., Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Тутов С.В. Молекулярно-генетическая и морфологическая характеристика озёрных лягушек (*Pelophylax ridibundus*) из Пензенской области // Современная герпетология: проблемы и пути их решения : матер. докл. Первой междунар. молод. конф. герпетологов России и сопред. стран. СПб., 2013. С. 86–89.
12. Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., de Waard J.R. Biological identifications through DNA barcodes // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2003. Vol. 270. P. 313–321.
13. Plötner J., Köhler F., Uzzell T., Beerli P., Schreiber R., Guex G.D., Hotz H. Evolution of serum albumin intron-1 is shaped by a 5' truncated non-long terminal repeat retrotransposon in western Palearctic water frogs (Neobatrachia) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2009. Vol. 53. P. 784–791.
14. Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М. : Наука, 1983. 175 с.
15. Галеева Д.Н., Гаранин В.И., Замалетдинов Р.И., Павлов А.В. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Татарстан // Материалы к кадастру

- амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород : Международный Социально-экологический союз; Экоцентр «Дронт», 2002. С. 186–221.
16. Павлов А.В., Замалетдинов Р.И. Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения. Казань, 2002. 92 с.
 17. Замалетдинов Р.И. Экология земноводных в условиях большого города (на примере г. Казани) : дис. ... канд. биол. наук. Казань : ИнЭПС АН РТ, 2003. 167 с.
 18. Ручин А.Б., Лада Г.А., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К., Замалетдинов Р.И. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги // Поволжский экологический журнал. 2009. № 2. 137–147.
 19. Файзуллин А.И., Чихляев И.В., Кузвенко А.Е. Амфибии Самарской области. Тольятти : Кассандра, 2013. 140 с.
 20. Ручин А.Б., Рыжов М.К. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск : Изд-во Морд. ун-та, 2006. 160 с.
 21. Garanin V.I. The distribution of amphibians in the Volga-Kama region // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. Sofia-Moscow. 2000. Vol. 5. P. 79–132.
 22. Попов В.А., Некрасов Б.В., Гориков П.К., Артемьев Ю.Т., Соколов Б.В., Мингалеев И.В., Тазетдинов М.Г., Попов А.В. Результаты визуального изучения пролета птиц в устьевом участке Камы за 1956–1964 гг. // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. М. : Наука, 1964. С. 71–84.

Поступила в редакцию 19.02.2015 г.; повторно 05.05.2015 г.; принята 15.07.2015 г.

Авторский коллектив:

Замалетдинов Ренат Ирекович – канд. биол. наук, ст. преподаватель кафедры природообустройства и водопользования Института управления, экономики и финансов Казанского (Приволжского) федерального университета (г. Казань, Россия). E-mail: <https://i.ricinus@rambler.ru>

Павлов Алексей Владиленович – канд. биол. наук, с. н. с. Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (п. Садовый, Зеленодольский р-н Республики Татарстан, Россия). E-mail: zilantelan@mail.ru

Закс Михаил Михайлович – канд. биол. наук, лаборант-исследователь кафедры зоологии и экологии Пензенского государственного университета (г. Пенза, Россия). E-mail: zaks.pnz@gmail.com

Иванов Александр Юрьевич – аспирант кафедры зоологии и экологии Пензенского государственного университета (г. Пенза, Россия). E-mail: akella58@mail.ru

Ермаков Олег Александрович – канд. биол. наук, доцент, кафедры зоологии и экологии Пензенского государственного университета (г. Пенза, Россия). E-mail: oaermakov@list.ru

Zamaletdinov RI, Pavlov AV, Zaks MM, Ivanov AY, Ermakov OA. Molecular-genetic characteristic of *Pelophylax esculentus* complex from the eastern range of distribution (Volga region, Tatarstan Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):54-66. doi: 10.17223/19988591/31/5. In Russian, English summary

Renat I. Zamaletdinov¹, Alexey V. Pavlov², Mikhail M. Zaks³, Alexandr Y. Ivanov³, Oleg A. Ermakov³

¹ Kazan (Volga Region) Federal University, Tatarstan Republic, Russian Federation

² Volzhsko-Kamsky National Nature Biosphere Reserve, Sadoviy set., Zelenodolsk dist., Tatarstan Republic, Russian Federation

³ Penza State University, Penza, Russian Federation

Molecular-genetic characteristic of *Pelophylax esculentus* complex from the eastern range of distribution (Volga region, Tatarstan Republic)

We studied patterns of the *Pelophylax esculentus* complex population-genetic system at the eastern border of their distribution range (Volga region, Tatarstan Republic) and such cryptic forms as *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) and *P. cf. bedriagae*.

A total of 34 frogs were captured in 9 spots of the Prikazanie (an area around Kazan City at the range of 70 km). Tissue specimens (a bit of finger) were fixed in 96% ethanol. We used a short fragment of mtDNA from cytochrome c oxidase 1 (COI) region to identify maternal species («DNA barcodes», Hebert et al., 2003). Analyses of cryptic forms and their hybrids were performed by means of intron-1 of the serum albumin gene (SAI-1) (Plötner et al., 2009). Detailed analysis protocol was described according to Ermakov et al., 2013; Zaks et al., 2013.

We revealed 5 types of population-genetic systems (R, L, R-L, L-E, R-E-L) in Raifa site of the Volga-Kama Reserve. The invasion of *P. ridibundus* in *P. lessonae* (Camerano, 1882) habitats from the Volga River is a formation factor of mixed population systems (L-E, R-E-L). Both species hybridization is not recorded in lakes and rivers of forest biotopes. We observe the existence of R-L population in Saraly part of the Reserve. Outside the Reserve, on the right bank of the Volga River a new single *P. esculentus* (Linnaeus, 1758) population is found, which is situated within 135-180 km range from the nearest known points of the species. E-type population, that is unique in Volga Region, is found on the northern border of Kazan City. The "eastern" form of *P. ridibundus* is a maternal species in the population. *P. esculentus* inhabits the pond in the center of the City (presumably E-L system).

We identified the alleles of *P. cf. bedriagae* in 4 points on the right bank and 2 points on the left bank of the Volga River, which indicates the hybridization of the *P. ridibundus* "eastern" and "western" forms. It allows moving the boundary of the hybridization zone to the north along the Volga River nearly at 56° N. Identification of *P. ridibundus* "eastern" form on the left bank of the Volga River can explain the phenomenon of ornitochore and/or anthropogenic introduction by river transportation

The article contains 2 Figures, 1 Table, 22 References.

Key words: Pelophylax esculentus complex; *P. ridibundus*; *P. cf. bedriagae*; cytochrome oxidase; serum albumin; Volga Region; Tatarstan Republic.

References

- Berger L. Embryonal and larval development of F1 generation green frogs different combinations. *Acta zoologica cracovensia*. 1967;12(7):123-160.
- Lada GA. Sredneevropeyskie zelenye lyagushki (gibridogennyy kompleks *Rana esculenta*): vvedenie v problemu [European water frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex): introduction to the problem]. In: *Flora i fauna Chernozem'ya* [Flora and fauna of the Chernozem zone]. Tambov: Tambov State University Publ.; 1995. pp. 88-109. In Russian
- Lada GA, Borkin LYa, Vinogradov AE. Distribution, population system and reproductive behavior of green frog (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia. *Russian Journal of Herpetology*. 1995;2(1):46-57.
- Borkin LYa, Litvinchuk SN, Rozanov YuM, Lada GA, Ruchin AB, Fayzulin AI, Zamaletdinov RI. Gibridogennyy kompleks *Rana esculenta*: sushchestvuet li «Volzhskiy paradoks» [Hybridogenetic *Rana esculenta* complex: Does "the Volga paradox" exist?]. In: *Tret'ya konferentsiya gerpetologov Povolzh'ya* [3rd Conference of the Volga Region herpetologists. Proc. of the Sci. Conf. Tol'yatti, 5-7 February 2003]. 2003. pp. 7-12. In Russian
- Borisovskiy AG, Borkin LYa, Litvinchuk SN, Rosanov YuM. Morphometric characteristics of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Udmurtia. *Bulletin of Udmurt University*. 2000;5:70-75. In Russian
- Zamaletdinov RI, Borkin LYa, Litvinchuk SN, Rozanov YuM. O strukture kompleksa zelenykh lyagushek v Raifskom uchastke Volzhsko-Kamskogo zapovednika [On the structure of green water frog complex in Raifa site of the Volzhsko-Kamsky Reserve]. In:

- Trydi Volzhsko-Kamskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika*. 2005;6:326-333. In Russian
7. Ruchin AB, Borkin LYa, Lada GA, Litvinchuk SN, Rozanov YuM, Ryzhov MK. O faune zelenykh lyagushek (*Rana esculenta* complex) Chuvashii [On the fauna of green water frogs (*Rana esculenta* complex) in Chuvashia]. In: *Nauchnie trydi natsional'nogo parka "Chavash varmane"* [Proc. of the National Reserve "Chavash varmane"]. Vol. 3. Cheboksary: Novoe vremya Publ.; 2010. pp. 102-110. In Russian
 8. Svinin AO, Litvinchuk SN, Borkin LJ, Rosanov JM. Distribution and population system types of green frogs (*Pelophylax* Fitzinger, 1843) in Mari El Republic. *Sovremennaya gerpetologiya*. 2013;13(3/4):137-147. In Russian, English summary
 9. Ermakov OA, Zaks MM, Titov SV. Diagnostics and distribution of "western" and "eastern" forms the marsh frog *Pelophylax ridibundus* s. l. in the Penza region by analysis of mtDNA cytochrome oxidase gene. *Tambov University reports. Series: Natural and Technical Sciences*. 2013;18(6): 2999-3002. In Russian, English summary
 10. Ermakov OA, Fayzulin AI, Zaks MM, Kaybeleva EI, Zaripova FF. Distribution "western" and "eastern" forms of marsh frog *Pelophylax ridibundus* s. l. in the Samara and Saratov region (on data of analysis of mtDNA and nDNA). *Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2014;16(5(1)):409-412. In Russian, English summary
 11. Zaks MM, Bystrakova NV, Ermakov OA, Titov SV. Molekulyarno-geneticheskaya i morfologicheskaya kharakteristika ozernykh lyagushek (*Pelophylax ridibundus*) iz Penzenskoy oblasti [Molecular-genetic and morphological characteristics of *Pelophylax ridibundus* in Penza oblast]. In: *Sovremennaya gerpetologiya: problemy i puti ikh resheniya*. Pervaya mezhd. molod. konfer. gerpetologov Rossii i sopred. Stran [Modern herpetology: problems and ways of their solution. Proc. of the 1th International Youth Conference of herpetologists of Russia and neighboring countries (St. Petersburg, Russia, 25-27 November 2013)]. Zoologicheskii in-t RAN. 2013:86-89. In Russian
 12. Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, de Waard JR. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series Biological Sciences*. 2003;270:313-322. doi: [10.1098/rspb.2002.2218](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218)
 13. Plötner J, Köhler F, Uzzell T, Beerli P, Schreiber R, Guex GD, Hotz H. Evolution of serum albumin intron-1 is shaped by a 5' truncated non-long terminal repeat retrotransposon in western Palearctic water frogs (Neobatrachia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2009;53:784-791. doi: [10.1016/j.ympev.2009.07.037](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.07.037)
 14. Garanin VI. Zemnovodnye i presmykayushchiesya Volzhsko-Kamskogo kraya [Amphibians and Reptiles of the Volga-Kama region]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 175 p. In Russian
 15. Galeeva DN, Garanin VI, Zamaletdinov RI, Pavlov AV. Materialy k kadastru zemnovodnykh i presmykayushchikhsya Respubliki Tatarstan [Data on the inventory of amphibians and reptiles of the Tatarstan Republic]. In: *Materialy k kadastru amfibiy i reptilyi basseyna Sredney Volgi* [Data on the inventory of amphibians and reptiles of the Middle Volga Basin]. Nizhniy Novgorod: Dront Publ.; 2002. pp. 186-221. In Russian
 16. Pavlov AV, Zamaletdinov RI. Zhivotnyy mir Respubliki Tatarstan. Amfibii i reptilii. Metody ikh izucheniya [Animal world of the Tatarstan Republic. Amphibians and reptiles. Methods of their investigation]. Kazan'. 2002. 92 p. In Russian
 17. Zamaletdinov RI. Ekologiya zemnovodnykh v usloviyakh bol'shogo goroda (na primere g. Kazani) [Ecology of amphibians in a big city (by the example of Kazan). CandSci. Dissertation, Biology]. Kazan': Institute of Ecology of Natural Ecosystems, Tatarstan Academy of Sciences; 2003. 167 p. In Russian
 18. Ruchin AB, Lada GA, Borkin LYa, Litvinchuk SN, Rosanov YuM, Ryzhov MK, Zamaletdinov RI. On habitat distribution of three green frog species of the *Rana esculenta* complex in the Volga River basin. *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2009;2:137-147. In Russian, English summary

19. Fayzullin AI, Chikhlyayev IV, Kuzovenko AE. Amfibii Samarskoy oblasti [Amphibians of Samara oblast']. Tol'yatti: Kassandra Publ.; 2013. 140 p. In Russian
20. Ruchin AB, Ryzhov MK. Amfibii i reptilii Mordovii: vidovoe raznoobrazie, rasprostranenie, chislennost' [Amphibians and reptiles of Mordovia: species diversity, distribution and abundance]. Saransk: Mordovia University Publ.; 2006. 160 p. In Russian
21. Garanin VI. The distribution of amphibians in the Volga-Kama region. *Advances in Amphibian Reserch in the Former Soviet Union*. Sofia-Moscow, 2000;5:79-132.
22. Popov VA, Nekrasov BV, Gorshkov PK, Artem'ev YuT, Sokolov BV, Mingaleev IV, Tazetdinov MG, Popov AV. Rezul'taty vizual'nogo izucheniya proleta ptits v ust'evom uchastke Kamy za 1956-1964 gg. [Results of visual investigation of bird flight in the mouth of the Kama for 1956-1964]. In: *Prirodnye resursy Volzhsko-Kamskogo kraya. Zhivotnyy mir* [Nature resources of Volga-Kama region. Animal world]. Moscow: Nauka Publ.; 1964. pp. 71-84.

Received 2 February 2015;

Revised 5 May 2015;

Accepted 15 July 2015

Authors info:

Zamaletdinov Renat I, Cand. Sci. (Biol.), Senior Lecturer, Department of Environmental Engineering and Water Management, Institute of Management, Economics and Finance, Kazan (Volga Region) Federal University, 18 Kremlyovskaya Str., Kazan 420008, Russian Federation.

E-mail: i.ricinus@rambler.ru

Pavlov Alexey V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Volzhsko-Kamsky National Nature Biosphere Reserve, 1 Vekhova Str., Sadoviy Set., Zelenodolsk Dist., Tatarstan Republic 422537, Russian Federation.

E-mail: zilantelan@mail.ru

Zaks Mikhail M, Cand. Sci. (Biol.), Assistant Researcher, Department of Zoology and Ecology, Penza State University, 40 Krasnaya Str., Penza 440026, Russian Federation.

E-mail: zaks.pnz@gmail.com

Ivanov Alexandr Y, PhD. Student, Department of Zoology and Ecology, Penza State University, 40 Krasnaya St., Penza 440026, Russian Federation.

E-mail: akella58@mail.ru

Ermakov Oleg A, Cand. Sci. (Biol.), Assistant Professor, Department of Zoology and Ecology, Penza State University, 40 Krasnaya Str., Penza 440026, Russian Federation.

E-mail: oaermakov@list.ru

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 577.128

doi: 10.17223/19988591/31/6

И.Е. Злобин

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва, Россия

Лабильный пул ионов меди как необходимый компонент системы ее клеточного гомеостатирования

Существенная часть меди в клетках находится в виде комплексов с низкомолекулярными лигандами, образуя лабильный пул данного металла. За счет сохранения кинетической подвижности ионов меди в составе лабильного пула происходит ее распределение по клетке и доставка к медьсвязывающим белкам, например металлошаперонам и металлоферментам. Вероятно, основными лигандами лабильных ионов меди в клетке являются различные цистеин-содержащие соединения. Обсуждается роль глутатиона, металлотиионеинов, фитохелатинов и некоторых других соединений в связывании лабильного пула ионов меди. Определяется возможная роль низкомолекулярных комплексов меди в генерации активных форм кислорода.

Ключевые слова: медь; лабильный пул; АФК, металлотиионеины; глутатион.

Введение

Медь является необходимым для аэробных организмов элементом; в то же время медь – один из наиболее токсичных тяжелых металлов. Клеткам необходимо обеспечивать адресную доставку ионов данного металла к медьсодержащим белкам, вместе с тем не допуская ее случайных взаимодействий с другими биомолекулами.

Аффинность связывания меди с белками и другими биомолекулами очень высока [1–3], а неспецифическое связывание ионов меди с биомолекулами способно изменять их структуру и нарушать биологические функции. Кроме того, медь является редокс-активным металлом, который способен в ходе реакции Фентона генерировать высокоактивные свободные радикалы из сравнительно инертных активных форм кислорода (АФК), таких как супероксид или H_2O_2 [5, 6]. При этом в генерации АФК способны участвовать не только свободные акваионы меди, которые в клетке отсутствуют [6, 7], но и ионы меди в связанной форме, если при этом в сайте связывания сохраняется возможность окислительно-восстановительных переходов между $Cu(I)$ и $Cu(II)$ [8–12].

С другой стороны, очень высокая способность цитоплазмы клеток связывать медь означает, что медьсодержащие ферменты не могут снабжать-

ся данным элементом просто за счет термодинамически свободных ионов меди, растворенных в цитозоле [6, 13]. Сразу же после поступления в клетку медь должна связываться с определенными соединениями, причем образующиеся комплексы должны обладать следующими свойствами:

- аффинность связывания меди данными комплексами должна быть высока, чтобы не допускать случайного перехода ионов меди на не предназначенные для этого биомолекулы, т.е. комплексы должны иметь высокую термодинамическую стабильность;

- в то же время медь в составе комплексов должна быть кинетически лабильной, чтобы легко переходить к металлсвязывающим сайтам специфических медьсодержащих белков по термодинамическому градиенту;

- соединения должны легко перемещаться по клетке; кроме того, их концентрация во внутриклеточной среде должна быть велика. Это необходимо для того, чтобы перехватывать ионы меди сразу же после их поступления в клетку, а потом быстро переносить ее по клетке к сайтам требования;

- медь в этих соединениях должна быть стабилизирована в одной окислительной форме и не способна генерировать АФК.

Действительно, в клетке, помимо меди, находящейся в составе металлопротеинов, где она выполняет свои физиологические функции, значительная часть меди находится в виде кинетически лабильного обменного пула, в состав которого медь включается сразу после поглощения и откуда переходит в состав металлопротеинов [14, 15]. Основу лабильного пула меди, по всей видимости, составляют комплексы Cu(I) с цистеинсодержащими биомолекулами. Цель данной работы состоит в том, чтобы рассмотреть основные группы соединений, участвующих в формировании лабильного пула ионов меди в клетках, заострив внимание на оценке кинетической подвижности ионов меди в составе данных комплексов, а также на способности комплексов участвовать в генерации АФК.

Роль глутатиона в формировании лабильного пула ионов меди

Значительная часть лабильного пула меди в клетке может быть образована комплексами Cu(I) с глутатионом [16–18]. Восстановленный глутатион (GSH) имеет очень высокую аффинность связывания с одновалентной медью; константа диссоциации комплекса Cu(I)–GSH составляет порядка 10^{-11} М [18]. Глутатион содержится в клетках в высоких концентрациях [19], и его содержание примерно на 2 порядка превышает общее содержание в них меди [6]. В культурах клеток млекопитающих показано, что в контрольных условиях более половины внутриклеточной меди находится в виде комплексов с GSH; при действии же избыточных концентраций меди уже в течение первых часов повышается доля комплексов меди с металлотионеинами и с Cu,Zn-супероксиддисмутазой, а с глутатионом – снижается [20, 21].

Как известно, для доставки меди к металлопротеинам существуют специальные белки – металлошапероны, которые переносят медь в форме

Cu(I) к молекулам медьсодержащих белков и за счет специфических межмолекулярных взаимодействий включают металл в их состав [22]. Однако маловероятно, что металлошапероны получают медь непосредственно от белков – транспортеров меди [23]; так, делеция или сверхэкспрессия генов металлошаперонов АТОХ1 или ССС не влияли на скорость начального поступления меди в культуру клеток почки эмбриона НЕК293 [14]. В то же время при снижении содержания в клетках НЕК293 восстановленного глутатиона на 95% скорость поступления в них меди падала на 50%. Вероятно, поступающие в клетку ионы меди первоначально связываются именно с молекулами GSH, так как концентрация глутатиона в клетке превышает содержание в ней молекул транспортеров и металлошаперонов на несколько порядков [14]. Из состава комплексов с GSH медь может легко переходить к сравнительно немногочисленным молекулам металлошаперонов; аффинность металлошаперонов к Cu(I) существенно выше, чем у GSH, и в результате *in vivo* GSH и металлошапероны обладают сопоставимой способностью связывать медь [18]. В клетках *Saccharomyces cerevisiae* комплексы меди с глутатионом являются основным источником меди для шаперона Atx1; вероятно, *in vivo* данный шаперон существует в виде димера, включающего две молекулы белка Atx1, два иона Cu(I) и две молекулы GSH [16].

В некоторых случаях глутатион может непосредственно участвовать в доставке меди к медьсодержащим белкам. Так, у большинства исследованных организмов медь может встраиваться в состав апофермента супероксиддисмутазы без участия шаперона ССС, а у нематоды *Caenorhabditis elegans* данный шаперон отсутствует [24]. Для осуществления процесса ССС-независимой активации Cu,Zn-СОД необходим глутатион [25, 26]. Активность СОД из эритроцитов *Bos taurus* на 100% восстанавливалась *in vitro* комплексом Cu(I)-GSH, причем в процессе восстановления обнаруживалось прямое взаимодействие комплекса с активным сайтом фермента [27]. С другой стороны, на мутантах *Arabidopsis thaliana*, не вырабатывавших ССС, показано, что *in vitro* комплекс меди с GSH способен восстанавливать активность СОД более эффективно, чем CuSO₄, только в том случае, если одновременно в реакцию вносился экстракт из растений-мутантов по гену ССС [28], т.е. процесс внедрения меди из комплекса Cu(I)-GSH в состав апоСОД *A. thaliana* резко усиливался за счет некоторого неидентифицированного фактора.

Одно из важнейших свойств комплекса меди с GSH состоит в том, что медь в нем стабилизирована в виде Cu(I), а окислительно-восстановительные переходы Cu(I)↔Cu(II) невозможны до тех пор, пока ион Cu(I) связан с молекулой GSH. В системах *in vitro* показано, что при наличии определенного избытка GSH над Cu(II) медь восстанавливается глутатионом до Cu(I) и связывается с молекулами GSH, в результате чего участие ионов Cu(I) в реакции Фентона становится невозможным и образования в растворе гидроксильных радикалов не происходит [29–32]. Способность к генерации

гидроксильных радикалов возвращается к ионам меди только после того, как они высвобождаются в раствор в результате полного окисления SH-содержащих лигандов [33, 34], но в условиях *in vivo* подобная ситуация вряд ли будет иметь место, так как концентрация тиолов в клетках на порядки превышает содержание в них меди [31].

В ряде работ обнаружено, что комплексы меди с GSH, хотя и не способны генерировать гидроксильные радикалы, но активно образуют супероксид-радикал, из чего был сделан вывод, что медь в составе комплекса с глутатионом сохраняет редокс-активность [35–37]. Однако в других работах показано, что источником генерации супероксида служат тиоловые радикалы RS \cdot , образующиеся в ходе окисления комплексов тиолов с медью; медь же в ходе реакции окисления остается в виде Cu(I) до тех пор, пока связана с тиолами [31, 33]. Таким образом, хотя комплексы Cu(I) с тиолами и могут генерировать супероксид, но медь в данных процессах непосредственно не участвует и степень окисления металла при этом не меняется. Играет ли комплекс Cu-GSH значительную роль в генерации супероксид-радикала *in vivo*, неизвестно; при этом, однако, нужно отметить, что супероксид-радикал намного менее реакционноспособен, чем гидроксильный радикал, и в клетке есть множество систем его инактивации [4].

Роль металлотионеинов в формировании лабильного пула ионов меди

Металлотионеины (MT) – это небольшие (массой 6–7 кДа) цистеин-богатые белки, способные связывать различные d10-металлы [38, 39], в том числе Cu(I). Количество MT в норме в среднем составляет около 0,5% от содержания GSH в клетке, однако в условиях действия избытка металлов оно способно существенно возрастать [40]. За счет наличия множественных остатков цистеина MT способны связывать d10-металлы с очень высокой аффинностью – так, константы стабильности для комплексов Zn-MT составляют 10^{11} – 10^{14} , Cd-MT – 10^{15} – 10^{17} , Cu(I)-MT – 10^{17} – 10^{19} [41]. Ионы металлов, в том числе Cu(I), связываются металлотионеинами кооперативно с образованием Cu-S-кластеров; Cu-S-кластеры окружаются участками полипептидной цепи и гидрофобными атомами серы таким образом, что кластер становится малодоступным для взаимодействий с молекулами растворителя [42–44], хотя иногда отмечается и обратное [45].

Несмотря на наличие в молекуле MT металлсвязывающего кластера, где ионы Cu(I) связываются с очень высокой аффинностью и недоступны для молекул растворителя, было обнаружено, что очень сильные хелаторы Cu(I) могут удалять часть меди из состава MT. Так, в MT *Oryctolagus cuniculus* 20–30% Cu(I) со временем переходило в состав комплекса с батокупроином дисульфоновой кислоты (BCS) [46]; в составе MT *S. cerevisiae* 2 иона меди из 8 сразу же были доступны для связывания BCS, а при длительной инкубации практически вся медь из состава MT переходила в комплекс с BCS [47];

в Cu,Zn-содержащем МТ печени *B. taurus* только 1 ион Cu(I) был полностью недоступен для связывания BCS [48]. Доступность связанной с МТ меди для хелатирования может объясняться двумя причинами. Во-первых, не все ионы Cu(I) в молекуле МТ связываются одинаково. Так, в составе металлсвязывающего кластера МТ *S. cerevisiae* 2 иона Cu(I) из 8 связываются с двумя SH-группами цистеиновых остатков в то время как остальные – с тремя; по-видимому, именно эти 2 иона доступны для взаимодействий с молекулами растворителя [49] и способны немедленно связываться с BCS [47]. В разных видах МТ от 10 до 50% меди может быть связано с 2 остатками цистеина [50]; возможно, эти ионы в составе МТ более доступны для обменных реакций, чем ионы, связанные с тремя SH-группами. Во-вторых, несмотря на высокую термодинамическую стабильность Cu-S-комплексов в составе МТ, металлсодержащие кластеры в МТ являются гибкими, динамическими структурами, в пределах которых происходит постоянный разрыв и образование связей между ионами металлов и тиоловыми группами [39, 51]. В результате связанные МТ ионы металлов проявляют высокую кинетическую лабильность, постоянно перемещаются в пределах металлсвязывающего кластера и способны при наличии соответствующего термодинамического градиента легко переходить между МТ и другими металлсвязывающими лигандами [39].

Как уже говорилось выше, связывание меди SH-группами в составе комплексов с глутатионом предотвращает окислительно-восстановительные переходы меди, стабилизируя ее в виде Cu(I). Так как связывание меди в молекулах МТ также происходит за счет SH-групп остатков цистеина, то следует ожидать, что медь в виде комплексов с МТ редокс-неактивна. Действительно, в ряде работ было показано, что *in vitro* Cu-МТ способны вызывать окислительное повреждение ДНК и перекисное окисление липидов (ПОЛ) лишь в том случае, если Cu(I) из их состава высвобождается во внешнюю среду в виде иона. Это может происходить за счет окисления SH-групп остатков цистеина перекисью водорода или избытком 2-валентной меди [52–54], а также окисления и / или нитрозилирования SH-групп под действием оксида азота NO [46, 57]. Однако окисление SH-групп в составе МТ обратимо и может восстанавливаться меркаптоэтанолом, дитиотреитолом, дигидролипоевой кислотой и одним из основных клеточных восстановителей – GSH [54–56, 57], причем восстановленные остатки цистеинов снова способны связывать Cu(I) [57]. Так как среда в цитозоле в общем случае является восстановленной [19] и содержит глутатион в высоких концентрациях, то в условиях *in vivo*, скорее всего, медь в составе Cu-МТ редокс-неактивна, как и в комплексе с GSH.

Сочетание высокой термодинамической стабильности и низкой кинетической стабильности связывания Cu(I) металлотионеинами, а также редокс-неактивность меди в их составе позволяют предположить, что МТ, как и GSH, являются важными компонентами поддержания лабильного пула меди

в клетке и напрямую участвуют не только в детоксификации избытка данного металла, но и в процессах его транспорта и перераспределения в клетке, а также в передаче специфическим медьсвязывающим белкам. В виде комплексов с МТ может находиться значительная, а при некоторых условиях большая часть общей меди в клетке [20, 21, 48]. МТ способны *in vivo* принимать Cu(I) от молекул GSH, вероятно, за счет образования производного GS-Cu-МТ [20]. Также *in vivo* может происходить и обратный процесс, т.е. переход Cu(I) от молекул МТ к GSH [58]. *In vitro* показано, что МТ могут осуществлять прямой (т.е. без высвобождения ионов меди в раствор) перенос меди к стеллацианину [57], лакказе [59] и СОД [46]. Возможно, МТ могут служить донорами меди для металлошаперонов [44], однако пока напрямую это не показано. Предполагается, что МТ являются своего рода «резервуаром», в котором постоянно находится определенная часть содержащейся в клетке меди; МТ могут служить источником меди для медьсодержащих белков, а при повышении содержания металла в клетке МТ депонируют избыточные его количества [44].

С другой стороны, есть свидетельства того, что в реальных концентрациях *in vivo* металлошапероны и GSH не могут конкурировать за связывание меди с МТ, а медьсвязывающие сайты цитохром-с-оксидазы и Cu,Zn-СОД кинетически недоступны для обмена металлом с МТ [18]. В таком случае МТ являются своего рода «ловушкой» для ионов Cu(I), и находящаяся в них медь *in vivo* является недоступной. Однако против такого предположения говорит тот факт, что в клетке значительная часть МТ находится в деметаллизированном виде в форме апоМТ [56].

Другие возможные лиганды лабильной меди

По-видимому, медь в составе лабильного пула связывается и с другими лигандами, кроме GSH и металлотионеинов. Так, 85% меди в митохондриях дрожжей и 70% меди в митохондриях печени *Mus musculus* находится в виде комплекса иона Cu(I) с низкомолекулярным анионным лигандом CuL неизвестной химической природы, который служит источником Cu(I) для митохондриальных белков цитохром с-оксидазы и Cu,Zn-СОД1 [60, 61]. Данный лиганд имеет очень высокую аффинность связывания Cu(I) (K_d порядка 10^{-19}), однако при этом медь в составе комплекса CuL остается кинетически лабильной и может включаться в состав митохондриальных ферментов [61]. Данный лиганд обнаруживается не только в митохондриях, но и в цитоплазме, однако там он находится в основном в свободном от меди состоянии; предполагается, что связывание иона Cu(I) запускает перенос комплекса CuL из цитоплазмы в матрикс митохондрий [61]. По-видимому, пул меди в митохондриях не связан с GSH, так как мутанты *S. cerevisiae*, не способные синтезировать глутатион, не отличались от клеток дикого типа по содержанию меди в митохондриях [60]; кроме того, аффинность CuL к меди превосходит таковую для глутатиона [18, 61].

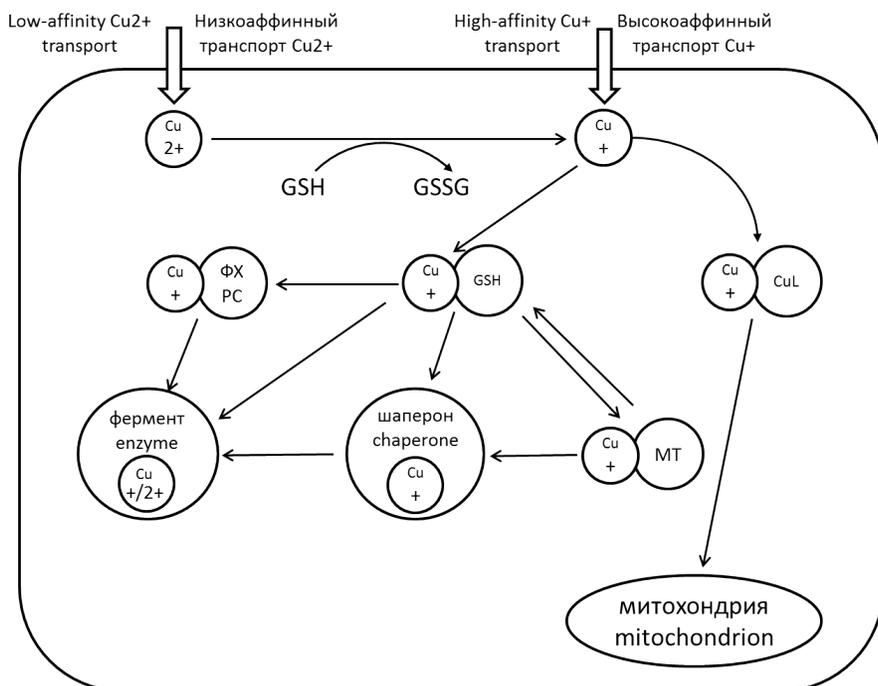


Рис. 1. Возможная схема образования пула лабильной меди в эукариотической клетке

[Fig. 1. Possible scheme of labile copper pool formation in the eukaryotic cell]

В ряде организмов, например в растениях, водорослях, некоторых грибах и нематод *C. elegans*, обнаружены небольшие металлсвязывающие пептиды, называемые фитохелатинами (ФХ). Фитохелатины имеют общую структуру $(\gamma\text{-Glu-Cys})_n\text{-Gly}$ ($n = 2-11$) и синтезируются из GSH с помощью фермента фитохелатинсинтазы. В клетках дрожжей *Schizosaccharomyces pombe* фитохелатины образуют комплексы из нескольких молекул ФХ и нескольких ионов Cu(I) массой около 3 кДа [62, 63]; точная стехиометрия комплексов неизвестна, однако в состав 1 комплекса, по-видимому, входят менее 4 пептидов [62] и 4–6 ионов Cu(I) [50]. Как и в металлотионеинах, в ФХ медь находится в составе полиметаллического металл-тиолатного кластера [50] и защищена от взаимодействия с молекулами растворителя [62, 64]; в то же время комплексы меди с ФХ более чувствительны к окислению кислородом, чем Cu-MT [63]. Значительная часть меди в составе ФХ, как и в MT, доступна к хелатированию BCS [62], а значит, кинетически лабильна. На данный момент известно, что ФХ играют значительную роль в формировании устойчивости клеток к кадмию. Роль ФХ в гомеостазе меди изучена значительно хуже, чем для MT; тем не менее ФХ также могут принимать участие в гомеостазе ионов меди, особенно у организмов, которые не вырабатывают

МТ (например, *S. pombe*). Обнаружено, что *in vitro* комплексы меди и цинка с ФХ могут восстанавливать активность апоформ диаминооксидазы и угольной ангидразы соответственно [65].

Таким образом, на сегодняшний день для ряда биомолекул предполагается потенциальная роль в формировании лабильного пула меди в клетках. В общем виде предполагаемая роль различных лигандов лабильной меди в эукариотической клетке представлена на рис. 1.

Весьма вероятно, что у некоторых организмов основными лигандами, участвующими в образовании лабильного пула меди, являются соединения, не упомянутые выше. Так, в клетках фибробластов *M. musculus* основная часть кинетически лабильной меди находится в виде Cu(I) и связана с серосодержащими соединениями, которые, однако, не являются ни GSH, ни металлотионеинами [66]. Комплексы меди с глутатионом, по-видимому, не являются основой лабильного пула меди в цитозоле *Escherichia coli* [7]. Ингибиторы синтеза глутатиона оказывают неожиданно слабое влияние на гомеостаз ионов меди в клетках *Saccharomyces cerevisiae* [67].

Заключение

Значительная часть ионов меди в клетке находится в виде кинетически лабильных, подвижных комплексов, которые необходимы для доставки меди к специфическим металлопротеинам. Лабильная медь в клетке находится в одновалентной форме, стабилизированной за счет связывания с сульфгидрильными группами, что делает ее редокс-неактивной и предотвращает участие ионов меди в реакции Фентона. Основными лигандами лабильной меди, по-видимому, являются глутатион и металлотионеины. Комплексы Cu(I) с данными соединениями сочетают высокую термодинамическую стабильность с кинетической лабильностью и вследствие этого могут служить источниками ионов меди для целого ряда медьсодержащих ферментов *in vitro*. Тем не менее действительную природу основных медьсвязывающих соединений в клетке еще предстоит установить.

Литература

1. Prütz W.A. Interaction between glutathione and Cu(II) in the vicinity of nucleic acids // Biochem. J. 1994. Vol. 302. P. 373–382.
2. Tottey S., Waldron K.J., Firbank S.J., Reale B., Bessant C., Katsuko S., Cheek T.R., Gray J., Banfield M.J., Dennison C., Robinson N.J. Protein-folding location can regulate manganese binding versus copper- or zinc-binding // Nature. 2008. Vol. 455. P. 1138–1142.
3. Xiao Z., Brose J., Schimo S., Ackland S.M., La Fontaine S., Wedd A.G. Unification of the copper(I) binding affinities of the metallochaperones Atx1, Atox1, and related proteins: Detection probes and affinity standards // J. Biol. Chem. 2011. Vol. 286, № 13. P. 11047–11055.
4. Kohen R., Nyska A. Oxidation of biological systems: Oxidative stress phenomena, antioxidants, redox reactions, and methods for their quantification // Toxicol. Pathol. 2002. Vol. 30, № 6. P. 620–650.

5. Valko M., Morris H., Cronin M.T.D. Metals, toxicity and oxidative stress // *Curr. Med. Chem.* 2005. Vol. 12, № 10. P. 1161–1208.
6. Rae T.D., Schmidt P.J., Pufahl R.A., Culotta V.C., O'Halloran T.V. Undetectable intracellular free copper: The requirement of a copper chaperone for superoxide dismutase // *Science*. 1999. Vol. 284, № 5415. P. 805–808.
7. Changela A., Chen K., Xue Y., Holschen J., Outten C.E., O'Halloran T.V., Mondragon A. Molecular basis of metal-ion selectivity and zeptomolar sensitivity by CueR // *Science*. 2003. Vol. 301, № 5638. P. 1383–1387.
8. Samuni A., Chevion M., Czapski G. Unusual copper-induced sensitization of the biological damage due to superoxide radicals // *J. Biol. Chem.* 1981. Vol. 256, № 24. P. 12632–12635.
9. Chevion M. A site-specific mechanism for free radical induced biological damage: The essential role of redox-active transition metals // *Free Radical Bio. Med.* 1988. Vol. 5, № 1. P. 27–37.
10. Yamamoto K., Kawanishi S. Hydroxyl free radical is not the main active species in site-specific DNA damage induced by copper(II) ion and hydrogen peroxide // *J. Biol. Chem.* 1989. Vol. 264, № 26. P. 15435–15440.
11. Sayre L.W., Perry G., Harris P.L.R., Liu Y., Schubert K.A., Smith M.A. In situ oxidative catalysis by neurofibrillary tangles and senile plaques in Alzheimer's disease: a central role for bound transition metals // *J. Neurochem.* 2001. Vol. 74, № 1. P. 270–297.
12. Rubino J.T., Franz K.J. Coordination chemistry of copper proteins: How nature handles a toxic cargo for essential function // *J. Inorg. Biochem.* 2012. Vol. 107, № 1. P. 129–143.
13. Waldron K.J., Robinson N.J. How do bacterial cells ensure that metalloproteins get the correct metal? // *Nat. Rev. Microbiol.* 2009. Vol. 7. P. 25–35.
14. Maryon E.B., Molloy S.A., Kaplan J.H. Cellular glutathione plays a key role in copper uptake mediated by human copper transporter 1 // *Am. J. Physiol. Cell Physiol.* 2013. Vol. 304, № 8. P. 768–779.
15. Dodani S.C., Firl A., Chan J., Nam C.I., Aron A.T., Onak C.S., Ramos-Torres K.M., Paek J., Webster C.M., Feller M.B., Chang C.J. Copper is an endogenous modulator of neural circuit spontaneous activity // *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 2014. Vol. 111, № 46. P. 16280–16285.
16. Miras R., Morin I., Jacquin O., Cuillel M., Guillain F., Mintz E. Interplay between glutathione, Atx1 and copper. 1. Copper(I) glutathionate induced dimerization of Atx1 // *J. Biol. Inorg. Chem.* 2008. Vol. 13, № 13. P. 195–205.
17. Poger D., Fillaux C., Miras R., Crouzy S., Delange P., Mintz E., Auwer C.D., Ferrand M. Interplay between glutathione, Atx1 and copper: X-ray absorption spectroscopy determination of Cu(I) environment in an Atx1 dimer // *J. Biol. Inorg. Chem.* 2008. Vol. 13, № 8. P. 1239–1248.
18. Banci L., Bertini I., Ciofi-Baffoni S., Kozyreva T., Zovo K., Palumaa P. Affinity gradients drive copper to cellular destinations // *Nature*. 2010. Vol. 465. P. 645–648.
19. Valko M., Rhodes C.J., Moncol J., Izakovic M., Mazur M. Free radicals, metals and antioxidants in oxidative stress-induced cancer // *Chem.-Biol. Interact.* 2006. Vol. 160, № 1. P. 1–40.
20. Freedman J.H., Ciriolo M.R., Peisach J. The role of glutathione in copper metabolism and toxicity // *J. Biol. Chem.* 1989. Vol. 264, № 10. P. 5598–5605.
21. Ferruzza S., Sambuy Y., Ciriolo M.R., De Martino A., Santaroni P., Potilio G., Scarino M.-L. Copper uptake and intracellular distribution in the human intestinal Caco-2 cell line // *Biometals*. 2000. Vol. 2000, № 13. P. 179–185.
22. Huffman D.L., O'Halloran T.V. Function, structure, and mechanism of intracellular copper trafficking proteins // *Anu. Rev. Biochem.* 2001. Vol. 70. P. 677–701.
23. Portnoy M., Schmidt P., Rogers R., Culotta V. Metal transporters that contribute copper to metallochaperones in *Saccharomyces cerevisiae* // *Mol. Genet. Genomics*. 2001. Vol. 265, № 5. P. 873–882.

24. Leitch J.M., Jensen L.T., Bouldin S.D., Outten C.E., Hart P.J., Culotta V.C. Activation of Cu,Zn-superoxide dismutase in the absence of oxygen and the copper chaperone CCS // *J. Biol. Chem.* 2009. Vol. 284. P. 21863–21871.
25. Carroll M.C., Girouard J.B., Ulloa J.L., Subramaniam J.R., Wong P.C., Valentine J.S., Culotta V.C. Mechanisms for activating Cu- and Zn-containing superoxide dismutase in the absence of the CCS Cu chaperone // *P. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. Vol. 101, № 21. P. 5964–5969.
26. Jensen L.T., Culotta V.C. Activation of CuZn superoxide dismutases from *Caenorhabditis elegans* does not require the copper chaperone CCS // *J. Biol. Chem.* 2005. Vol. 280, № 50. P. 41373–41379.
27. Ciriolo M.R., Desideri A., Paci M., Rotilio G. Reconstitution of Cu,Zn-superoxide dismutase by the Cu(I)-glutathione complex // *J. Biol. Chem.* 1990. Vol. 265, № 19. P. 11030–11034.
28. Huang C.-S., Kuo W.-Y., Weiss C., Jinn T.-L. Copper chaperone-dependent and -independent activation of three copper-zinc superoxide dismutase homologs localized in different cellular compartments in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 2012. Vol. 158. P. 737–746.
29. Hanna P.M., Mason R.P. Direct evidence for inhibition of free radical formation from Cu(I) and hydrogen peroxide by glutathione and other potential ligands using the EPR spin-trapping technique // *Arch. Biochem. Biophys.* 1992. Vol. 295, № 1. P. 205–213.
30. Milne L., Nicotera P., Orrenius S., Burkitt M.J. Effects of glutathione and chelating agents on copper-mediated DNA oxidation: Pro-oxidant and antioxidant properties of glutathione // *Arch. Biochem. Biophys.* 1993. Vol. 304, № 1. P. 102–109.
31. Spear N., Aust S.D. Hydroxylation of deoxyguanosine in DNA by copper and thiols // *Arch. Biochem. Biophys.* 1995. Vol. 317, № 1. P. 142–148.
32. Kachur A.V., Koch C.J., Blaglow J.E. Mechanism of copper-catalyzed oxidation of glutathione // *Free Rad. Res.* 1998. Vol. 28, № 3. P. 259–269.
33. Pecci L., Montefoschi G., Musci G., Cavallini D. Novel findings on the copper catalysed oxidation of cysteine // *Amino Acids.* 1997. Vol. 13, № 3–4. P. 355–367.
34. Rigo A., Corazza A., di Paolo M.L., Rossetto M., Ugolini R., Scarpa M. Interaction of copper with cysteine: Stability of cuprous complexes and catalytic role of cupric ions in anaerobic thiol oxidation // *J. Inorg. Biochem.* 2004. Vol. 98, № 9. P. 1495–1501.
35. Carrasco-Pozo C., Aliaga M.E., Olea-Azar C., Speisky H. Double edge redox-implications for the interaction between endogenous thiols and copper ions: In vitro studies // *Bioorgan. Med. Chem.* 2008. Vol. 16, № 22. P. 9795–9803.
36. Speisky H., Gomez M., Carrasco-Pozo C., Pastene E., Lopez-Alarcon C., Olea-Azar C. Cu(I)-glutathione complex: A potential source of superoxide radicals generation // *Bioorgan. Med. Chem.* 2008. Vol. 16, № 13. P. 6568–6574.
37. Speisky H., Gomez M., Burgos-Bravo F., Lopez-Alarcon C., Jullian C., Olea-Azar C., Aliaga M.E. Generation of superoxide radicals by copper–glutathione complexes: Redox-consequences associated with their interaction with reduced glutathione // *Bioorgan. Med. Chem.* 2009. Vol. 17, № 5. P. 1803–1810.
38. Pountney D.L., Schauwecker I., Zarn J., Vasak M. Formation of mammalian Cu₈-metallothionein in vitro: Evidence for the existence of two Cu(I)₄-thiolate clusters // *Biochemistry.* 1994. Vol. 33, № 32. P. 9699–9705.
39. Romero-Isart N., Vasak M. Advances in the structure and chemistry of metallothioneins // *J. Inorg. Biochem.* 2002. Vol. 88, № 3–4. P. 388–396.
40. Deters D., Hartmann H.-J., Weser U. Transient thiyl radicals in yeast copper(I) thionein // *BBA-Struct. M.* 1994. Vol. 1208, № 2. P. 344–347.
41. Hamer D.H. Metallothionein_{1,2} // *Ann. Rev. Biochem.* 1986. Vol. 55. P. 913–951.
42. Beltramini M., Münger K., Germann U.A., Lerch K. Luminescence emission from the Cu(I)-thiolate complex in metallothioneins // Metallothionein II. Proceedings of the «Second International Meeting on Metallothionein and Other Low Molecular Weight Metal-binding Proteins» / Eds Kägi J.H.R., Kojima Y. Zürich, 1987. P. 237–241.

43. Byrd J., Berger R.M., McMilling D.R., Wright C.F., Hamer D., Winge D.R. Characterization of the copper-thiolate cluster in yeast metallothionein and two truncated mutants // *J. Biol. Chem.* 1988. Vol. 263, № 14. P. 6688–6694.
44. Calderone V., Dolderer B., Hartmann H.-J., Echner H., Luchinat C., Del Blanco C., Mangani S., Weser U. The crystal structure of yeast copper thionein: The solution of a long-lasting enigma // *PNAS.* 2005. Vol. 102, № 1. P. 51–56.
45. Vaher M., Romero-Isart N., Vasak M., Palumaa P. Reactivity of Cd7-metalllothionein with Cu(II) ions: evidence for a cooperative formation of Cd3,Cu(1)5-metalllothionein // *J. Inorg. Biochem.* 2001. Vol. 83, № 1. P. 1–6.
46. Liu S.X., Fabisiak J.P., Tyurin V.A., Borisenko G.G., Pitt B.R., Lazo J.S., Kagan V.E. Reconstitution of apo-superoxide dismutase by nitric oxide-induced copper transfer from metallothioneins // *Chem. Res. Toxicol.* 2000. Vol. 13, № 9. P. 922–931.
47. Weser U., Hartmann H.-J. Differently bound copper(I) in yeast Cu8-thionein // *BBA-Struct. M.* 1988. Vol. 953. P. 1–5.
48. Chen P., Onana P., Shaw C.F., Petering D.H. Characterization of calf liver Cu,Zn-metalllothionein: Naturally variable Cu and Zn stoichiometries // *Biochem. J.* 1996. Vol. 317. P. 389–394.
49. Hartmann H.-J., Li Y.-J., Weser U. Analogous copper(I) coordination in metallothionein from yeast and the separate domains of the mammalian protein // *Biometals.* 1992. Vol. 5, № 3. P. 187–191.
50. Pickering I.J., George G.N., Dameron C.T., Kurz B., Winge D.R., Dance I.G. X-ray absorption spectroscopy of cuprous-thiolate clusters in proteins and model systems // *J. Am. Chem. Soc.* 1993. Vol. 115, № 21. P. 9498–9505.
51. Vasak M. Dynamic metal-thiolate cluster structure of metallothioneins // *Environ. Health Perspect.* 1986. Vol. 65. P. 193–197.
52. Stephenson G.F., Chan H.M., Cherian M.G. Copper-metalllothionein from the toxic milk mutant mouse enhances lipid peroxidation initiated by an organic hydroperoxide // *Toxicol. Appl. Pharm.* 1994. Vol. 125, № 1. P. 90–96.
53. Oikawa S., Kurasaki M., Kojima Y., Kawanishi S. Oxidative and nonoxidative mechanisms of site-specific DNA cleavage induced by copper-containing metallothioneins // *Biochemistry.* 1995. Vol. 34, № 27. P. 8763–8770.
54. Fabisiak J.P., Pearce L.L., Borisenko G.G., Tyurina Y.Y., Tyurin V.A., Razzack J., Lazo J.S., Pitt B.R., Kagan V.E. Bifunctional anti-/prooxidant potential of metallothionein: redox signaling of copper binding and release // *Antioxid. Redox Sign.* 2008. Vol. 1, № 3. P. 349–364.
55. Suzuki K.T., Maitani T. Metal-dependent properties of metallothionein. Replacement in vitro of zinc in zinc-thionein with copper // *Biochem. J.* 1981. Vol. 199. P. 289–295.
56. Carpena E., Andreani G., Isani G. Metallothionein functions and structural characteristics // *J. Trace Elem. Med. Bio.* 2007. Vol. 21, S1. P. 35–39.
57. Hartmann H.-J., Morpurgo L., Desideri A., Rotilio G., Weser U. Reconstitution of stellacyanin as a case of direct Cu(I) transfer between yeast copper thionein and 'blue' copper apoprotein // *FEBS lett.* 1983. Vol. 152, № 1. P. 94–96.
58. Freedman J.H., Peisach J. Intracellular copper transport in cultured hepatoma cells // *Biochem. Bioph. Res. Co.* 1989. Vol. 164, № 1. P. 134–140.
59. Morpurgo L., Hartmann H.J., Desideri A., Weser U., Rotilio G. Yeast copper-thionein can reconstitute the Japanese-lacquer-tree (*Rhus vernicifera*) laccase from the Type 2-copper-depleted enzyme via a direct copper(I)-transfer mechanism // *Biochem. J.* 1983. Vol. 211. P. 515–517.
60. Cobine P.A., Ojeda L.D., Rigby K.M., Winge D.R. Yeast contain a non-proteinaceous pool of copper in the mitochondrial matrix // *J. Biol. Chem.* 2004. Vol. 279, № 14. P. 14447–14455.
61. Cobine P.A., Pierrel F., Bestwick M.L., Winge D.R. Mitochondrial matrix copper complex used in metallation of cytochrome oxidase and superoxide dismutase // *J. Biol. Chem.* 2006. Vol. 281, № 48. P. 36552–36559.

62. Mehra R.K., Winge D.R. Cu(I) binding to the Schizosaccharomyces pombe γ -glutamyl peptides varying in chain lengths // Arch. Biochem. Biophys. 1988. Vol. 265, № 2. P. 381–389.
63. Reese R.N., Mehra R.K., Tarbet E.B., Winge D.R. Studies on the γ -glutamyl Cu-binding peptide from Schizosaccharomyces pombe // J. Biol. Chem. 1988. Vol. 263, № 9. P. 4186–4192.
64. Winge D.R. Copper coordination in metallothionein // Method. Enzymol. 1991. Vol. 205. P. 458–469.
65. Thumann J., Grill E., Winnacker E.-L., Zenk M.H. Reactivation of metal-requiring apoenzymes by phytochelatin-metal complexes // FEBS Lett. 1991. Vol. 284, № 1. P. 66–69.
66. Yang L., McRae R., Henary M.M., Patel R., Lai B., Vogt S., Fahrni C. Imaging of the intracellular topography of copper with a fluorescent sensor and by synchrotron x-ray fluorescence microscopy // PNAS USA. 2005. Vol. 102, № 32. P. 11179–11184.
67. Bi W.X., Kong F., Hu X.Y., Cui X. Role of glutathione in detoxification of copper and cadmium by yeast cells having different abilities to express Cup1 protein // Toxicol. Mech. Method. 2007. Vol. 17, № 6. P. 371–378.

Поступила в редакцию 30.04.2015 г.; повторно 10.07.2015 г.; принята 15.07.2015 г.

Злобин Илья Евгеньевич – аспирант, м.н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений РАН им. К.А. Тимирязева (г. Москва, Россия).

E-mail: ilya.zlobin.90@mail.ru

Zlobin IE. Labile copper pool as the essential component of copper homeostasis system. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):67-83. doi: 10.17223/19988591/31/6. In Russian, English summary

Илья Е. Злобин

Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

Labile copper pool as the essential component of copper homeostasis system

Free copper ions do not exist in the cell, and cellular copper distribution relies on the bulk of copper complexes with different low-molecular ligands, which together constitute the kinetically labile cellular copper pool. The main copper ligands within this pool are probably reduced glutathione and metallothioneins, and some other compounds. The aim of this work is to characterise the main groups of labile copper-binding ligands in the cell, with special focus on the kinetical lability of copper ions in such complexes and their capability to generate reactive oxygen species.

Reduced glutathione (GSH) is probably the main labile copper ligand in the cell, because it is found in millimolar concentrations inside the cell and has picomolar binding affinities for Cu(I) ions. Reduction of GSH content is accompanied by a significant decrease in copper uptake by the cell. The Cu(I)-GSH complex is probably involved in copper transfer from transport proteins, such as Ctr1, to copper chaperones, like Atx1. In several cases Cu-GSH was shown to be directly involved in copper donation *in vivo* to copper-containing proteins, such as Cu/Zn-SOD. Copper binding to GSH leads to its stabilization in Cu(I) oxidation state, which precludes copper participation in generation of hydroxyl radicals during Fenton-like reactions. Cu-GSH complex is probably able to generate superoxide anions, but this process occurs as a result of cysteine oxidation, with copper remaining in the Cu(I) state.

Significant part of labile copper ligands may be implemented by metallothioneins - small cysteine-rich proteins, which bind ions of different d10-metals, including Cu(I), with the formation of polynuclear Cu-S clusters. Despite Cu(I) ions are bound to cysteine residues with high affinity, a significant part of them retains the kinetic lability and is able to transfer from metallothioneins to other ligands. Metallothioneins are capable to receive copper from Cu-GSH complex *in vivo*, and to deliver copper ions *in vitro* to different proteins, such as Cu,Zn-SOD, laccase and stellacyanin. Metallothioneins are likely to be involved in copper distribution in the cell and sequestration of excessive copper ions. Copper in Cu-MT is bound in Cu(I) oxidation state and is redox-inactive, thus it is incapable of generating highly active reactive oxygen species.

There are some other possible constituents of the labile copper pool in the cell. A significant part of mitochondrial copper is bound with anionic copper ligand named CuL, which chemical nature is unknown. This ligand is probably involved in copper transport from cytosol to copper-containing proteins in mitochondria. Phytochelatins may play a role similar to that of metallothioneins in copper homeostasis. Phytochelatins are small peptides produced from glutathione, which bind copper ions within Cu-S clusters. Phytochelatins were able to donate bound copper ions to diamine oxidase *in vitro*. There can be also other ligands of labile copper in the cell, whose chemical nature is still to be identified.

The article contains 1 Figure, 67 References.

Key words: copper; labile pool; reactive oxygen species; metallothioneins; glutathione.

References

1. Prütz WA. Interaction between glutathione and Cu(II) in the vicinity of nucleic acids. *Biochem. J.* 1994;302:373-382.
2. Tottey S, Waldron KJ, Firbank SJ, Reale B, Bessant C, Katsuko S, Cheek TR, Gray J, Banfield MJ, Dennison C, Robinson NJ. Protein-folding location can regulate manganese binding versus copper- or zinc-binding. *Nature.* 2008;455:1138-1142. doi: [10.1038/nature07340](https://doi.org/10.1038/nature07340)
3. Xiao Z, Brose J, Schimo S, Ackland SM, La Fontaine S, Wedd AG. Unification of the copper(I) binding affinities of the metallochaperones Atx1, Atox1, and related proteins: Detection probes and affinity standards. *J. Biol. Chem.* 2011;286(13):11047-11055. doi: [10.1074/jbc.M110.213074](https://doi.org/10.1074/jbc.M110.213074)
4. Kohen R, Nyska A. Oxidation of biological systems: Oxidative stress phenomena, antioxidants, redox reactions, and methods for their quantification. *Toxicol. Pathol.* 2002;30(6):620-650.
5. Valko M, Morris H, Cronin MTD. Metals, toxicity and oxidative stress. *Curr. Med. Chem.* 2005;12(10):1161-1208. doi: [10.2174/0929867053764635](https://doi.org/10.2174/0929867053764635)
6. Rae TD, Schmidt PJ, Pufahl RA, Culotta VC, O'Halloran TV. Undetectable intracellular free copper: The requirement of a copper chaperone for superoxide dismutase. *Science.* 1999;284(5415):805-808. doi: [10.1126/science.284.5415.805](https://doi.org/10.1126/science.284.5415.805)
7. Changela A, Chen K, Xue Y, Holschen J, Outten CE, O'Halloran TV, Mondragon A. Molecular basis of metal-ion selectivity and zeptomolar sensitivity by CueR. *Science.* 2003;301(5638):1383-1387. doi: [10.1126/science.1085950](https://doi.org/10.1126/science.1085950)
8. Samuni A, Chevion M, Czapski G. Unusual copper-induced sensitization of the biological damage due to superoxide radicals. *J. Biol. Chem.* 1981;256(24):12632-12635.
9. Chevion M. A site-specific mechanism for free radical induced biological damage: The essential role of redox-active transition metals. *Free Radical Biol. Med.* 1988;5(1):27-37. doi: [10.1016/0891-5849\(88\)90059-7](https://doi.org/10.1016/0891-5849(88)90059-7)
10. Yamamoto K, Kawanishi S. Hydroxyl free radical is not the main active species in site-specific DNA damage induced by copper(II) ion and hydrogen peroxide. *J. Biol. Chem.* 1989;264(26):15435-15440.

11. Sayre LW, Perry G, Harris PLR, Liu Y, Schubert KA, Smith MA. In situ oxidative catalysis by neurofibrillary tangles and senile plaques in Alzheimer's disease: a central role for bound transition metals. *J. Neurochem.* 2001;74(1):270-297. doi: [10.1046/j.1471-4159.2000.0740270.x](https://doi.org/10.1046/j.1471-4159.2000.0740270.x)
12. Rubino JT, Franz KJ. Coordination chemistry of copper proteins: How nature handles a toxic cargo for essential function. *J. Inorg. Biochem.* 2012;107(1):129-143. doi: [10.1016/j.jinorgbio.2011.11.024](https://doi.org/10.1016/j.jinorgbio.2011.11.024)
13. Waldron KJ, Robinson NJ. How do bacterial cells ensure that metalloproteins get the correct metal? *Nat. Rev. Microbiol.* 2009;7:25-35. doi:[10.1038/nrmicro2057](https://doi.org/10.1038/nrmicro2057)
14. Maryon EB, Molloy SA, Kaplan JH. Cellular glutathione plays a key role in copper uptake mediated by human copper transporter 1. *Am. J. Physiol. Cell Physiol.* 2013;304(8):768-779. doi: [10.1152/ajpcell.00417.2012](https://doi.org/10.1152/ajpcell.00417.2012)
15. Dodani SC, Firl A., Chan J., Nam C.I., Aron AT, Onak CS, Ramos-Torres KM, Paek J, Webster CM, Feller MB, Chang CJ. Copper is an endogenous modulator of neural circuit spontaneous activity. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* 2014;111(46):16280-16285. doi: [10.1073/pnas.1409796111](https://doi.org/10.1073/pnas.1409796111)
16. Miras R, Morin I, Jacquin O, Cuillel M, Guillain F, Mintz E. Interplay between glutathione, Atx1 and copper. 1. Copper(I) glutathionate induced dimerization of Atx1. *J. Biol. Inorg. Chem.* 2008;13(13):195-205. doi: [10.1007/s00775-007-0310-2](https://doi.org/10.1007/s00775-007-0310-2)
17. Poger D, Fillaux C, Miras R, Crouzy S, Delange P, Mintz E, Auwer CD, Ferrand M. Interplay between glutathione, Atx1 and copper: X-ray absorption spectroscopy determination of Cu(I) environment in an Atx1 dimer. *J. Biol. Inorg. Chem.* 2008;13(8):1239-1248. doi: [10.1007/s00775-008-0408-1](https://doi.org/10.1007/s00775-008-0408-1).
18. Banci L, Bertini I, Ciofi-Baffoni S, Kozyreva T, Zovo K, Palumaa P. Affinity gradients drive copper to cellular destinations. *Nature.* 2010;465:645-648. doi: [10.1038/nature09018](https://doi.org/10.1038/nature09018).
19. Valko M, Rhodes CJ, Moncol J, Izakovic M, Mazur M. Free radicals, metals and antioxidants in oxidative stress-induced cancer. *Chem.-Biol. Interact.* 2006;160(1):1-40. doi: [10.1016/j.cbi.2005.12.009](https://doi.org/10.1016/j.cbi.2005.12.009)
20. Freedman JH, Ciriolo MR, Peisach J. The role of glutathione in copper metabolism and toxicity. *J. Biol. Chem.* 1989;264(10):5598-5605.
21. Ferruzza S, Sambuy Y, Ciriolo MR, De Martino A, Santaroni P, Potilio G, Scarino M-L. Copper uptake and intracellular distribution in the human intestinal Caco-2 cell line. *Biomaterials.* 2000;2000(13):179-185. doi: [10.1023/A:1009271622356](https://doi.org/10.1023/A:1009271622356)
22. Huffman DL, O'Halloran TV. Function, structure, and mechanism of intracellular copper trafficking proteins. *Annu. Rev. Biochem.* 2001;70:677-701. doi: [10.1146/annurev.biochem.70.1.677](https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.70.1.677)
23. Portnoy M, Schmidt P, Rogers R, Culotta V. Metal transporters that contribute copper to metallochaperones in *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol. Genet. Genomics.* 2001;265(5):873-882. doi: [10.1007/s004380100482](https://doi.org/10.1007/s004380100482)
24. Leitch JM, Jensen LT, Bouldin SD, Outten CE, Hart PJ, Culotta VC. Activation of Cu,Zn-superoxide dismutase in the absence of oxygen and the copper chaperone CCS. *J. Biol. Chem.* 2009;284:21863-21871. doi: [10.1074/jbc.M109.000489](https://doi.org/10.1074/jbc.M109.000489).
25. Carroll MC, Girouard JB, Ulloa JL, Subramaniam JR, Wong PC, Valentine JS, Culotta VC. Mechanisms for activating Cu- and Zn-containing superoxide dismutase in the absence of the CCS Cu chaperone. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004;101(21):5964-5969. doi: [10.1073/pnas.0308298101](https://doi.org/10.1073/pnas.0308298101)
26. Jensen LT, Culotta VC. Activation of CuZn superoxide dismutases from *Caenorhabditis elegans* does not require the copper chaperone CCS. *J. Biol. Chem.* 2005;280(50):41373-41379. doi: [10.1074/jbc.M509142200](https://doi.org/10.1074/jbc.M509142200).
27. Ciriolo MR, Desideri A, Paci M, Rotilio G. Reconstitution of Cu,Zn-superoxide dismutase by the Cu(I)-glutathione complex. *J. Biol. Chem.* 1990;265(19):11030-11034.

28. Huang C-S, Kuo W-Y, Weiss C, Jinn T-L. Copper chaperone-dependent and -independent activation of three copper-zinc superoxide dismutase homologs localized in different cellular compartments in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2012;158:737-746. doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.111.190223>
29. Hanna PM, Mason RP. Direct evidence for inhibition of free radical formation from Cu(I) and hydrogen peroxide by glutathione and other potential ligands using the EPR spin-trapping technique. *Arch. Biochem. Biophys.* 1992;295(1):205-213. doi: [10.1016/0003-9861\(92\)90507-S](https://doi.org/10.1016/0003-9861(92)90507-S)
30. Milne L, Nicotera P, Orrenius S, Burkitt MJ. Effects of glutathione and chelating agents on copper-mediated DNA oxidation: Pro-oxidant and antioxidant properties of glutathione. *Arch. Biochem. Biophys.* 1993;304(1):102-109. doi: [10.1006/abbi.1993.1327](https://doi.org/10.1006/abbi.1993.1327)
31. Spear N, Aust SD. Hydroxylation of deoxyguanosine in DNA by copper and thiols. *Arch. Biochem. Biophys.* 1995;317(1):142-148. doi: [10.1006/abbi.1995.1146](https://doi.org/10.1006/abbi.1995.1146)
32. Kachur AV, Koch CJ, Blaglow JE. Mechanism of copper-catalyzed oxidation of glutathione. *Free Rad. Res.* 1998;28(3):259-269.
33. Pecci L, Montefoschi G, Musci G, Cavallini D. Novel findings on the copper catalysed oxidation of cysteine. *Amino Acids.* 1997;13(3-4):355-367. doi: [10.1007/BF01372599](https://doi.org/10.1007/BF01372599)
34. Rigo A, Corazza A, di Paolo ML, Rossetto M, Ugolini R, Scarpa M. Interaction of copper with cysteine: Stability of cuprous complexes and catalytic role of cupric ions in anaerobic thiol oxidation. *J. Inorg. Biochem.* 2004;98(9):1495-1501. doi: [10.1016/j.jinorgbio.2004.06.008](https://doi.org/10.1016/j.jinorgbio.2004.06.008)
35. Carrasco-Pozo C, Aliaga ME, Olea-Azar C, Speisky H. Double edge redox-implications for the interaction between endogenous thiols and copper ions: In vitro studies. *Bioorgan. Med. Chem.* 2008;16(22):9795-9803. doi: [10.1016/j.bmc.2008.09.068](https://doi.org/10.1016/j.bmc.2008.09.068)
36. Speisky H, Gomez M, Carrasco-Pozo C, Pastene E, Lopez-Alarcon C, Olea-Azar C. Cu(I)-glutathione complex: A potential source of superoxide radicals generation. *Bioorgan. Med. Chem.* 2008;16(13):6568-6574. doi: [10.1016/j.bmc.2008.05.026](https://doi.org/10.1016/j.bmc.2008.05.026)
37. Speisky H, Gomez M, Burgos-Bravo F, Lopez-Alarcon C, Jullian C, Olea-Azar C, Aliaga ME. Generation of superoxide radicals by copper-glutathione complexes: Redox-consequences associated with their interaction with reduced glutathione. *Bioorgan. Med. Chem.* 2009;17(5):1803-1810. doi: [10.1016/j.bmc.2009.01.069](https://doi.org/10.1016/j.bmc.2009.01.069)
38. Pountney DL, Schauwecker I, Zarn J, Vasak M. Formation of mammalian Cu8-metallothionein in vitro: Evidence for the existence of two Cu(I)4-thiolate clusters. *Biochemistry.* 1994;33(32):9699-9705. doi: [10.1021/bi00198a040](https://doi.org/10.1021/bi00198a040)
39. Romero-Isart N, Vasak M. Advances in the structure and chemistry of metallothioneins. *J. Inorg. Biochem.* 2002;88(3-4):388-396. doi: [10.1016/S0162-0134\(01\)00347-6](https://doi.org/10.1016/S0162-0134(01)00347-6)
40. Deters D, Hartmann H-J, Weser U. Transient thiyl radicals in yeast copper(I) thionein. *BBA-Struct. M.* 1994;1208(2):344-347. doi: [10.1016/0167-4838\(94\)90123-6](https://doi.org/10.1016/0167-4838(94)90123-6)
41. Hamer DH. Metallothionein1,2. *Ann. Rev. Biochem.* 1986;55:913-951. doi: [10.1146/annurev.bi.55.070186.004405](https://doi.org/10.1146/annurev.bi.55.070186.004405)
42. Beltramini M, Munger K, Germann UA, Lerch K. Luminescence emission from the Cu(I)-thiolate complex in metallothioneins. *Exp. Suppl.* 1987;52:237-241. doi: [10.1007/978-3-0348-6784-9_17](https://doi.org/10.1007/978-3-0348-6784-9_17)
43. Byrd J, Berger RM, McMilling DR, Wright CF, Hamer D, Winge DR. Characterization of the copper-thiolate cluster in yeast metallothionein and two truncated mutants. *J. Biol. Chem.* 1988;263(14):6688-6694.
44. Calderone V, Dolderer B, Hartmann H-J, Echner H, Luchinat C, Del Blanco C, Mangani S, Weser U. The crystal structure of yeast copper thionein: The solution of a long-lasting enigma. *PNAS.* 2005;102(1):51-56. doi: [10.1073/pnas.0408254101](https://doi.org/10.1073/pnas.0408254101)
45. Vaher M, Romero-Isart N, Vasak M, Palumaa P. Reactivity of Cd7-metallothionein with Cu(II) ions: evidence for a cooperative formation of Cd3,Cu(I)5-metallothionein. *J. Inorg. Biochem.* 2001;83(1):1-6. doi: [10.1016/S0162-0134\(00\)00183-5](https://doi.org/10.1016/S0162-0134(00)00183-5)

46. Liu S-X, Fabisiak JP, Tyurin VA, Borisenko GG, Pitt BR, Lazo JS, Kagan VE. Reconstitution of apo-superoxide dismutase by nitric oxide-induced copper transfer from metallothioneins. *Chem. Res. Toxicol.* 2000;13(9): 922-931. doi: [10.1021/tx0000623](https://doi.org/10.1021/tx0000623)
47. Weser U, Hartmann H-J. Differently bound copper(I) in yeast Cu8-thionein. *BBA-Struct. M.* 1988;953:1-5. doi: [10.1016/0167-4838\(88\)90002-7](https://doi.org/10.1016/0167-4838(88)90002-7)
48. Chen P, Onana P, Shaw CF, Petering DH. Characterization of calf liver Cu,Zn-metallothionein: Naturally variable Cu and Zn stoichiometries. *Biochem. J.* 1996;317:389-394.
49. Hartmann H-J, Li Y-J, Weser U. Analogous copper(I) coordination in metallothionein from yeast and the separate domains of the mammalian protein. *Biometals.* 1992;5(3):187-191. doi: [10.1007/BF01061327](https://doi.org/10.1007/BF01061327)
50. Pickering IJ, George GN, Dameron CT, Kurz B, Winge DR, Dance IG. X-ray absorption spectroscopy of cuprous-thiolate clusters in proteins and model systems. *J. Am. Chem. Soc.* 1993;115(21):9498-9505. doi: [10.1021/ja00074a014](https://doi.org/10.1021/ja00074a014)
51. Vasak M. Dynamic metal-thiolate cluster structure of metallothioneins. *Environ. Health Perspect.* 1986;65:193-197.
52. Stephenson GF, Chan HM, Cherian MG. Copper-metallothionein from the toxic milk mutant mouse enhances lipid peroxidation initiated by an organic hydroperoxide. *Toxicol. Appl. Pharm.* 1994;125(1):90-96. doi: [10.1006/taap.1994.1052](https://doi.org/10.1006/taap.1994.1052)
53. Oikawa S, Kurasaki M, Kojima Y, Kawanishi S. Oxidative and nonoxidative mechanisms of site-specific DNA cleavage induced by copper-containing metallothioneins. *Biochemistry.* 1995;34(27):8763-8770. doi: [10.1021/bi00027a027](https://doi.org/10.1021/bi00027a027)
54. Fabisiak JP, Pearce LL, Borisenko GG, Tyurina YY, Tyurin VA, Razzack J, Lazo JS, Pitt BR, Kagan VE. Bifunctional anti/prooxidant potential of metallothionein: redox signaling of copper binding and release. *Antioxid. Redox Sign.* 2008;1(3):349-364. doi: [10.1089/ars.1999.1.3-349](https://doi.org/10.1089/ars.1999.1.3-349)
55. Suzuki KT, Maitani T. Metal-dependent properties of metallothionein. Replacement *in vitro* of zinc in zinc-thionein with copper. *Biochem. J.* 1981;199:289-295.
56. Carpena E, Andreani G, Isani G. Metallothionein functions and structural characteristics. *J. Trace Elem. Med. Bio.* 2007;21(S1):35-39. doi: [10.1016/j.jtemb.2007.09.011](https://doi.org/10.1016/j.jtemb.2007.09.011)
57. Hartmann H-J, Morpurgo L, Desideri A, Rotilio G, Weser U. Reconstitution of stellacyanin as a case of direct Cu(I) transfer between yeast copper thionein and 'blue' copper apoprotein. *FEBS Lett.* 1983;152(1):94-96. doi: [10.1016/0014-5793\(83\)80489-X](https://doi.org/10.1016/0014-5793(83)80489-X)
58. Freedman JH, Peisach J. Intracellular copper transport in cultured hepatoma cells. *Biochem. Bioph. Res. Co.* 1989;164(1):134-140. doi: [10.1016/0006-291X\(89\)91693-8](https://doi.org/10.1016/0006-291X(89)91693-8)
59. Morpurgo L, Hartmann HJ, Desideri A, Weser U, Rotilio G. Yeast copper-thionein can reconstitute the Japanese-lacquer-tree (*Rhus vernicifera*) laccase from the Type 2-copper-depleted enzyme via a direct copper(I)-transfer mechanism. *Biochem. J.* 1983;211:515-517.
60. Cobine PA, Ojeda LD, Rigby KM, Winge DR. Yeast contain a non-proteinaceous pool of copper in the mitochondrial matrix. *J. Biol. Chem.* 2004;279(14):14447-14455. doi: [10.1074/jbc.M312693200](https://doi.org/10.1074/jbc.M312693200)
61. Cobine PA, Pierrrel F, Bestwick ML, Winge DR. Mitochondrial matrix copper complex used in metallation of cytochrome oxidase and superoxide dismutase. *J. Biol. Chem.* 2006;281(48):36552-36559. doi: [10.1074/jbc.M606839200](https://doi.org/10.1074/jbc.M606839200)
62. Mehra RK, Winge DR. Cu(I) binding to the *Schizosaccharomyces pombe* γ -glutamyl peptides varying in chain lengths. *Arch. Biochem. Biophys.* 1988;265(2):381-389. doi: [10.1016/0003-9861\(88\)90141-5](https://doi.org/10.1016/0003-9861(88)90141-5)
63. Reese RN, Mehra RK, Tarbet EB, Winge DR. Studies on the γ -glutamyl Cu-binding peptide from *Schizosaccharomyces pombe*. *J. Biol. Chem.* 1988;263(9):4186-4192.
64. Winge DR. Copper coordination in metallothionein. *Method. Enzymol.* 1991;205:458-469.

65. Thumann J, Grill E, Winnacker E-L, Zenk MH. Reactivation of metal-requiring apoenzymes by phytochelatin-metal complexes. *FEBS Lett.* 1991;284(1):66-69. doi: [10.1016/0014-5793\(91\)80763-S](https://doi.org/10.1016/0014-5793(91)80763-S)
66. Yang L, McRae R, Henary MM, Patel R, Lai B, Vogt S, Fahrni C. Imaging of the intracellular topography of copper with a fluorescent sensor and by synchrotron x-ray fluorescence microscopy. *PNAS USA.* 2005;1102(32):11179-11184. doi: [10.1073/pnas.0406547102](https://doi.org/10.1073/pnas.0406547102)
67. Bi WX, Kong F, Hu XY, Cui X. Role of glutathione in detoxification of copper and cadmium by yeast cells having different abilities to express Cup1 protein. *Toxicol. Mech. Method.* 2007;17(6):371-378. doi: [10.1080/15376510601091392](https://doi.org/10.1080/15376510601091392)

Received 30 April 2015;

Revised 10 July 2015;

Accepted 15 July 2015

Authors info:

Zlobin Ilya E, Junior Researcher, Postgraduate Student, Laboratory of Physiological and Molecular Adaptation Mechanisms, Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, 35 Botanicheskaya Str., Moscow 127276, Russian Federation.

E-mail: ilya.zlobin.90@mail.ru

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 630*431: 630*416
doi: 10.17223/19988591/31/7

А.В. Волокитина

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия

Методические аспекты характеристики лесных участков после пожара

Работа выполнена в рамках проекта СО РАН № 22.1.4.

При пирологических исследованиях необходимы описания участков растительности, как до-, так и послепожарные. Наиболее разработаны методики пирологического описания растительности как объекта возможного горения. В статье рассматриваются принципы и методы пирогенного описания лесных участков – объектов воздействия огня. Главное внимание уделяется первым этапам пирогенных сукцессий, связанным с процессами горения, повреждения, гибели и разрушения (дигрессия), а также начала восстановления (демутация) в разрезе компонентов лесного биогеоценоза, прежде всего древостоя. Проанализировано и уточнено содержание терминов и понятий, относящихся к лесным участкам, пройденным пожарами (лесное пожарище, горельник, гарь); учтены степени повреждения древостоя и фактор времени. Методы пирогенного описания имеют не только научное, но и практическое значение (при планировании лесохозяйственных мероприятий после пожаров).

Ключевые слова: *лесные пожары; лесные пожарища; гарь; горельники; этапы сукцессий.*

Введение

Огонь является важным периодически или циклически действующим фактором в лесах. Поэтому различные исследования нередко проводятся на участках с более или менее выраженными следами воздействия огня. Стихийное горение в природе (т.е. природные пожары) наносит большой ущерб хозяйственной деятельности человека, что обуславливает необходимость контролирования этих пожаров и управления ими. Для этого требуются описания и характеристики участков растительности как объектов возможного горения с учетом условий их увлажнения, высыхания и горения, а также сезонной динамики. Необходимы также описания и характеристики участков растительности, которые подверглись (или подвергались в прошлом) воздействию огня и представляют собой пирогенные сукцессии на различных стадиях.

При любых пирологических исследованиях обязательно делают описание участков, используя методику В.Н. Сукачева и С.В. Зонна [1]. Но в этой методике нет раздела по характеристике участка как объекта воздействия огня, т.е. нет методики описания того, какие изменения произошли или происходят на участке в результате пожара, каковы их динамика и причины.

Как называть это дополнительное описание? Термин *пирологическое описание* уже используется и означает характеристику участка растительности как *объекта возможного горения* [2]. Поэтому характеристику участка растительности как *объекта воздействия горения* лучше называть *пирогенным описанием* (*пирогенный* – значит *порожденный огнем, пожаром*).

В настоящей статье рассмотрены содержание и методика описания растительных объектов воздействия огня (преимущественно на территории лесного фонда).

Задачи и принципы пирогенного описания

Объекты пирогенного описания – участки растительности, подвергшиеся или подвергавшиеся воздействию огня. В настоящее время наблюдается некоторая путаница в понятиях и названиях таких участков. Например, исторически существуют два определения термина *гарь*. И.С. Мелехов [3] и И.П. Щербаков и Р.В. Чугунова [4] называли *гарью* любой участок леса, пройденный огнем. По Н.П. Курбатскому, «гарь – пожарище с полностью отмершим древостоем» [5. С. 220], т.е. у него это понятие более узкое, чем у И.С. Мелехова. В «Лесной энциклопедии» [6] дается определение *гари* по И.С. Мелехову. В терминологическом ГОСТ 17.6.1.01–83 определение термина *гарь* – «лесная площадь с древостоем, погибшим в результате пожара» [7. С. 4] – практически такое же, как у Н.П. Курбатского. Оно повторяется в «Терминологическом словаре» [8] и в «Энциклопедии лесного хозяйства» [9]. Но очень важно учитывать лесоустроительное понятие термина *гарь*, поскольку информацию о площадях гарей в лесном фонде дает именно лесоустройство. При инвентаризации лесов *гари* относят к категории *земель, не покрытых лесной растительностью* [9]. Следовательно, на гарях все-таки могут быть и живые деревья при условии, что их совокупность создает относительную полноту, не превышающую 0,2 (в молодняках – 0,3).

Термин *горельник* И.С. Мелехов [3] считал синонимом *гари*. Но *горельник* – это всегда древостой, *горелый лес*, а гарь может не иметь даже остатков древостоя в результате повторных пожаров. В терминологическом ГОСТ 17.6.1.01–83 *горельники* – это «участки, где лесные насаждения частично погибли в результате пожара» [7. С. 4; 8–9].

При упорядочении терминологии желательно начинать с выделения категорий и понятий, важных для лесного хозяйства, а затем уже подбирать для них термины.

Прежде всего, необходим обобщающий термин для обозначения любых участков растительности, пройденных недавно огнем. В настоящее время для этого нередко используют термин *свежая гарь*, хотя далеко не всегда такой участок можно отнести к не покрытой лесом площади. Н.П. Курбатский предлагал использовать старое русское слово *пожарище*. В словаре русского языка: «пожарище – место, где был пожар (например, лесное пожарище)» [10. С. 546]. По определению Н.П. Курбатского: «Пожарище – участок территории, на котором был растительный пожар» [5. С. 220]. Ввиду того, что пожарища бывают также на месте сгоревших построек, здесь лучше использовать уточненный термин – *природное пожарище*. Кроме того, содержание термина в формулировке Н.П. Курбатского слишком широкое и неопределенное, так как оно охватывает вообще все участки растительности, когда-либо пройденные пожарами, а ведь в лесном фонде почти везде имеются следы пожаров, хотя бы давних. Необходимо ввести ограничение существования пожарища *во времени*.

Слово *пожарище* близко по смыслу словам *пепелище, огнище, кострище*, которыми называют участки, где на земле видны следы воздействия огня в виде золы, пепла, углей, головешек. Поэтому мы предлагаем называть *природным пожарищем* пройденный огнем участок растительности до тех пор, пока явные следы горения на почве не будут закрыты живым напочвенным покровом или древесным опадом (в мертвопокровных живых насаждениях). Время существования пожарища имеет довольно широкий диапазон. Так, в южно-таежных травяных типах леса отрастание травы после пожара происходит практически за неделю, а в северо-таежных моховых типах леса первоначальное формирование напочвенного покрова может затягиваться на 2–3 года и более.

Природные пожарища различаются по характеру растительности (*пожарища лесные, степные, тундровые, болотные и т.д.*) и по степени повреждения ее огнем. Нелесные пожарища, а также лесные пожарища со слабо поврежденными древостоями, отпад в которых не превышает 25% по запасу, после формирования напочвенного покрова становятся обычными насаждениями и участками растительности, не имеющими особого пирогенного названия.

Лесные пожарища с погибшими, а также отмирающими или сильно поврежденными древостоями являются категорией, важной для проведения лесохозяйственных мероприятий. Такие участки лучше всего называть *свежими горельниками* (поскольку *горельник* – это обычно древостой, горелый лес). При вывале древостоя по причине перегорания корней уместен термин *валежные свежие горельники*.

Таким образом, *свежие горельники* представляют собой лесохозяйственную категорию, в которой желательно сразу после пожара проводить сплошные или выборочные рубки. Она объединяет лесные пожарища: а) с древостоями, погибшими во время пожара; б) с древостоями «потенциаль-

но мертвыми» вследствие летальных пожарных травм; в) с древостоями, в которых часть деревьев (но не менее 25% по запасу) погибла или «потенциально мертва».

Свежие горельники существуют во времени от 2–3 лет (в случае гибели древостоя в процессе горения) до 5–7 лет (при постепенном отмирании поврежденных деревьев), т.е. их граница во времени иногда может выходить за временную границу существования пожара.

Свежие горельники, после того как погибшие деревья превратятся в сухостой с некачественной древесиной, становятся или *гарями*, или просто *горельниками* (гарями – при относительной полноте живой части древостоя 0,2 и менее; горельниками – при полноте живой части 0,3 и более и запасе послепожарного сухостоя более 25% от общего запаса древесины).

Интервал существования *гарей* и *горельников* во времени – от окончания превращения погибших и отмерших деревьев в сухостой (или от временной границы пожара – в молодняках и низкотоварных насаждениях) до завершения формирования молодняка на гарях или второго яруса в горельниках. Когда процесс лесовозобновления слишком затягивается, желательно использовать термины *старая гарь* и *старый горельник*.

Перечисленные выше категории можно рассматривать как нестрогую лесохозяйственную классификацию лесных участков, пройденных пожарами, учитывающую повреждение пожаром древостоя, его товарность, а также фактор времени (сукцессии) [11].

Задача пирогенного описания – определить категорию участка, пройденного пожаром, и его характеристику, а также дать материал для объяснения причин формирования на участке после пожара биогеоценоза именно данного вида и для определения направления дальнейшего развития этого биогеоценоза (сукцессии).

Наибольшее влияние на эти процессы оказывают начальные этапы сукцессии, поэтому в пирогенном описании необходимо давать характеристику именно по начальным этапам:

- 1) допозарный этап – описание биогеоценоза, который существовал до воздействия на него огня;
- 2) этап горения – определение того, когда и как происходило горение;
- 3) этап дигрессии – определение того, что горело (в разрезе компонентов биогеоценоза и отдельных видов), что при этом сгорело, какие растения погибли сразу, какие потом отмерли и усохли или отмирают и усыхают сейчас;
- 4) этап демутации – описание самого начала восстановления компонентов биогеоценоза и отдельных видов растений, включая появление новых видов [11].

Характер и степень повреждения биогеоценозов, разрушительные и восстановительные процессы в них удобнее описывать и проследить отдельно по каждому компоненту биогеоценоза: 1) древостой, 2) подрост, 3) травяно-кустарничковому ярусу, 4) мохово-лишайниковому покрову, 5) опад, подстилке и 6) почве.

Содержание и методика пирогенного описания

1. *Характеристика допожарного этапа.* В принципе для нее можно было бы использовать таксационные описания из материалов лесоустройства, но их точность зачастую бывает невысокой вследствие завышенных норм для таксаторов, максимального использования дешифрирования и т. п. Поэтому лучше сделать это ретроспективно при посещении участка.

Таксационная характеристика древостоя определяется обычным методом, при этом в состав бывшего древостоя включаются и те деревья, которые усохли после пожара (или вывалились при пожаре) или находятся в стадии отмирания. При определении допожарного типа леса необходимо учитывать: 1) режим увлажнения, который зависит от местоположения на рельефе в сочетании с механическим составом почвы; о режиме увлажнения можно также судить по характеру несгоревшей подстилки (муллевая, современная, грубогумусная, оторфованная); 2) класс бонитета древостоя; 3) допожарный состав напочвенного покрова, о котором можно судить по остаткам растений и несгоревшим экземплярам, а на не самых свежих пожарищах – по отрастающим корневищным травам и кустарничкам. Очень полезно подобрать аналогичный негоревший участок (контроль) и использовать его для уточнения допожарной характеристики.

2. *Характеристика этапа горения.* Год пожара определяется двумя способами: 1) по годичным кольцам на подрубленных краях пожарных подсушин у живых деревьев и 2) по возрасту пневой поросли (березы, кустарников) или корневых отпрысков (осины), которые появляются обычно спустя 1–1,5 месяца после весенних или летних пожаров. Зная место и год пожара, можно по книге регистрации лесных пожаров в лесхозе или лесничестве уточнить даты обнаружения и ликвидации пожара, а по ним при необходимости восстановить по данным с ближайшей метеостанции те метеорологические условия, при которых действовал пожар.

Вид пожара легко определяется по характеру повреждения древостоя. После верховых пожаров деревья имеют обгоревшие кроны. При почвенных (особенно торфяных) пожарах происходит вывал древостоя. При низовых беглых пожарах сгорают травяная ветошь, опад, верхний слой мха или лишайника, мелкий валежник, самосев, травы и кустарнички, но подстилка почти не горит. Низовые устойчивые пожары сопровождаются достаточно активным тлением подстилки, ее толщина уменьшается, а следы тления сохраняются достаточно долго.

Сила (интенсивность) низового пожара оценивается средней высотой пламени на кромке пожара: до 0,5 м – слабый пожар; 0,5–1,5 м – пожар средней силы; более 1,5 м – сильный пожар. В книге регистрации лесных пожаров отмечается их сила, но делается это достаточно формально, особенно для пожаров крупных и средних. О средней высоте пламени бывшего пожара можно судить по средней высоте нагара (закопченности) на стволах

деревьев. Нагар образуется главным образом с подветренной стороны ствола (или со стороны склона, если пожар распространяется вверх по крутому склону) вследствие завихрений там пламени и горячих газов; учитывается именно эта высота нагара. По исследованиям Г.А. Амосова [12], высота нагара превышает высоту пламени примерно в два раза.

3. *Характеристика этапа дигрессии.* При описании этого этапа основное внимание следует обращать на характер и степень повреждения пожаром древостоя, на ход отмирания и усыхания деревьев.

Главное повреждение при *верховых* пожарах – обгорание крон. В процессе верхового пожара сгорают ветви и побеги диаметром до 6–7 мм. Древесина растущих стволов практически не повреждается огнем.

При *почвенно-торфяных* пожарах перегорают корни, и деревья вываливаются. На обнаженных корнях обычно бывают видны следы их перегорания.

Низовые пожары могут вызывать ожог луба и камбия в нижней части стволов, а при устойчивых низовых пожарах – на корневых лапах (за счет тления подстилки). Обожженные луб и камбий приобретают коричневатый цвет. Возможность ожога зависит от интенсивности горения и толщины коры; толщина коры, в свою очередь, зависит от древесной породы и диаметра ствола. Беглые низовые пожары слабой интенсивности, которые обычно бывают при штиле или слабом ветре (под пологом), могут вызывать кольцевые смертельные ожоги луба и камбия лишь у деревьев с толщиной коры менее 5 мм (т.е. у сосен диаметром менее 7 см, елей – менее 12 см). При пожарах средней интенсивности от ожогов надежно защищает кора толщиной более 10 мм. Она характерна для сосен толще 18 см и для елей толще 36 см. Деревья с толщиной коры 5–10 мм получают ожоги чаще всего только с одной, подветренной, стороны ствола (на склонах – со стороны ствола, обращенной к склону) [3, 13, 14]. При низовых пожарах высокой интенсивности деревья с корой толще 10 мм могут получать ожоги луба и камбия, но они образуются также лишь с подветренной стороны ствола. Многочисленные огневые эксперименты R.G. Hare [15] показали, что при ветре на подветренной стороне ствола образуется завихрение пламени и горячих газов, вследствие чего температура поверхности коры бывает на 250–300°C выше, чем с наветренной стороны ствола (при температуре пламени около 800°C).

На месте ожога на стволе, если он не кольцевой, кора через некоторое время отваливается и образуется пожарная подсушина. Последующие пожары увеличивают подсушину, причем уже независимо от направления ветра во время пожара, потому что кора вокруг зарастающей подсушины всегда тонкая, а древесина на подсушине просмоленная, хорошо горящая.

На возможное наличие повреждений в нижней части стволов обычно указывает закопченность (нагар), иногда сочетающаяся с обгоранием стволов (при засмоленности коры и пр.).

Следует заметить, что протяженные кольцевые ожоги (до 2 м по высоте) деревья могут получать в случае длительного тления на пожарище старого

гниющего валежника, если его запас значительный – более $100 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ (такие запасы бывают в пирогенных средневозрастных насаждениях). Под пологом леса создается зона высокой тепловой радиации, которая может постепенно прогреть кору (даже толстую, более 3 см), луб и камбий выше летальной температуры (60°C). При этом каких-либо видимых следов воздействия огня и дыма (нагара) на коре поврежденных деревьев не остается.

При кольцевом ожоге луба и камбия на стволе или корневых лапах прерывается поступление питательных веществ от кроны к корням. Но в корнях всегда имеется запас питательных веществ, поэтому они продолжают функционировать. Поступление воды с растворенными минеральными веществами от корней к кроне по неповрежденной древесине протекает нормально. В результате дерево, получившее кольцевой ожог ствола, вегетирует, цветет и плодоносит еще не менее двух лет. Затем происходит ослабление дерева, на него нападают стволовые вредители, хвоя (или листва) начинает желтеть, и дерево усыхает [16].

На пожарищах после сильных низовых пожаров обычно наблюдается пожелтение хвои и листвы на деревьях в течение недели после пожара. Это следствие ожога крон горячими газами от кромки пожара. Над пламенной кромкой низового пожара поднимается вверх поток горячих газов с начальной температурой $800\text{--}1000^\circ\text{C}$. Поднимаясь вверх, поток газов разбавляется воздухом, его температура снижается, но зато возрастает объем потока. Проходящий сквозь полог леса поток горячих газов нагревает хвою и листву нередко до температуры выше летальной (60°C), что вызывает их отмирание с последующим пожелтением.

Существует мнение, что деревья от ожога кроны погибают лишь в тех случаях, когда происходит летальный нагрев не только хвои (листвы), но и почек. Нагреть почки до летальной температуры труднее, чем хвою или листву, так как их поверхностно-объемное отношение (т. е. отношение площади поверхности к объему) меньше. Но значение сохранности почек для выживания деревьев, потерявших хвою или листву, явно преувеличено. Известно, что объедание хвои гусеницами сибирского шелкопряда, которые не трогают почки, вызывает гибель деревьев на огромных площадях. Следует также учесть, что ожог хвои всегда сопровождается температурной денатурацией белков с выделением ядовитых веществ. Отравление дерева ими усугубляет стресс от потери хвои (листвы). Поэтому ожог всей кроны или большей ее части, как правило, приводит дерево к гибели. Наиболее чувствительна к потере хвои пихта, наиболее устойчива – лиственница.

Быстрое пожелтение крон у деревьев на пожарищах после низовых пожаров или пожелтевшие кроны на пожарищах одно-двухлетней давности – следствие именно ожога крон, хотя каких-либо внешних следов воздействия повышенной температуры на хвое и листве не остается. Зато в нижней части стволов следы воздействия огня в виде нагара всегда имеются и остаются надолго. Именно поэтому причиной гибели деревьев при низовых пожарах обычно считают ожог луба и камбия.

Характер летальных повреждений желательно учитывать, поскольку он влияет на ход отмирания деревьев и динамику качества их древесины. При кольцевом ожоге луба и камбия (без повреждения кроны) дерево два-три года еще растет и даже может давать урожай семян и обсеменять пожарище. Отмирает такое дерево постепенно, при этом влажность его древесины снижается, что создает благоприятные условия для поселения личинок короедов, лубоедов и усачей. Они съедают луб, кора отваливается, ствол окончательно просыхает и превращается в «высококачественный» сухостой.

При летальном ожоге всей кроны дерево перестает транспирировать поступающую от корней влагу, вследствие чего древесина и луб могут ею перенасытиться (особенно если гибель кроны произошла в период активного сокодвижения). Это исключает возможность поселения короедов, могут селиться только усачи, да и то лишь на южной стороне нижней части стволов. Такой перенасыщенный влагой ствол в коре не высыхает, что создает идеальные условия для развития гнилей, поэтому древесина быстро теряет свои технические качества.

На лесных пожарищах, в том числе в свежих горельниках, пирогенное описание желательно делать сразу после пожара. При этом главной задачей является прогноз отпада в древостое с целью своевременного планирования и выполнения хозяйственных мероприятий (санитарные рубки и др.).

На величину послепожарного отпада деревьев каждой породы наибольшее влияние оказывают два параметра: диаметр ствола, поскольку с ним связана толщина коры, и высота нагара, которая зависит от высоты пламени, выражающей силу пожара [12]. Мы исследовали зависимость процента отпада от высоты нагара в каждой ступени толщины у сосны, ели, лиственницы и березы [16, 17] и составили таблицу для прогнозной оценки величины отпада (таблица).

Используя данную таблицу, прогноз отпада можно делать непосредственно после пожара, даже не дожидаясь пожелтения поврежденных крон. Необходимо лишь выполнить глазомерную таксацию или ленточный перечет с указанием максимальной высоты нагара на подветренной стороне стволов.

Более точный прогноз отпада можно получить при перечете древостоя на пробных площадях с отметкой степени повреждения пожаром каждого дерева. Следует заметить, что имеющаяся «Шкала жизненного состояния деревьев по характеристике кроны» В.А. Алексеева [18], а также шкала, включенная в «Санитарные правила в лесах РФ», для оценки состояния деревьев по комплексу визуальных признаков [18. С. 294], оценивают состояние деревьев в основном в связи с заболеваниями, а не с характером повреждений огнем. Ослабленное состояние деревьев при болезнях обычно усугубляется, а при повреждении – улучшается, происходит восстановление. Поэтому нами разработана специальная шкала для оценки степени повреждения деревьев пожаром. Она имеет четыре градации:

1) неповрежденные деревья и деревья со слабой степенью повреждения: с ожогом луба и камбия менее чем на 1/4 окружности ствола и корневых лап или с кронами, пожелтевшими менее чем на 30%;

2) деревья со средней степенью повреждения: с некольцевым ожогом луба и камбия более чем на 1/4 окружности ствола или корневых лап, а также деревья с пожелтевшими на 30–60% кронами;

3) деревья с сильной степенью повреждения: с кольцевым ожогом луба и камбия на стволе или на корневых лапах, а также деревья с пожелтевшей на 60–90% кроной;

4) погибшие деревья: с обгоревшими от верхового огня кронами; вывалившиеся вследствие перегорания корней и с пожелтевшей на 90–100% кроной.

Степень поврежденности древостоя на лесном пожарище
[The extent of damage to the forest stand on the burnt area]

Высота нагара, м [Height of scorch marks, m]	Средний диаметр древостоя (или элемента леса), см [Average diameter of tree stand (or forest element), cm]															
	8	12	16	20	24	28	32	36	8	12	16	20	24	28	32	36
	<i>Pinus sibirica</i> Mayr.							<i>Larix sibirica</i> Led.								
0,1–0,5	8	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0,6–1,0	32	9	4	2	1	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0
1,1–1,5	56	22	10	6	3	1	0	0	11	4	2	0	0	0	0	0
1,6–2,0	76	38	21	12	9	5	4	3	28	10	6	2	0	0	0	0
2,1–3,0	100	73	45	33	23	16	12	9	65	28	15	7	4	1	0	0
3,1–4,0	100	100	84	72	60	47	36	26	95	64	32	22	15	11	6	4
4,1–5,0	100	100	100	95	87	82	75	66	100	95	58	41	28	22	17	10
5,1–6,0	100	100	100	100	100	96	93	88	100	100	85	60	44	33	27	22
	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.							<i>Picea obovata</i> Led.								
0,1–0,5	25	6	2	0	0	0	0		30	16	8	4	2	0	0	0
0,6–1,0	45	23	10	7	5	4	3		63	44	30	24	21	18	16	14
1,1–1,5	69	40	20	15	11	10	8		85	67	55	45	40	36	34	32
1,6–2,0	84	57	32	22	20	18	14		100	83	75	67	58	53	50	47
2,1–3,0	100	72	50	33	30	27	22		100	98	93	88	82	77	73	70
3,1–4,0	100	85	65	50	42	38	33		100	100	100	100	98	96	94	92
4,1–5,0	100	100	74	62	54	48	42		100	100	100	100	100	100	100	100

Примечание. Таблица составлена для насаждений III–IV классов бонитета. Не учитывается нагар от распространения пламени вверх по стволу вследствие засмоленности коры или ее повышенной чешуйчатости.

[Note. The table was made for plantations of the III–IV growth classes. Scorch marks from the flame going up the trunk were not considered as the bark was resin-soaked or too scaly].

Деревья с третьей и четвертой степенями повреждений станут сухостоем, около половины деревьев со второй степенью повреждения может опраться, среди деревьев с первой степенью повреждения послепожарного отпада практически не будет.

Полезно оценивать также *степень поврежденности пожаром древостоя в целом*, в зависимости от величины отпада в нем, в том числе прогнозируемого [11]:

I степень: древостой практически не поврежден или имеет слабое повреждение, при котором частично отмирают подчиненные ярусы древостоя; отпад по числу стволов 0–30%, по запасу – 0–25%;

II степень: древостой значительно поврежден и после пожара заметно изреживается за счет полного отмирания подчиненных ярусов древостоя и части деревьев верхнего полога, т.е. становится *горельником*; отпад по числу стволов 31–80%, по запасу – 26–70%;

III степень: древостой сильно поврежден низовым пожаром, в результате чего отмирает полностью или почти полностью и становится сначала *свежим горельником*, затем *гарью*; отпад по числу стволов 81–100%, по запасу – 71–100%;

IV степень: древостой сильно поврежден *верховым* пожаром и представляет собой *свежий горельник* с обгоревшими кронами, который затем становится *гарью*; отпад по числу стволов 81–100%, по запасу – 71–100%;

V степень: древостой сильно поврежден *почвенно-торфяным* пожаром и представляет собой *валежный свежий горельник* с последующим переходом в *валежную гать*; отпад по числу стволов 81–100%, по запасу – 71–100%.

Степень поврежденности древостоя на лесном пожарище можно оценивать по средней высоте нагара, пользуясь таблицей.

При обследованиях гарей и горельников степень поврежденности древостоев достаточно легко определяется глазомерно, поскольку процессы послепожарного отмирания деревьев там уже завершены. Доля послепожарного отпада оценивается, принимая за исходную величину допожарную характеристику древостоя. Допожарные состав, запас и густота древостоя определяются или по данным прошлого лесоустройства, или путем объединения данных по растущим деревьям (допожарного возраста) и послепожарным сухостою и валежнику. Следует заметить, что гари и горельники, если на них идет активное лесовозобновление, относятся уже не к этапу дигрессии, а к этапу демутации.

Послепожарные разрушительные процессы в горельниках и на гарях могут выражаться: 1) наличием ветровала и бурелома в древостое; 2) нападением энтомовредителей на усыхающие и неповрежденные деревья; 3) развитием гнилей; 4) эрозией почвы (на склонах); 5) появлением термокарста (в притундровой зоне). Необходимо делать описание этих процессов с указанием количественных характеристик.

Травяно-кустарничковый ярус, мохово-лишайниковый покров, подстилка. Изучение лесной растительности обычно проводится «ключевым» методом с использованием пробных площадей. Их размеры, как правило, невелики (0,2–0,3 га), поэтому требования к их внутренней однородности достаточно высоки. Такая однородность бывает не характерна для лесных массивов в целом. Очевидно, что данные, полученные на пробных площадях, распространять на большие участки с обычной «однородной неоднородностью» не совсем корректно. Закладывать же большие пробные площади не представляется возможным.

На варьирование повреждений и послепожарных изменений напочвенного покрова большое влияние оказывают нанорельеф, микрорельеф и синузильность. Идеальной основой для описания может служить сплошное картирование, но оно слишком трудоемкое. Его вполне может заменить метод линейных описаний и измерений [19]. На пробных площадях расстояние между точками описания на линиях в зависимости от выраженности нано- и микрорельефа, от варьирования допожарного состава напочвенного покрова изменяется от 2 до 5 м. В точках описания особое внимание следует обращать на характеристику мохово-лишайникового покрова (или его остатков) и слоев подстилки. Следует заметить, что базовой, нулевой, точкой отсчета при измерении слоев подстилки или горизонтов почвы является верхняя граница минеральной почвы, т.е. описание слоев подстилки делается снизу вверх. Толщина несгоревшего остатка подстилки и доля минерализации поверхности почвы определяют условия появления самосева. При наличии вечной мерзлоты в каждой точке измеряется глубина оттаивания почвы.

Граница во времени между этапом дигрессии и этапом демутации (началом активного восстановления) различна для разных компонентов одного биогеоценоза. Так, многолетние растения из травяно-кустарничкового яруса после пожара восстанавливаются быстро, особенно злаки и осоки. Зато покров из мхов и лишайников восстанавливается медленно.

Основное внимание при описании этапа демутации на пожарищах, гарях и в горельниках следует обращать на оценку успешности лесовозобновления. В ранее разработанных шкалах по оценке успешности лесовозобновления учитывались: породный состав подроста, его густота и возможный отпад. Равномерность размещения подроста при такой оценке не принималась во внимание. Хотя очевидно, что в случаях значительной неравномерности в размещении подроста успешность возобновления может быть невысокой даже тогда, когда средняя густота древесных растений на площади велика. Поэтому в настоящее время разработан и уже применяется на практике способ оценки лесовозобновления, основанный на определении показателя встречаемости подроста [20–22].

Заключение

Ежегодно многие лесные и нелесные участки в лесном фонде России подвергаются воздействию огня. Масштабы воздействия возрастают в связи с климатическими изменениями. Это обуславливает необходимость контроля пожаров и управления ими. Для этого требуются описания и характеристики участков растительности как *объектов возможного горения*, т.е. как комплексов растительных горючих материалов (с учетом условий их увлажнения, высыхания и горения, а также сезонной динамики). Такие описания и характеристики следует называть *пирологическими*.

Необходимы также описания и характеристики участков растительности, которые подверглись (или подвергались в прошлом) воздействию огня, именно как *объектов воздействия огня*, представляющих собой этапы и стадии пирогенных сукцессий. Такие характеристики и описания можно называть *пирогенными*, т.е. порожденными пожаром.

В результате анализа существующих методических подходов и исследований разработаны принципы и методы *пирогенного* описания лесных участков. Сделан вывод, что главное внимание следует уделять первым этапам пирогенных сукцессий, связанным с процессами горения, повреждения, гибели и разрушения (дигрессия), а также с началом восстановления (дему-тация) в разрезе компонентов лесного биогеоценоза и прежде всего древостоя. В хозяйственной классификации лесных участков, пройденных огнем, необходимо учитывать степень повреждения древостоя и фактор времени.

Литература

1. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
2. Волокитина В.А., Софронов М.А. Классификация и картографирование растительных горючих материалов. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2002. 314 с.
3. Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. М. ; Л. : Гослестехиздат, 1948. 126 с.
4. Щербаков И.П., Чугунова Р.В. О классификации гарей в юго-западной и центральной Якутии // Изв. СО АН СССР. Вып. 1. Новосибирск, 1960. С. 63–75.
5. Курбатский Н.П. Терминология лесной пирологии // Вопросы лесной пирологии. Красноярск : Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1972. С. 171–231.
6. Лесная энциклопедия / под ред. Г.И. Воробьева. Т. 1 : Абелия–Лимон. М. : Советская энциклопедия, 1985. 564 с.
7. ГОСТ 17.6.1.01– 83. Охрана природы. Охрана и защита лесов. Термины и определения. М. : Гос. Комитет СССР по стандартам, 1983. 8 с.
8. Лесное хозяйство: Терминологический словарь / под ред. А.Н. Филипчука. М. : ВНИИЛМ, 2002. 480 с.
9. Энциклопедия лесного хозяйства / под ред. С.А. Родина, А.Н. Филипчука. М. : ВНИИЛМ, 2006. Т. 1. 424 с.
10. Ожегов С.И., Шведова Н.Ю. Толковый словарь русского языка. М. : Азбуковник, 1999. 944 с.
11. Софронов М.А., Волокитина А.В. Методика обследования и описания лесных участков, пройденных пожарами. Красноярск : ИЛ СО РАН, 2007. 71 с.
12. Амосов Г.А. Некоторые закономерности развития лесных низовых пожаров // Возникновение лесных пожаров. М. : Наука, 1964. С. 152–183.
13. Молчанов А.А. Лесные пожары // Леса и лесное хозяйство Архангельской области. М. : Изд-во АН СССР, 1957. С. 105–157.
14. Софронов М.А., Волокитина А.В. Теплозащитные свойства коры у деревьев // Характеристика процессов горения в лесу. Красноярск : Институт леса и древесины СО АН СССР, 1977. С. 143–162.
15. Hare R.G. Bark surface and cambium temperatures in simulated forest fire // J. Forestry. 1965. № 6. P. 437–440.
16. Софронов М.А., Волокитина А.В. Пирологическое районирование в таежной зоне. Новосибирск : Наука, 1990. 205 с.

17. Войнов Г.С., Софронов М.А. Прогнозирование отпада в древостое после низовых пожаров // Современные исследования типологии и пироэкологии леса. Архангельск : АИЛиЛх, 1976. С. 115–121.
18. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
19. Софронов М.А., Волокитина А.В. О «линейном» методе описаний и измерений при изучении лесной растительности // Изв. вузов. Лесной журнал. 2000. № 3. С. 52–57.
20. Бузыкин А.И. К методике учета подроста // Возобновление и формирование лесов Сибири. Красноярск : ИЛиД, 1969. С. 165–168.
21. Мартынов А.Н. Рекомендации по комплексной оценке естественного лесовозобновления. СПб. : СПбНИИЛХ, 1996. 18 с.
22. Софронов М.А., Волокитина А.В., Мартынов А.Н. Оценка успешности лесовозобновления с учетом разновозрастности подроста и неравномерности его размещения по площади // Лесн. хоз-во. 2003. № 5. С. 16–17.

Поступила в редакцию 25.08.2015 г.; принята 03.09.2015 г.

Волокитина Александра Витальевна – д-р с-х наук, в.н.с. лаборатории лесной пироэкологии Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН (г. Красноярск, Россия).
E-mail: volokit@ksc.krasn.ru

Volokitina AV. Methodical aspects for describing post-fire forest site. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):84-98. doi: 10.17223/19988591/31/7. In Russian, English summary

Alexandra V. Volokitina

Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation

Methodical aspects for describing post-fire forest site

Descriptions of pre-fire and post-fire vegetation sites are necessary for pyrological studies. Most developed are techniques of pyrological description of vegetation as an object of possible combustion. This paper gives more details on methodical aspects of pyrogenic description of vegetation sites as objects of fire impact. The used terminology is specified as well as the main idea of pyrogenic description, which is to identify the category of a post-fire site, its characteristics and to explain the causes for emergence of this kind of a post-fire biogeocoenosis and possible direction of further succession development.

When considering the principles and methods for pyrogenic description of vegetation sites as objects of fire impact, the main focus is on the first stages of pyrogenic successions related with the combustion processes, damage, mortality and destruction (digression), as well as the beginning of recovery (demutation) in terms of components of a forest biogeocoenosis, first of all, the tree stand. The borderline between the time of the digression stage and the time of the demutation stage (initiation of active recovery) is different for various components of one biogeocoenosis. For instance, perennial plants from the grass-shrub layer, especially herbs and sedge grass, are quick to recover after fire. However, the cover of moss and lichen is slow to recover (taking decades for this). When describing the demutation stage on post-fire sites, open burnt areas and in fire-disturbed forests, the main attention should be paid to the assessment of forest restoration success rate taking into account the evenness of sapling distribution, its

composition, age, height, vitality, etc. The method of such assessment is developed.

The general pyrogenic description of a vegetation site includes: characteristic of a pre-fire stage with moistening regime, site index of a tree stand, pre-fire composition of the forest floor on a non-burnt control site; characteristic of a combustion stage with the fire year identification, fire type and intensity; characteristic of a digression stage with description of the character and degree of tree stand damage by fire as well as the process of tree dying and drying off; the main damage during crown fires is crown scorch, ground fires burn roots leading to tree fall out, surface fires scorch phloem and cambium in the lower part of tree trunks and on root spurs.

The scale of vegetation fire impact has been increasing together with climatic changes. This makes fire control and management relevant. For this, detailed pyrogenic descriptions and characteristics of vegetation sites as objects of possible combustion (i.e. as complexes of vegetation fuels) are highly needed. The offered methods of pyrogenic description have both scientific and practical significance in planning post-fire forestry measures.

Acknowledgments: The research was carried out as a project of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences № 22.1.4.

The article contains 1 Table, 22 References.

Key words: forest fires; forest fire sites; open burnt areas; fire-disturbed forests; succession stages.

References

1. Sukachev VN, Zonn SV. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Guidelines for studying forest types]. Moscow: Izd-vo AN SSSR Publ.; 1961. 144 p. In Russian
2. Volokitina VA, Sofronov MA. Klassifikatsiya i kartografirovaniye rastitel'nykh goryuchikh materialov [Classification and mapping of plant fuels]. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN Publ.; 2002. 314 p. In Russian
3. Melekhov IS. Vliyaniye pozharov na les [Influence of fires on the forest]. Moscow-Leningrad: Goslestekhzdat Publ.; 1948. 126 p.
4. Shcherbakov IP, Chugunova RV. O klassifikatsii garey v yugo-zapadnoy i tsentral'noy Yakutii [On the classification of burnt areas in the south-western and central Yakutia]. Vol. 1. Novosibirsk: Izv. SO AN SSSR Publ.; 1960. pp. 63-75. In Russian
5. Kurbatskiy NP. Terminologiya lesnoy pirologii [Terminology of forest pyrology]. In: *Voprosy lesnoy pirologii* [Issues of forest pyrology]. Krasnoyarsk: In-t lesa i drevesiny SO AN SSSR Publ.; 1972. pp.171-231. In Russian
6. Lesnaya entsiklopediya [Forest encyclopedia]. Vol. 1: Abeliya-Limon [Abelia-Lemon]. Vorob'ev GI, editor. Moscow: Sovetskaya entsiklopediya Publ.; 1985. 564 p. In Russian
7. GOST 17.6.1.01–83. Okhrana prirody. Okhrana i zashchita lesov. Terminy i opredeleniya [Environment protection. Forest security and protection. Terms and definitions]. Moscow: Gos. Komitet SSSR po standartam Publ.; 1983. 8 p. In Russian
8. Lesnoe khozyaystvo: Terminologicheskiy slovar' [Forestry. Terminological dictionary]. Filipchuk AN, editor. Moscow: VNIILM Publ.; 2002. 480 p. In Russian
9. Entsiklopediya lesnogo khozyaystva [Encyclopedia of forestry]. Vol. 1. Rodin SA, Filipchuk AN, editors. Moscow: VNIILM Publ.; 2006. 424 p. In Russian
10. Ozhegov SI, Shvedova NYu. Tolkovyy slovar' russkogo yazyka [Definition dictionary of the Russian language]. Moscow: Azbukovnik Publ.; 1999. 944 p. In Russian
11. Sofronov MA, Volokitina AV. Metodika obsledovaniya i opisaniya lesnykh uchastkov, prorydennykh pozharami [Methods of survey and description of fire-affected forest areas]. Krasnoyarsk: IL SO RAN Publ.; 2007. 71 p. In Russian
12. Amosov GA. Nekotorye zakonomernosti razvitiya lesnykh nizovykh pozharov [Some

- patterns of surface forest fire development]. In: *Vozniknovenie lesnykh pozharov* [Occurrence of forest fires]. Moscow: Nauka Publ.; 1964. pp. 152-183. In Russian
13. Molchanov AA. Lesnye pozhary [Forest fires]. In: *Lesy i lesnoe khozyaystvo Arkhangel'skoy oblasti* [Forests and forestry of Arkhangel'sk oblast]. Moscow: Izd-vo AN SSSR Publ.; 1957. pp. 105-157. In Russian
 14. Sofronov MA, Volokitina AV. Teplozashchitnye svoystva kory u derev'ev [Cold-resisting properties of the tree bark]. In: *Kharakteristika protsessov goreniya v lesu* [Characteristics of combustion processes in the forest]. Krasnoyarsk: Institut lesa i drevesiny SO AN SSSR Publ.; 1977. pp. 143-162. In Russian
 15. Hare RG. Bark surface and cambium temperatures in simulated forest fire. *J. Forestry*. 1965;6:437-440.
 16. Sofronov MA, Volokitina AV. Pirologicheskoe rayonirovanie v taezhnoy zone [Pyrological zoning in the taiga]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Department Publ.; 1990. 205 p. In Russian
 17. Voynov GS, Sofronov MA. Prognozirovanie otpada v drevostoe posle nizovykh pozharov [Forecast of tree stand litter after surface fires]. In: *Sovremennye issledovaniya tipologii i pirolologii lesa* [Contemporary studies of forest typology and pyrology]. Arkhangel'sk: AILiLkh Publ.; 1976. pp.115-121. In Russian
 18. Alekseev VA. Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev [Diagnostics of life state of trees and tree stands]. *Lesovedenie*. 1989;4:51-57. In Russian
 19. Sofronov MA, Volokitina AV. O "lineynom" metode opisaniya i izmereniy pri izuchenii lesnoy rastitel'nosti [On the "linear" method of describing and measuring when studying forest vegetation]. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Lesnoy zhurnal*. 2000;3:52-57. In Russian
 20. Buzykin AI. K metodike ucheta podrosta [On methods of undergrowth count]. In: *Vozobnovlenie i formirovanie lesov Sibiri* [Forest regeneration and formation in Siberia]. Krasnoyarsk: ILiD Publ.; 1969. pp. 165-168. In Russian
 21. Martynov AN. Rekomendatsii po kompleksnoy otsenke estestvennogo lesovozobnovleniya [Recommendations for comprehensive assessment of natural reforestation]. Saint-Petersburg: SPbNIILKh Publ.; 1996. 18 p.
 22. Sofronov MA, Volokitina AV, Martynov AN. Otsenka uspekhov lesovozobnovleniya s uchetom raznovozrastnosti podrosta i neravnomernosti ego razmeshcheniya po ploshchadi [Evaluation of reforestation success considering the undergrowth age difference and unevenness of its distribution on the area]. *Lesnoe khozyaystvo*. 2003;5:16-17. In Russian

Received 25 August 2015;
Accepted 3 September 2015

Author info:

Volokitina Alexandra V, Dr. Sci. (Agric.), Leading Scientific Researcher of the Forest Fire Science Laboratory, Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Box 8743 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.
E-mail: volokit@ksc.krasn.ru

УДК 582.477:630(235.222)
doi: 10.17223/19988591/31/8

М.Н. Диркс, Е.Е. Тимошок

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск, Россия*

Структура ценопопуляций *Juniperus sibirica* Burgsd. в коренных лесах Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай)

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 13-05-00762).

*Исследованы экологические и биоморфологические особенности, онтогенетическая, половая и виталитетная структура ценопопуляций *Juniperus sibirica* в сомкнутых и разреженных коренных кедровых и лиственнично-кедровых лесах в верховьях р. Актру (2 150–2 350 м над ур. м., Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай). Выявлено, что наибольшая плотность особей вида отмечена в ценопопуляциях, находящихся в сообществах с оптимальными экологическими условиями. Установлено, что все онтогенетические спектры ценопопуляций неполноценные, с преобладанием особей генеративного периода и отсутствием в основном наиболее молодых особей. Максимальное число взрослых вегетирующих (несеменосящих) особей отмечено в одной из пяти исследованных ценопопуляций в сообществе с более высокой сомкнутостью крон и густым лишайниково-моховым покровом. Все изученные ценопопуляции являются зрелыми и нормальными. Ценопопуляции в кедровых лесах характеризуются большим участием женских особей, в лиственнично-кедровых – равным значением полов или преобладанием мужских особей. Большая часть ценопопуляций состоит преимущественно из особей пониженной жизнеспособности. Самоподдержание ценопопуляций происходит только семенным путем, их устойчивое существование обеспечивается за счет значительной продолжительности генеративного периода и присутствия взрослых вегетирующих, не участвующих в репродукции особей.*

Ключевые слова: *Juniperus sibirica*; структура ценопопуляции; коренные леса; Северо-Чуйский хребет; Центральный Алтай.

Введение

Среди лесов Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) наибольший научный интерес представляют уникальные коренные кедровые и лиственнично-кедровые леса, сохранившиеся здесь после периода похолодания в XIV–XIX вв. (малый ледниковый период), не пройденные пожарами и не подвергавшиеся значительным антропогенным воздействиям.

Верховья долины р. Актру с 1999 г. являются модельным полигоном Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск). Высокогорные леса здесь являются объектом мониторинговых эколого-биологических исследований динамики границы леса, необходимых для выявления региональных особенностей изменения климата и экосистем [1].

К настоящему времени изучены флора высокогорных лесов [2], структура и динамика древостоев, онтогенетическая структура ценопопуляций кедра сибирского и лиственницы сибирской в высокогорных лесах верховьев р. Актру [3–5]. Исследования ценопопуляций (ЦП) видов кустарникового яруса в этих лесах не проводились.

Juniperus sibirica Burgsd. (можжевельник сибирский, сем. Cupressaceae) в горах Южной Сибири растет в верхней части горно-лесного пояса и в горных тундрах у верхней границы леса [6]. В верховьях р. Актру в верхней части горно-лесного пояса этот вид довольно часто встречается и доминирует в составе кустарникового яруса коренных сомкнутых и разреженных кедровых и лиственнично-кедровых лесов на северном, восточно-юго-восточном и западно-северо-западном склонах долины на высотах 2150–2350 м над ур. м. [7].

Целью настоящего исследования было изучение экологических и биоморфологических особенностей, онтогенетической, половой и виталитетной структуры ценопопуляций *Juniperus sibirica* в сомкнутых и разреженных коренных кедровых и лиственнично-кедровых лесах верховий р. Актру.

Материалы и методики исследования

Исследования проводились в верхней части горно-лесного пояса Северо-Чуйского хребта на его северном макросклоне в долине р. Актру (50°04' с.ш., 87°45' в.д., абсолютные высоты 2 100–2 350 м).

По данным метеостанции Актру (2 150 м над ур. м.) и многолетним метеорологическим наблюдениям в других частях долины, среднегодовая температура воздуха равна $-5,2^{\circ}\text{C}$ [8–10]. Средняя многолетняя температура июня составляет $+8,4^{\circ}\text{C}$, июля $+9,7^{\circ}\text{C}$, августа $+7,9^{\circ}\text{C}$, января $-21,6^{\circ}\text{C}$. Вегетационный период короткий, с резкими колебаниями суточных и среднесуточных температур. Переход среднесуточной температуры через 0°C отмечается в середине мая и начале сентября. Число дней со среднесуточной температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$ в среднем составляет около 50 дней, выше $+10^{\circ}\text{C}$ – около 30 дней. Выше $+15^{\circ}\text{C}$ температура поднимается не каждый год. В ночное время в нижней части склонов формируются инверсии температуры. В течение всего летнего периода отмечаются заморозки, особенно частые в июне и августе, а также летние снегопады. Среднегодовое количество осадков для бассейна Актру в целом оценивается в 1 000 мм [11]. Около 75% осадков выпадает в теплый период года, число дней с осадками в летние месяцы – в среднем около 60. Толщина снежного покрова на высоте 2 200 м

колеблется от 40 до 70 см. В горно-лесном поясе снег залегает относительно равномерно, так как не подвержен значительному влиянию метелевого и лавинного переноса. Под кронами, вследствие их задерживающей способности, снеготпасы меньше, чем в окнах древостоя.

Коренными лесными сообществами в верхней части горно-лесного пояса являются сомкнутые и разреженные кедровые и лиственнично-кедровые леса. Под их пологом на дренированных и прогреваемых местоположениях развиты подбуры, на местоположениях с избыточным увлажнением и густым моховым покровом – криоземы [1, 12].

ЦП *J. sibirica* исследовались на постоянных пробных площадях, заложенных сотрудниками лаборатории динамики и устойчивости экосистем ИМКЭС СО РАН в 1999–2011 гг. в верховьях р. Актру в коренных ступенчато-разновозрастных лесах V–Vб классов бонитета со средним возрастом первого поколения деревьев *Pinus sibirica* Du Tour 409–527, основного поколения – 270–350 лет [4]. Размеры пробных площадей составляют от 0,09 до 0,47 га. Для выявления состава и участия видов, слагающих лесные сообщества, были сделаны геоботанические описания по общепринятым методикам [13]. Названия сосудистых растений даны по «Флоре Сибири» [14], мхов – по «Флоре мхов средней части европейской России» [15, 16]. Экологическая оценка местообитаний проводилась на основе геоботанических описаний пробных площадей с использованием стандартных экологических шкал [17, 18]. При исследовании структуры ЦП *J. sibirica* применялись классические популяционно-онтогенетические методы [19–22]. Изучение плотности особей, онтогенетической, половой и виталитетной структуры ЦП проводилось на параллельных трансектах шириной 5 м, пересекающих пробные площади. Онтогенетические состояния особей были выделены на основе общепринятых диагностических признаков с учетом признаков, специфичных для кустарников [19]. Для количественных характеристик онтогенетических состояний определялись средние значения с доверительным интервалом и пределы изменения признака с использованием программы Excel. В качестве фитоценотической счетной единицы использовалась морфологически целостная особь. Для построения виталитетного спектра ЦП в каждом онтогенетическом состоянии были выделены три балла жизненности (3 балла – наибольшая жизненность, 2 – средняя и 1 балл – пониженная). Основными признаками, по которым определяли балл жизненности, были степень развития и отмирания побегов, диаметр особи, степень развития генеративных органов у взрослых растений. Всего было проанализировано 713 особей. Оценка типов онтогенетических спектров ЦП была проведена по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой [21].

Результаты исследования и обсуждение

Ниже приведена характеристика лесных сообществ, в которых исследовались ЦП *J. sibirica*.

ЦП 1 находится в разреженном баданово-зеленомошно-ерниковом кедровом лесу (ПП-02, 10К) на участке между береговой мореной ледника Малый Актру и конечной мореной исторической стадии ледника Большой Актру. Участок имеет северную экспозицию, крутизну 3–5° и абсолютную высоту 2 350 м. Густота древостоя – 214 экз./га. Сомкнутость крон – 0,3. Довольно сомкнутый кустарниковый ярус (общее проективное покрытие 35%) сложен *Betula rotundifolia* Spach (25–30%), *Juniperus sibirica* (1–2%), *Salix saposhnikovii* A. Skvorts. (1–2%), *Lonicera altaica* Pall. ex DC. (1%) и др. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие 20%) наибольшую роль играют *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch (10%), *Vaccinium vitis-idaea* L. (5–7%), *Carex sabyensis* Less. ex Kunth (3–4%). В моховом ярусе преобладают зеленые мхи (10%, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr.).

ЦП 2 находится в осоково-можжевельном кедровом лесу (ПП-11В, 10К) на восточно-юго-восточном склоне (левый борт) верховий долины р. Актру крутизной 15–20° на абсолютной высоте 2 350 м. Густота древостоя – 129 экз./га. Сомкнутость крон – 0,3–0,4. Абсолютным доминантом сомкнутого кустарникового яруса (общее проективное покрытие 65%) является *Juniperus sibirica* (45–50%). Значительно меньшее проективное покрытие здесь отмечено для *Lonicera altaica*, *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Spiraea chamaedrifolia* L. и др. Травяно-кустарничковый ярус (общее проективное покрытие 25%) образован *Carex pediformis* С.А. Мей. (5–7%), *Bergenia crassifolia* (3–5%), *Poa sibirica* Roshev. (2–3%), *Festuca altaica* Trin. (2–3%), *Vaccinium vitis-idaea* (2–3%) и др. Моховый покров очень разрежен и представлен в основном *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.

ЦП 3 расположена в бруснично-вейниково-зеленомошном кедровом лесу (ПП-05, 10К) на восточно-юго-восточном склоне крутизной 15–20° на абсолютной высоте 2 180 м. Густота древостоя – 406 экз./га. Сомкнутость крон – 0,5–0,6. В сложении кустарникового яруса (общее проективное покрытие 10%) наибольшую роль играют *Lonicera altaica* (3–5%) и *Juniperus sibirica* (1%), незначительное проективное покрытие имеют *Spiraea flexuosa* Fisch. ex Cambess., *Ribes nigrum* L., *Betula rotundifolia* и др. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие 65%) преобладают *Calamagrostis pavlovii* Roshev. (3–5%), *Vaccinium vitis-idaea* (3–5%), *Poa sibirica* (1–2%). В довольно сомкнутом моховом покрове (35%) преобладают *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Politrichum juniperinum* Hedw.

ЦП 4 расположена в разреженном бруснично-лишайниково-зеленомошном лиственнично-кедровом лесу (ПП-10, 7КЗЛц) на западно-северо-западном склоне (правый борт) верховий долины р. Актру крутизной 15–20° на высоте 2 150 м над ур. м. Густота древостоя – 149 экз./га. Сомкнутость крон составляет 0,3. Из кустарников преобладают *Lonicera altaica* (3–5%) и *Juniperus sibirica* (2–3%). Травяно-кустарничковый ярус (общее проективное

покрытие 35%) сформирован *Vaccinium vitis-idaea* (5%), *Bergenia crassifolia* (4–5%), *Empetrum nigrum* L. (3–4%) и др. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают зеленые мхи (15%, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Politrichum juniperinum*), реже встречаются лишайники (5%, *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda).

ЦП 5 находится в баданово-зеленомошно-лишайниковом лиственнично-кедровом лесу (ПП-8, 9К1Л) на западно-северо-западном склоне крутизной 15–20° на высоте 2 150 м над ур. м. Густота древостоя – 500 экз./га. Сомкнутость крон – 0,3–0,4. В кустарниковом ярусе (общее проективное покрытие 10%) доминируют *Lonicera altaica* (3–5%) и *Juniperus sibirica* (2–3%), незначительно обилие *Ribes graveolens* Bunge, *R. spicatum* Robson, *Spiraea alpina* Pall. и др. Преобладающими видами травяно-кустарничкового яруса (общее проективное покрытие 35%) являются *Bergenia crassifolia* (10–15%), *Vaccinium vitis-idaea* (7–10%), с проективным покрытием 1–2% встречаются *Empetrum nigrum*, *Festuca altaica*, *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb) C. Hartm., *Poa sibirica*. Густой мохово-лишайниковый ярус сформирован кустистыми лишайниками (30%, *Cladonia stellaris*, *Cladonia rangiferina* (L.) Web.) и зелеными мхами (25%, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhizidium rugosum*).

Расчет по экологическим шкалам показал, что коренные кедровые и лиственнично-кедровые леса характеризуются довольно близкими значениями увлажнения (ступени 63,5–65,3) и трофности почв (ступени 8,0–9,1), которые соответствуют свежелесному и влажнолесному увлажнению и небогатым почвам. Условия увлажнения наиболее близки к оптимальным (ступень 62,5) для *J. sibirica* в осоково-можжевелевом кедровом лесу (ПП-11б) на более сухом восточно-юго-восточном склоне долины. Однако по трофности в точке оптимума (ступень 8) находится баданово-зеленомошно-лишайниковый лиственнично-кедровый лес (ПП-8) на западно-северо-западном склоне.

Juniperus sibirica – стелющийся аэроксильный вечнозеленый густоветвистый кустарник высотой 35–100 см до 5–6 м в диаметре [6, 23].

Кора старых ветвей серо-бурая, коричневатая-серая, шелушащаяся, волокнистая, продольно отслаивающаяся; на молодых побегах – зеленовато-коричневая, позже светло-бурая, глянцева, голая, с продолговатыми эфирно-масличными вместилищами в междоузлиях. Междоузлия укороченные, до 1–5(10) мм длиной. Хвоя 4–9 мм длиной, линейно-ланцетная, саблевидно изогнутая, заканчивается шиповидным острием, сверху желобчатая, с сизоватобелой устьичной полосой; снизу зеленая, выпуклая, с тупым килем. Хвоинки расположены в мутовках по три, прижаты или отставлены от веточек.

J. sibirica – двудомное анемофильное растение. Микростробилы сидячие, в 1,5 раза короче хвои. Шишкоягоды 6–9 мм в диаметре, на коротких ножках, шаровидные, гладкие, блестящие, черные с сизым налетом. Мякоть шишкоягод содержит эфирно-масличные вместилища.

В годы исследований ни в одной из ЦП *J. sibirica* в коренных лесах верховий р. Актру нами не были обнаружены особи самых ранних стадий он-

тогенеза (проростки, ювенильные), встречены единичные сенильные особи. Единичные ювенильные особи были найдены и описаны только в ценопопуляциях на молодых моренах ледника Малый Актру [24]. Поэтому дать полное описание онтогенеза *J. sibirica* в ЦП на Северо-Чуйском хребте пока не представляется возможным. Приводим лишь наиболее важные количественные характеристики онтогенетических состояний (таблица).

Количественные характеристики онтогенетических состояний *Juniperus sibirica*
[Quantitative characteristics of ontogenetic conditions of *Juniperus sibirica*]

Онтогенетическое состояние [Ontogenetic condition]	Высота, см [Height, cm]	Максимальный диаметр куста, см [Maximal diameter of bush, cm]	Порядок ветвления побегов [Order of branching]	Количество скелетных осей [Number of skeletal axes]	Максимальная длина скелетной оси, см [Maximal length of skeletal axis, cm]	Максимальный диаметр скелетной оси в основании, см [Maximal diameter of skeletal axis in the basis, cm]	Годичный прирост, см [Annual growth, cm]
j*	2	–	–	1	2	0,1	0,4
im	$\frac{9,4 \pm 3,3}{3-22}$	$\frac{31,1 \pm 8}{14-56}$	$\frac{3,4 \pm 0,4}{2-4}$	$\frac{2,7 \pm 0,9}{1-7}$	$\frac{17,2 \pm 4,5}{4-40}$	$\frac{0,5 \pm 0,1}{0,2-0,9}$	$\frac{2,8 \pm 0,8}{1-7}$
v	$\frac{17,5 \pm 4,6}{5-29}$	$\frac{72,3 \pm 18,8}{46-135}$	$\frac{4,6 \pm 0,4}{4-5}$	$\frac{5,8 \pm 1,2}{3-8}$	$\frac{50 \pm 9,6}{30-84}$	$\frac{1 \pm 0,1}{0,6-1,3}$	$\frac{4 \pm 0,9}{2,5-5,5}$
g ₁	$\frac{17,4 \pm 8,3}{7,5-50}$	$\frac{116 \pm 43}{30-202}$	$\frac{5,3 \pm 0,7}{4-6}$	$\frac{4,4 \pm 1,8}{3-10}$	$\frac{70,3 \pm 17,9}{30-113}$	$\frac{1,1 \pm 0,4}{0,6-2}$	$\frac{3,9 \pm 1,2}{2-5,5}$
g ₂	$\frac{27,2 \pm 3,5}{20-39}$	$\frac{290,8 \pm 40,9}{160-450}$	$\frac{7,7 \pm 0,5}{6-9}$	$\frac{5,6 \pm 1,9}{3-15}$	$\frac{173 \pm 25,2}{158-260}$	$\frac{3,7 \pm 0,8}{2,3-7}$	$\frac{5 \pm 0,9}{3,1-6,8}$
g ₃	$\frac{38 \pm 12,6}{24-55}$	$\frac{330,7 \pm 108,2}{170-550}$	$\frac{7,4 \pm 0,5}{7-8}$	$\frac{5,2 \pm 4}{1-15}$	$\frac{161,4 \pm 34,9}{95-230}$	$\frac{4,1 \pm 2,1}{1,9-10}$	$\frac{5,8 \pm 1,3}{5-6}$
s*	5–20	30–210	4–6	1–5	40–110	1,0–2,0	1–5

Примечание. Онтогенетические состояния: im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное генеративное, g₃ – старое генеративное, s – сенильное (обозначения для рис. 1 и 3). Прочерк – отсутствие признака у особей в данном онтогенетическом состоянии. В числителе приведено среднее значение с доверительным интервалом, в знаменателе – пределы изменения признака. * – измерения сделаны для единичных особей.

[*Note.* Ontogenetic conditions: im - immature, v - virginal, g₁ - young generative, g₂ - middle-aged generative, g₃ - old generative, s - senile (for fig. 1 and 3). A dash means that characteristic is not available. Mean value with confidence interval is given in the numerator, limits - in the denominator. * - measurements were made for some individuals].

Плотность особей *J. sibirica* в обследованных лесах различна и зависит от ориентации и крутизны склонов долины, от освещенности и наличия малозадернованных каменистых участков. Наибольшая плотность особей отмечена в ЦП 2 и 5 (1 550 и 1 350 ос./га соответственно), находящихся в сообществах с наиболее оптимальными для вида экологическими условиями. ЦП 1 и 4 характеризуются средними показателями 820 и 890 ос./га соот-

ветственно. Наименьшей плотностью особей (240 ос./га) отличается ЦП 3, расположенная в лесу с наиболее сомкнутым древесным ярусом и густым моховым покровом.

Пространственное распределение особей *J. sibirica* в лесах неравномерное. Особи сконцентрированы в основном в окнах древостоя и по окраинам фрагментов лесов на контакте с курумниками. Реже они встречаются на задернованных злаками и осоками участках, под кронами деревьев кедра, во влажных понижениях мезорельефа с развитым моховым покровом. На таких участках подавляющее большинство особей *J. sibirica* находится в угнетенном состоянии, взрослые особи являются в основном условно стерильными. Такие особи были отмечены нами во всех ЦП. Мы рассматриваем их как группу взрослых вегетирующих особей, которые способны перейти к семеношению при наступлении благоприятных эколого-ценотических условий (например, улучшение освещенности в связи с вывалом рядом растущего дерева). По своим основным морфологическим характеристикам (размер куста, степень отмирания частей особи, абсолютный возраст) условно стерильные особи близки к генеративным, за исключением отсутствия генеративных органов и выраженного в разной степени угнетения, что позволяет довольно четко отличать их от виргинильных и сенильных особей. Особей, имеющих крайнюю степень угнетения (квасисенильные), не обнаружено. Для корректного выявления типов онтогенетических спектров ЦП условно стерильные особи *J. sibirica* с определенной долей условности были отнесены нами к генеративному онтогенетическому периоду и отдельному онтогенетическому состоянию – взрослому вегетирующему (g_{veg}). Присутствие условно стерильных особей в ЦП можно отнести к проявлению размерной и временной поливариантности онтогенеза, что является механизмом адаптации ЦП, определяющим ее гетерогенность, а следовательно, и устойчивость в экосистеме [25].

Во всех исследованных ЦП *J. sibirica* преобладают особи генеративного периода (рис. 1), для которого характерна значительная продолжительность (по нашим данным, более 60 лет). Максимум спектра в большинстве ЦП приходится на средневозрастные генеративные особи, что обусловлено, по-видимому, наиболее длительным нахождением особей в данном онтогенетическом состоянии. ЦП имеют неполночленный онтогенетический спектр, что связано с отсутствием во всех ЦП проростков и ювенильных особей, в ЦП 2 и 5 – имматурных особей, в ЦП 2 и 4 – виргинильных, в ЦП 3 – молодых генеративных, в ЦП 1 и 2 – сенильных особей. Отсутствие наиболее молодых особей *J. sibirica* можно объяснить невысокой урожайностью и низкой всхожестью его семян [26], трудностью прорастания семян и выживания проростков среди густого лишайниково-зеленомошного и травяного покрова, значительного слоя опада кедра и лиственницы, под сомкнутым пологом кустарников.

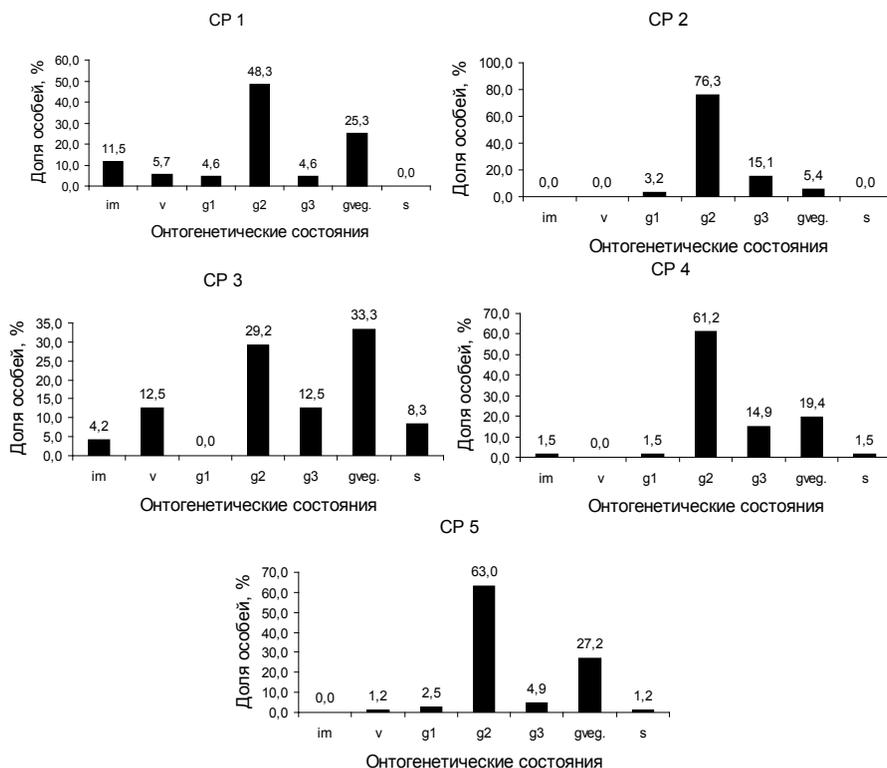


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Juniperus sibirica*: CP 1 – баданово-зеленомошно-ерниковый кедровый лес; CP 2 – осоково-можжевельовый кедровый лес; CP 3 – бруснично-вейниково-зеленомошный кедровый лес; CP 4 – бруснично-лишайниково-зеленомошный лиственнично-кедровый лес; CP 5 – баданово-зеленомошно-лишайниковый лиственнично-кедровый лес (обозначения для рис. 2 и 3)

[Fig. 1. Ontogenetic spectra of *Juniperus sibirica* coenopopulations: CP 1 - Siberian stone pine forest with *Betula rotundifolia*, green mosses, *Bergenia crassifolia*; CP 2 - Siberian stone pine forest with *Juniperus sibirica*, sedges; CP 3 - Siberian stone pine forest with green mosses, *Calamagrostis pavlovii*, *Vaccinium vitis-idaea*; CP 4 - Siberian stone pine-Siberian larch forest with green mosses, lichens, *Vaccinium vitis-idaea*; CP 5 - Siberian stone pine-Siberian larch forest with lichens, green mosses, *Bergenia crassifolia* (for fig. 2 and 3). On the ordinate axis - Percentage of individuals; on the abscissa axis - Ontogenetic conditions]

В коренных лесах в долине р. Актру с более высокой сомкнутостью крон и густым лишайниково-моховым покровом доля взрослых вегетирующих (несеменяющих) особей выше. В ЦП 1 на значительное участие взрослых вегетирующих особей оказывает влияние, видимо, и близость ледника.

Согласно классификации типов онтогенетических спектров А.А. Уранова и О.В. Смирновой [18] все исследованные ЦП *J. sibirica* в коренных лесах Северо-Чуйского хребта являются зрелыми и нормальными.

Оценка половой структуры ЦП *J. sibirica* (рис. 2) показала, что ЦП в кедровых лесах на северном и восточно-юго-восточном склонах характеризуются преобладанием женских особей (57–60% от общего числа генеративных особей) над мужскими. В ЦП кедрово-лиственничных лесов на западно-северо-западном склоне значение полов равное или преобладают мужские особи.

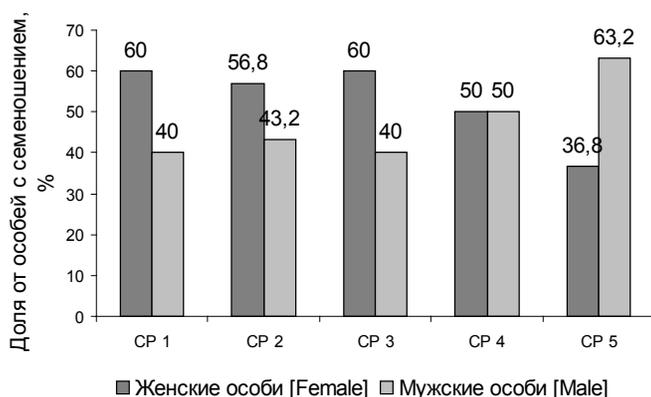


Рис. 2. Половая структура ценопопуляций *Juniperus sibirica*
 [Fig. 2. Sexual structure of *Juniperus sibirica* coenopopulations.
 On the ordinate axis - Percentage of cone producing individuals;
 on the abscissa axis - Coenopopulations]

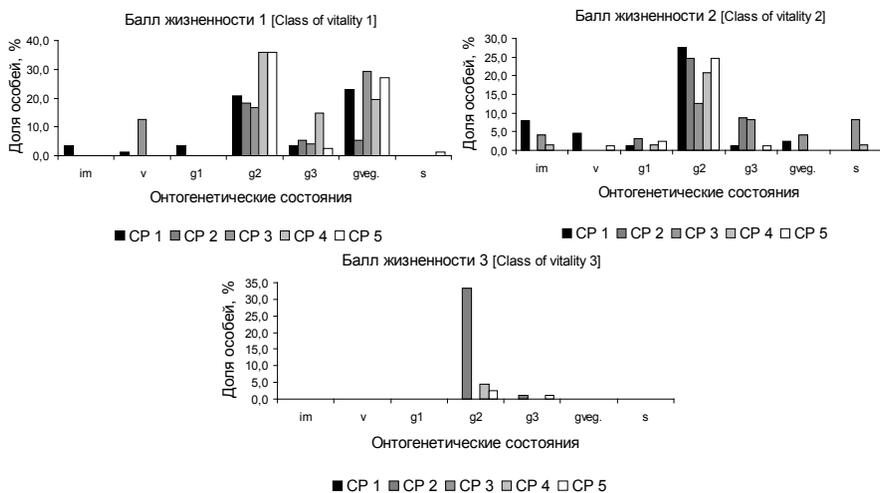


Рис. 3. Виталитетные спектры ценопопуляций *Juniperus sibirica*.
 Баллы жизнненности: 1 – пониженная, 2 – средняя, 3 – наибольшая
 [Fig. 3. Vitality spectra of *Juniperus sibirica* coenopopulations.
 Classes of vitality: 1 - Lower, 2 - Average, 3 - Highest]

На основе анализа виталитетных спектров (рис. 3) было выявлено, что все ЦП *J. sibirica* в исследованных лесных сообществах, за исключением ЦП 2, состоят преимущественно из особей пониженной жизненности. Особи повышенной жизненности относятся в большинстве к средневозрастному генеративному онтогенетическому состоянию, характеризующемуся наибольшей продолжительностью, и единично – к старому генеративному онтогенетическому состоянию. Для большинства взрослых вегетирующих особей характерна пониженная жизненность, но имеется небольшой процент особей средней жизненности. Молодые особи имеют в основном среднее значение жизненности.

Самоподдержание обследованных ЦП *J. sibirica* осуществляется только семенным путем; вегетативное размножение у особей вида нами не отмечено.

Анализ структуры ЦП *J. sibirica* в коренных кедровых и лиственнично-кедровых лесах позволяет сделать заключение о том, что состояние ЦП на данном этапе развития коренных лесных сообществ в целом устойчивое; это обеспечивается, главным образом, за счет значительной продолжительности генеративного периода и присутствия взрослых вегетирующих (условно стерильных) особей, способных при улучшении эколого-ценотических условий перейти к семеношению.

Заключение

Исследования ценопопуляций *Juniperus sibirica*, проведенные в разреженных и сомкнутых коренных кедровых и лиственнично-кедровых лесах Северо-Чуйского хребта, показали, что все ценопопуляции являются зрелыми и нормальными. Наибольшая плотность особей вида отмечена в ценопопуляциях, находящихся в условиях оптимального увлажнения, меньшей густоты древостоя и лучшего питания. Пространственное распределение особей *Juniperus sibirica* на обследованных участках неравномерное, они сконцентрированы в основном в окнах древостоя и по окраинам фрагментов лесов на контакте с курумниками. Реже особи встречаются на задернованных злаками и осоками участках, в условиях более высокой сомкнутости крон, под кронами деревьев кедра, во влажных понижениях мезорельефа с развитым мохово-лишайниковым покровом. На таких участках подавляющее большинство особей вида находится в угнетенном состоянии, взрослые особи являются несеменосящими.

Все онтогенетические спектры ценопопуляций неполночленные, преобладают особи генеративного периода и отсутствуют наиболее молодые особи. Большинство изученных ценопопуляций относится преимущественно к особям пониженной жизненности. Особи повышенной жизненности относятся, главным образом, к средневозрастному генеративному онтогенетическому состоянию. Ценопопуляции *Juniperus sibirica* в кедровых лесах

характеризуются бóльшим участием женских особей, в лиственнично-кедровых – равным значением полов или преобладанием мужских особей. Самоподдержание ценопопуляций осуществляется только семенным путем.

Несмотря на то, что большинство ценопопуляций *Juniperus sibirica* в исследованных местообитаниях состоит из особей пониженной жизнестойкости, анализ их структуры позволяет сделать заключение о том, что их состояние на данном этапе развития коренных лесных сообществ в целом устойчивое, что обеспечивается за счет значительной продолжительности генеративного периода и присутствия взрослых вегетирующих (несеменоносящих) особей, которые способны перейти к семеношению при наступлении благоприятных эколого-ценотических условий.

Литература

1. Воробьев В.Н., Нарожный Ю.К., Тимошок Е.Е., Росновский И.Н., Давыдов В.В., Бочаров А.Ю., Пац Е.Н., Хуторной О.В., Бокиа С.В., Кособуцкая Е.Н. Эколого-биологические исследования в верховьях р. Актру в Горном Алтае // Вестник Томского государственного университета. 2001. № 274. С. 58–62.
2. Тимошок Е.Е., Тимошок Е.Н., Скороходов С.Н. Флора высокогорных лесов верховий р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2010. № 3 (4). P. 351–371.
3. Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Скороходов С.Н., Савчук Д.Н., Бочаров А.Ю. Биологические особенности возрастных состояний генеративного периода *Pinus sibirica* (Pinaceae) в лесах Центрального Алтая // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 1. С. 3–12.
4. Бочаров А.Ю. Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменения климата // Вестник Томского государственного университета. 2011. № 352. С. 203–206.
5. Николаева С.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций кедра и лиственницы в верхней части лесного пояса горно-ледникового бассейна Актру (Центральный Алтай) // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов : настоящее, прошлое, будущее : материалы III Международной конференции. 1–5 октября 2013 г., Горно-Алтайск. Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2013. С. 279–283.
6. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. 707 с.
7. Тимошок Е.Е. Растительность горноледникового бассейна Актру (Северо-Чуйский хребет) // Вестник Томского государственного университета. 2001. № 274. С. 78–81.
8. Тронов М.В., Тронова Л.Б., Белова Н.И. Основные черты климата горно-ледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1965. Вып. 4. С. 3–49.
9. Галахов В.П., Нарожнев Ю.К., Никитин С.А., Окишев П.А., Севастьянов С.С., Севастьянова Л.М., Шантыкова Л.Н., Шуруп В.И. Ледники Актру (Алтай). Л. : Гидрометеоздат, 1987. 117 с.
10. Севастьянов В.В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1998. 201 с.
11. Тронов М.В., Олейник И.Я., Шантыкова Л.Н. Опыт комплексного исследования водного баланса в горноледниковом репрезентативном бассейне (бассейн Актру на Алтае) // Гляциогидроклиматология горных стран. 1973. № 25. С. 66–73.
12. Давыдов В.В., Тимошок Е.Е. Формирование почв на молодых моренах в бассейне Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Сибирский экологический журнал. 2010. № 3. С. 505–514.

13. Полевая геоботаника. М. ; Л., 1964. Т. 3. 493 с.
14. Флора Сибири / Малышев Л.И. и др. Новосибирск : Наука, 2003. Т. 14. 188 с.
15. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1 : Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М. : КМК, 2003. 608 с.
16. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2 : Fontinalaceae – Amblistegiaceae. М. : КМК, 2004. 352 с.
17. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
18. Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе : Дониш, 1967. 223 с.
19. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: Методические разработки для студентов биологических специальностей / А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова, И.В. Полтивкина и др. М. : Прометей, 1989. 105 с.
20. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. Сер. 3. Вып. 6. 1950. С. 7–204.
21. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
22. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений. М. : Наука, 1988. 184 с.
23. Ханминчун В.М. *Juniperus sibirica* // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 1. С. 84.
24. Диркс М.Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Juniperus sibirica* Burd. и *Betula rotundifolia* Sprach на молодых моренах ледника Малый Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2(22). С. 57–69.
25. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169–176.
26. Мухамедшин К.Д., Таланцев Н.К. Можжевельниковые леса. М. : Лесная промышленность, 1982. 184 с.

Поступила в редакцию 15.01.2015 г.; повторно 21.05.2015 г.; принята 15.07.2015 г.

Авторский коллектив:

Диркс Марина Николаевна – канд. биол. наук, м. н. с. лаборатории динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия).

E-mail: marina_dirks@mail.ru

Тимошок Елена Евгеньевна – д-р биол. наук, зав. лабораторией динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия).

E-mail: timoshokee@mail.ru

Dirks MN, Timoshok EE. Coenopopulation structure of *Juniperus sibirica* Burgsd. in primary forests of the Severo-Chuisky Range (the Central Altai Mountains). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):99-113. doi: 10.17223/19988591/31/8. In Russian, English summary

Marina N. Dirks, Elena E. Timoshok

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation

Coenopopulation structure of *Juniperus sibirica* Burgsd. in primary forests of the Severo-Chuisky Range (the Central Altai Mountains)

We studied biomorphological and ecological peculiarities, ontogenetic and sexual structure and vitality of coenopopulations of *Juniperus sibirica* Burgsd. (Siberian

juniper, Cupressaceae) in primary Siberian stone pine and Siberian stone pine-Siberian larch forests in the Upper Aktru River (2150-2350 m a.s.l., Severo-Chuisky Range, Central Altai Mountains).

We registered the highest density of individuals of the species in coenopopulations situated under conditions of optimal moisture, less stand density and better nutrient requirement. Individuals concentrate mainly in the glades and on the edge of forests contacting with boulder streams. More rarely, they grow in sites matted by grasses and sedges, under conditions of closer canopy, under crowns of Siberian stone pine trees, in depressions of mesorelief with dense lichen and moss cover. In such sites, the overwhelming majority of species individuals are depauperated, mature individuals are mostly without cones.

In the most *J. sibirica* ontogenetic spectra the individuals of generative ontogenetic period and middle-aged generative ontogenetic condition among them prevail absolutely. All ontogenetic spectra are incomplete mostly because of the absence of young individuals. All studied coenopopulations were mature and normal. Coenopopulations of *J. sibirica* in the Siberian stone pine forests are characterized by predominance of female individuals; in Siberian stone pine-Siberian larch forests - by equal value of sexes or prevalence of male individuals. Most of coenopopulations consist of individuals of lower vitality. The individuals of higher vitality belong mainly to middle-aged generative ontogenetic condition. Young individuals have middle value of vitality. Self-maintaining of *J. sibirica* coenopopulations occurs only by seeds. Sustainable existence of coenopopulations in the structure of the modern primary forests is provided by long duration of generative ontogenetic period and the presence of mature vegetating (without cones) individuals who can start seed production under improving environmental and coenotic conditions.

Acknowledgments: The work was partly supported by RFBR (project № 13-05-00762).

The article contains 3 Figures, 1 Table, 26 References.

Key words: *Juniperus sibirica*; coenopopulation structure; mature forests; Severo-Chuisky Range; Central Altai.

References

1. Vorob'ev VN, Narozhnyy YuK, Timoshok EE, Rosnovskiy IN, Davydov VV, Bocharov AYu, Pats EN, Khutornoy OV, Boksha SV, Kosobutskaya EN. Ekologo-biologicheskie issledovaniya v verkhov'yakh r. Aktru v Gornom Altae [Ecological and biological researches in the head of Aktru river in Altai Mountains]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2001;274:58-62. In Russian
2. Timoshok EE, Timoshok EN, Skorokhodov SN. Flora of High-Mountain Forests of Actru River Sources (Severo-Chuisky Range, Centralny Altay). *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2010;3(4):351-371. In Russian
3. Timoshok EE, Nikolaeva SA, Skorokhodov SN, Savchuk DN, Bocharov AYu. Peculiarities of ontogenetic states within generative period of *Pinus sibirica* (Pinaceae) in forests of the Central Altai. *Rastitel'nye resursy*. 2009;45(1):3-12. In Russian
4. Bocharov AYu. Structure and dynamics of high-elevation mountain forest of Severo-Chuisky range (Altai Mountains) in conditions of climate change. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2011;352:203-206. In Russian
5. Nikolaeva SA. Ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsiy kedra i listvennitsy v verkhney chasti lesnogo poyasa gorno-lednikovogo basseyna Aktru (Tsentral'nyy Altay) [Ontogenic structure of coenopopulations of Siberian stone pine and Siberian larch in the upper forest

- belt in the Aktru glacier basin (the Central Altai Mountains)]. In: *Bioraznoobrazie, problemy ekologii Gornogo Altaya i sopredel'nykh regionov: nastoyashchee, proshloe, budushchee*. Materialy III Mezhd. konf. [Biodiversity, environmental problems of the Altai Mountains and adjacent regions: present, past and future. Proc. of the 3d Int. conf.]. Gorno-Altaysk: GASU Press; 2013. pp. 279-283. In Russian
6. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. Drevesnye rasteniya Aziatskoy Rossii [Arboreal plants of Asian Russia]. Novosibirsk: Siberian Branch Publ., Geo; 2002. 707 p. In Russian
 7. Timoshok EE. Rastitel'nost' gornolednikovogo basseyna Aktru (Severo-Chuyskiy Khrebet) [Vegetation of mountain glacier Aktru basin (the Severo-Chuisky Range)]. *Tomsk State University Journal*. 2001;274:78-81. In Russian
 8. Tronov MV, Tronova LB, Belova NI. Osnovnye cherty klimata gorno-lednikovogo basseyna Aktru [Main features of climate of the Aktru mountain glacier basin]. *Glyatsiologiya Altaya*. 1965;4:3-49. In Russian
 9. Galakhov VP, Narozhnev YuK, Nikitin SA, Okishev PA, Sevast'yanov VV, Sevast'yanova LM, Shantyikova LN, Shurov VI. Ledniki Aktru (Altay) [The Aktru glaciers (the Altai Mountains)]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1987. 117 p. In Russian
 10. Sevast'yanov VV. Klimat vysokogornyykh rayonov Altaya i Sayan [Climate of high mountain areas of the Altai and Sayan Mountains]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1998. 201 p. In Russian
 11. Tronov MV, Oleynik IYA, Shantyikova LN. Opyt kompleksnogo issledovaniya vodnogo balansa v gornolednikovom reprezentativnom basseyne (basseyn Aktru na Altaye) [Experience of integrated research in water balance in a mountain glacier representative basin (the Aktru basin in the Altai Mountains)]. *Glyatsiologiya gornyykh stran*. 1973;25:66-73. In Russian
 12. Davydov VV, Timoshok EE. Soil formation on young moraines in the Aktru basin (Central Altay, Severo-Chuyskiy Ridge). *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal – Contemporary Problems of Ecology*. 2010;3:505-514. In Russian
 13. Polevaya geobotanika. Metodicheskoe rukovodstvo [Field geobotany]. Lavrenko EM, Korchagin AA, editors. Vol. 3. Moscow; Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 493 p. In Russian
 14. Flora Sibiri [Flora of Siberia]. Vol. 14. Malyshev LI, Peshkova GA, Baykov KS, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2003. 188 p. In Russian
 15. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mkhov sredney chasti evropeyskoy Rossii [Moss flora of the Middle European Russia]. Vol. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2003. 608 p. In Russian
 16. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mkhov sredney chasti evropeyskoy Rossii [Moss flora of the Middle European Russia]. Vol. 2: Fontinalaceae – Amblistegiaceae. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2004. 352 p. In Russian
 17. Ramenskiy LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological estimation of forage lands by vegetation cover]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1956. 472 p. In Russian
 18. Tsatsenkin IA. Ekologicheskie shkaly dlya rasteniy pastbishch i senokosov gornyykh i ravninnykh rayonov Sredney Azii, Altaya i Urala [Ecological scales for plants of pastures and hayfields of mountain and plain territories of Central Asia, the Altai and the Urals]. Dushanbe: Donish Publ.; 1967. 223 p. In Russian
 19. Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki: Metodicheskie razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostey [Diagnoses and keys to age conditions of forest plants. Trees and shrubs: guide for students of biological specialties]. Chistyakova AA, Zaugol'nova LB, Poltivkina IV. et al., editors. Moscow: Prometey Publ.; 1989. 105 p. In Russian
 20. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herb plants in meadow coenosis]/ In: *Geobotanika* [Geobotany]. 1950;6(3):7-204. In Russian

21. Uranov AA, Smirnova OV. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsiy mnogoletnikh rasteniy [Classification and main features of development of perennial plants populations]. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1969;74(1):119-134. In Russian
22. Tsenopopulyatsii rasteniy [Coenopopulations of plants]. Zaugol'nova LB, Zhukova LA, Komarov AS, Smirnova OV, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In Russian
23. Khanminchun VM. *Juniperus sibirica*. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 1. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. pp. 84. In Russian
24. Dirks MN. Ontogenetic structure of coenopopulations of *Juniperus sibirica* Burdst. and *Betula rotundifolia* Spach on new moraines of the Maly Aktru glacier (Central Altai, Severo-Chuiskiy range). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2013;22(2):57-69. In Russian, English summary
25. Zhukova LA. Mnogoobrazie putey ontogeneza v populyatsiyakh rasteniy [Diversity of ways of ontogenesis in plant populations]. *Ekologiya.* 2001;3:169-176. In Russian
26. Mukhamedshin KD, Talantsev NK. Mozhzhevelovye lesa [Juniper forests]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1982. 184 p. In Russian

Received 15 January 2015;

Revised 21 May 2015;

Accepted 15 July 2015

Authors info:

Dirks Marina N, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Dynamics and Stability of Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: marina_dirks@mail.ru

Timoshok Elena E, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Dynamics and Stability of Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: timoshokee@mail.ru

УДК 630*181.2: 630*174.753
doi: 10.17223/19988591/31/9

В.П. Иванов¹, С.И. Марченко¹, Ю.В. Иванов²

¹Брянский государственный инженерно-технологический университет,
г. Брянск, Россия

²Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва, Россия

Влияние погодных условий на женскую генеративную сферу сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке
Министерства образования и науки Российской Федерации (проект № 4.585.2011).

Исследовано влияние метеорологических условий 2006–2012 гг. на особенности строения и семенной продуктивности женских шишек сосны обыкновенной из естественных средневозрастных древостоев зоны хвойно-широколиственных лесов (Брянская область). Минимальные значения биометрических параметров и семенной продуктивности шишек отмечены в урожае 2012 г., а максимальные – в урожае 2011 г. Вариабельность линейных размеров шишки не превышала 15,5% (длина) и 14,3% (диаметр), в то время как изменчивость числа полнозернистых семян достигала 221,5%. Максимальное подавление развития шишек регистрировалось в 2012, а не в 2010 г., как ожидалось, и было связано с ростом средних температур воздуха и резким сокращением количества осадков в мае, июле 2012 г. Наилучшему развитию шишек в 2011 г. способствовали аккумуляция осадков за предшествующий невегетационный период и благоприятные погодные условия вегетационного периода 2011 г. Аномальные климатические условия лета 2010 г. явились основной причиной максимального роста смертности семян, вызвавшей катастрофическое падение семенной продуктивности сосны обыкновенной в 2012 г. Доказана нецелесообразность использования биометрических параметров шишки для прогнозирования ее семенной продуктивности в связи с высокой вариабельностью значений признаков.

Ключевые слова: климат; аномальная жара; шишка; биометрические параметры; семенная продуктивность.

Введение

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одним из основных лесообразователей умеренного климатического пояса Северного полушария благодаря обширному ареалу, сформированному вследствие адаптации вида к местным климатическим условиям [1]. Многочисленные дендрологические и лесоводственные исследования, выполненные в первой половине XX в., позволили детально охарактеризовать влияние метеорологических

факторов на рост сосны обыкновенной и установить доминирующую роль температуры воздуха и количества осадков в продуктивности сосновых древостоев [1, 2]. Обнаружены тесные связи между характером роста деревьев сосны и их репродуктивной способностью [1], доказана экологическая детерминация изменчивости генеративных структур в зависимости от климатических и эдафических условий [1, 3].

Репродуктивный цикл сосны обыкновенной от заложения генеративных почек до полного созревания шишек занимает три года [4], поэтому развитие женской генеративной сферы в значительной степени подвержено воздействию неблагоприятных факторов различного генезиса [5]. В последние годы глобальные климатические изменения привели к увеличению числа и интенсивности региональных гидрометеорологических аномалий: удлинению безморозного периода, частой повторяемости засух и избыточно влажных лет [6–8]. Вследствие этого в Северном полушарии отмечается увеличение продолжительности вегетационного периода из-за смещения сроков его начала и окончания [9]. Эта тенденция наряду с увеличением вероятности распространения весенне-летних засух сохранится в европейской части России и в XXI в. [8], что требует дополнительных исследований устойчивости репродуктивной сферы сосны обыкновенной к меняющимся погодно-климатическим условиям.

Целью данной работы является анализ особенностей развития женских шишек и семенной продуктивности древостоев сосны обыкновенной, произрастающих в географическом центре Брянской области (зона хвойно-широколиственных лесов), в зависимости от погодных условий 2006–2012 гг.

Материалы и методики исследования

В работе использованы шишки сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) из лесных насаждений ГКУ «Почепское лесничество» Почепского района Брянской области. Сбор осуществляли ежегодно в конце марта года, следующего за созреванием шишек, в средневозрастных (III класс возраста) древостоях сосны (от 7 ед. сосны в составе), относительная полнота 0,6–0,7; типы леса: сосняк лещиновый, сосняк бруснично-черничный; типы лесорастительных условий: В₂₋₃, С₂₋₃. За пятилетний период (2009–2013 гг.) на 20 стационарных пробных площадях собрана и проанализирована 3 931 шишка урожаев 2008–2012 гг.

Шишки, отобранные из центральной части кроны дерева, помещали в индивидуальный полиэтиленовый пакет. До определения биометрических параметров их хранили (не более трех суток) в холодильнике при +4°C для предотвращения раскрытия и искажения линейных размеров [10]. Длину и диаметр (в двух взаимно перпендикулярных направлениях) каждой шишки измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм, затем их помещали в индивидуальные маркированные пакеты из фильтровальной бумаги и раскладывали в один слой для просушивания в сухом хорошо проветриваемом помещении [11].

Разбор шишек проводили после их полного раскрытия. С помощью сепатора от основания к вершине шишки последовательно отделяли семенные чешуи, не допуская их механических повреждений. По завершении этой процедуры в соответствии с общепринятой методикой определяли число семенных чешуй и семян различных категорий [1]. Массы семенных чешуй в воздушно-сухом состоянии определяли на аналитических весах с точностью до 0,01 г, а массу семян – с точностью до 0,1 мг [11]. Для последующего анализа использованы наиболее информативные биометрические показатели шишки: масса, длина, средний диаметр, коэффициент формы (отношение длины к среднему диаметру), общее количество семенных чешуй и чешуй фертильного яруса [12, 13]. Семенную продуктивность шишки характеризовали по числу полнозернистых и пустых семян, смертности неоплодотворенных и оплодотворенных семяпочек, выходу семян и расчетной массе 1 000 полнозернистых семян [5]. Смертность неоплодотворенных семяпочек определяли отношением числа недоразвитых семян к потенциальному числу семян в шишке (удвоенное число семенных чешуй фертильного яруса), а смертность оплодотворенных семяпочек – отношением числа пустых семян к числу семян нормальных размеров [14, 15]. Выход семян рассчитывали отношением числа полнозернистых семян к потенциальному количеству семян в шишке [15].

Характеристика погодных условий получена из официального банка данных метеонаблюдений на сайте www.rp5.ru компании ООО «Расписание погоды» (Санкт-Петербург, Россия). Используются данные ближайшего пункта сбора метео данных № 26997 г. Трубчевска (Брянская область). Климатологические стандартные нормы (1961–1990 гг.) температуры и влажности воздуха получены на сайте Гидрометцентра России (www.meteoinfo.ru). Данные об относительной влажности воздуха за период 1955–2011 гг. получены из архива климатических данных (www.climatebase.ru).

Статистическая обработка результатов выполнена в программах Microsoft Excel 2007 и Tanagra 1.4.44. Из каждой выборки исключали значения параметров, выходящие за рамки $\pm 3\sigma$. Итоговые значения, представленные в таблицах, являются средней арифметической величиной \pm основной ошибкой средней арифметической величины. Оценку существенности различий средних величин проводили с использованием t-критерия Стьюдента, корреляционный анализ – на основании всего массива экспериментальных данных, оценку коэффициентов корреляции – в соответствии со шкалой Чеддока.

Результаты исследования и обсуждение

За весь период наблюдений минимальные значения анализируемых биометрических параметров шишек сосны обыкновенной отмечались в урожае 2012 г., а максимальные – в урожае 2011 г.: 2012 < 2010 < 2009 < 2008 <

< 2011 гг. (табл. 1). Различия между максимальным и минимальным значениями исследуемых параметров составляют ($p \leq 0,01$): длина – 15,5%, диаметр – 14,3%, коэффициент формы – 8,4%, масса – 43,2%, общее число семенных чешуй – 17,7%, число семенных чешуй фертильного яруса – 21,6% (см. табл. 1). Между длиной и диаметром шишек в течение всех лет наблюдений прослеживалась высокая корреляция ($r = 0,82$, $p < 0,001$), которая наряду с низкой вариацией коэффициента формы указывает на синхронные изменения процессов роста шишки. Установлено, что число семенных чешуй в шишке характеризуется ($p < 0,001$) высокой корреляцией с её диаметром ($r = 0,71$) и заметной корреляцией с её длиной ($r = 0,67$). Несмотря на широкую форму шишек (значения коэффициентов формы 2,0–2,5) [1], изменения их массы в большей степени зависели ($p < 0,001$) от диаметра ($r = 0,91$), чем от длины ($r = 0,87$).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Биометрические параметры шишек сосны обыкновенной
[Biometric characteristics of *Pinus sylvestris* female cones]

Год урожая [Crop year]	Длина, см [Length, cm]	Диаметр, см [Diameter, cm]	Коэффициент формы [Form factor]	Масса, г [Weight, g]	Число семенных чешуй, шт. [Number of scales, pieces]	Число семенных чешуй фертильного яруса, шт. [Number of seed scales, pieces]
2008	4,35 ± 0,03 ^a	2,08 ± 0,01 ^a	2,10 ± 0,01 ^a	5,88 ± 0,10 ^a	50,58 ± 0,42 ^a	20,07 ± 0,19 ^a
2009	4,22 ± 0,02 ^b	2,01 ± 0,01 ^b	2,10 ± 0,01 ^a	5,85 ± 0,07 ^a	43,10 ± 0,33 ^b	17,38 ± 0,14 ^b
2010	3,81 ± 0,02 ^c	1,89 ± 0,01 ^c	2,02 ± 0,01 ^b	4,63 ± 0,07 ^b	46,51 ± 0,38 ^c	17,53 ± 0,15 ^b
2011	4,40 ± 0,02 ^a	2,01 ± 0,01 ^b	2,19 ± 0,01 ^c	6,43 ± 0,08 ^c	50,71 ± 0,34 ^a	21,13 ± 0,19 ^c
2012	3,83 ± 0,03 ^c	1,82 ± 0,01 ^d	2,12 ± 0,01 ^a	4,49 ± 0,08 ^b	44,70 ± 0,50 ^d	18,37 ± 0,24 ^d

Примечание. Буквами обозначены статистически значимые различия средних величин ($p \leq 0,01$).

[Note. Letters designate statistically reliable differences of the means ($p \leq 0.01$)].

Ранжирование параметров семенной продуктивности сосны (табл. 2) по годам урожая: 2012 < 2010 < 2008 < 2009 < 2011 гг. – выявляет сходную с биометрическими параметрами шишек тенденцию изменения признаков (см. табл. 1), однако характеризующуюся большей вариабельностью. В частности, различия между минимальным и максимальным значениями составляют ($p < 0,001$): смертность неоплодотворенных семян – 44,7%, смертность оплодотворенных семян – 283,8%, число полнозернистых семян – 221,5%, масса 1 000 полнозернистых семян – 32,5%, выход семян – 201,5% и число пустых семян – 165,6% (табл. 2).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Параметры семенной продуктивности сосны обыкновенной
[Parameters of *Pinus sylvestris* seed productivity]

Год урожая [Crop year]	Смертность неоплодот- воренных се- мяпочек, % [Mortality of unfertilized ovules, %]	Смертность оплодотво- ренных се- мяпочек, % [Mortality of fertilized ovules, %]	Число полно- зернистых семян, шт. [Number of plump seeds, pieces]	Масса 1 000 полно- зернистых семян, г [Weight per 1000 plump seeds, g]	Выход семян, % [Seed ef- ficiency, %]	Число пустых семян, шт. [Number of empty seeds, pieces]
2008	48,12 ± 1,03 ^a	16,62 ± 0,75 ^a	17,29 ± 0,41 ^a	6,81 ± 0,07 ^a	43,01 ± 0,91 ^a	3,52 ± 0,19 ^a
2009	40,73 ± 0,60 ^b	20,44 ± 0,60 ^b	17,33 ± 0,30 ^a	7,37 ± 0,04 ^b	47,70 ± 0,61 ^b	4,00 ± 0,12 ^b
2010	40,94 ± 0,73 ^b	28,18 ± 0,73 ^c	15,36 ± 0,30 ^b	6,33 ± 0,04 ^c	42,21 ± 0,68 ^a	6,07 ± 0,18 ^c
2011	44,70 ± 0,61 ^c	20,94 ± 0,66 ^b	19,29 ± 0,34 ^c	8,00 ± 0,05 ^d	44,27 ± 0,62 ^b	4,29 ± 0,13 ^b
2012	58,92 ± 0,99 ^d	63,78 ± 1,51 ^d	6,00 ± 0,33 ^d	6,04 ± 0,07 ^c	15,82 ± 0,79 ^c	9,35 ± 0,33 ^d

Примечание. Буквами обозначены статистически значимые различия средних величин ($p \leq 0,01$).

[*Note.* Letters designate statistically reliable differences of the means ($p \leq 0.01$)].

Анализ метеоданных за период 2006–2012 гг. (табл. 3) свидетельствует об увеличении средней температуры воздуха с мая по октябрь в среднем на 1,6°C (12,3%) по сравнению с климатологической стандартной нормой 1961–1990 гг. Наряду с ростом температуры за эти месяцы регистрировалось снижение количества атмосферных осадков на 8,7% (при увеличении числа дней с осадками на 31,9%) и падение влажности воздуха на 0,6%. Характерной особенностью периода явилось увеличение температуры воздуха в октябре на 1,3°C (23,1%) и количества осадков на 6,8% по сравнению с климатологической стандартной нормой 1961–1990 гг., что оказалось максимальным ростом среди всех исследованных месяцев (см. табл. 3).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Метеоданные по отдельным периодам формирования женской
генеративной сферы сосны обыкновенной в 2006–2012 гг.**

[Weather data for individual periods of *Pinus sylvestris* female cones development in 2006-2012]

Год [Year]	Месяц [Month]	Температура воздуха, °C [Atmospheric temperature, °C]			Влажность воздуха, % [Air humidity, %]		Атмосферные осадки [Atmospheric precipitation]	
		средняя [average]	min	max	средняя [average]	min	количе- ство, мм [rainfall, mm]	дни с осад- ками [precip- itation days]
2006	Май [May]	+12,5	-0,4	+24,1	75	31	68	15
	Июнь [June]	+17,6	-4,8	+29,3	82	50	75	16
	Июль [July]	+18,5	+2,2	+31,0	81	44	49	8
	Август [August]	+18,1	+8,0	+30,7	88	48	96	15
	Сентябрь [September]	+13,0	+1,5	+22,8	88	54	56	10
	Октябрь [October]	+7,8	-11,5	+19,0	87	54	104	13

Окончание табл. 3 [Table 3 end]

Год [Year]	Месяц [Month]	Температура воздуха, °C [Atmospheric temperature, °C]			Влажность воздуха, % [Air humidity, %]		Атмосферные осадки [Atmospheric precipitation]	
		средняя [average]	min	max	средняя [average]	min	количе- ство, мм [rainfall, mm]	дни с осад- ками [precip- itation days]
2007	Май [May]	+15,4	-1,6	+30,7	72	31	28	10
	Июнь [June]	+18,5	+9,1	+31,5	77	30	63	11
	Июль [July]	+18,6	+10,1	+30,3	82	46	61	14
	Август [August]	+19,8	+7,2	+33,9	74	29	59	9
	Сентябрь [September]	+12,4	+2,5	+26,7	79	34	70	11
Октябрь [October]	+7,2	-2,0	+22,5	85	39	34	12	
2008	Май [May]	+13,2	-2,7	+28,1	69	28	43	13
	Июнь [June]	+16,3	+4,4	+27,1	69	29	25	12
	Июль [July]	+19,2	+10,1	+30,3	76	41	103	17
	Август [August]	+19,0	+5,6	+34,5	71	27	51	11
	Сентябрь [September]	+12,2	+2,1	+30,1	78	28	31	14
Октябрь [October]	+9,0	-1,4	+20,7	84	45	24	13	
2009	Май [May]	+13,4	+1,5	+25,8	69	24	90	13
	Июнь [June]	+18,4	+6,9	+30,9	75	33	61	17
	Июль [July]	+19,2	+7,5	+31,9	77	41	66	12
	Август [August]	+16,0	+6,0	+28,5	77	38	27	12
	Сентябрь [September]	+14,5	+2,1	+27,2	79	32	39	10
Октябрь [October]	+6,8	-4,0	+17,1	84	43	54	19	
2010	Май [May]	+16,8	+6,3	+26,6	66	24	39	9
	Июнь [June]	+20,4	+7,8	+31,5	65	21	60	11
	Июль [July]	+24,0	+13,8	+37,3	65	14	48	12
	Август [August]	+22,5	+4,1	+38,4	62	18	39	9
	Сентябрь [September]	+12,8	+1,5	+25,1	78	22	66	11
Октябрь [October]	+4,4	-4,8	+15,4	79	33	29	7	
2011	Май [May]	+15,1	+6,0	+28,0	70	24	41	13
	Июнь [June]	+19,1	+10,3	+31,4	70	27	63	12
	Июль [July]	+21,4	+14,0	+31,5	78	37	128	14
	Август [August]	+17,5	+5,0	+29,1	81	32	133	13
	Сентябрь [September]	+12,4	+2,7	+21,4	83	39	28	11
Октябрь [October]	+6,0	-4,4	+21,9	86	42	33	12	
2012	Май [May]	+16,4	+4,0	+27,4	67	24	45	9
	Июнь [June]	+17,2	+4,6	+28,5	75	37	98	16
	Июль [July]	+21,0	+9,9	+31,7	71	27	40	11
	Август [August]	+18,5	+4,2	+34,0	74	22	60	13
	Сентябрь [September]	+13,7	+5,1	+25,4	76	31	55	11
Октябрь [October]	+7,9	-3,2	+22,8	86	48	66	19	

Примечание. Средние температуры воздуха за период 1961–1990 гг. составляли: 13,6°C; 16,6; 17,8; 16,8; 12,1 и 5,7°C в мае–октябре; влажность воздуха: 53,0 мм; 79,0; 89,0; 69,0; 55,0 и 46,0 мм; количество дней с осадками более 0,1 мм: 9, 11, 11, 9, 9, 8 соответственно с мая по октябрь. Средняя относительная влажность воздуха за период 1955–2011 гг. составляла 69,2%, 73,7; 76,6; 75,8; 81,4 и 84,7% с мая по октябрь.

[Note. The average air temperatures for the period of 1961–1990 was as follows: 13.6°C; 16.6; 17.8; 16.8; 12.1 and 5.7°C in May–October; air humidity: 53.0 mm; 79.0; 89.0; 69.0; 55.0 and 46.0 mm; precipitation days, exceeding 0.1 mm: 9, 11, 11, 9, 9, 8, respectively from May to October. The average air humidity for the period of 1955–2011 were as follows: 69.2%, 73.7; 76.6; 75.8; 81.4 and 84.7% from May to October].

Максимальные отклонения от климатологической нормы регистрировались в 2010 г. Средние температуры воздуха превышали норму на $+3,2^{\circ}\text{C}$ (23,5%) в мае, $+3,8^{\circ}\text{C}$ (22,9%) – в июне, $+6,2^{\circ}\text{C}$ (34,8%) – в июле, и $+5,7^{\circ}\text{C}$ (33,9%) – в августе. За это время выпало в среднем на 35,0% меньше осадков, а влажность воздуха снижалась на 12,4% (см. табл. 3). Причиной этому явилось установление на территории европейской части России малоподвижного блокирующего антициклона необычной интенсивности и длительности, появление которого в прошлом приводило к сильным засухам в 1972 и 2002 гг. [8].

Установление корреляционных связей биометрических параметров и семенной продуктивности шишек с воздействием метеорологических факторов сильно затруднено в связи с длительным репродуктивным циклом сосны обыкновенной и разобщенностью во времени отдельных его этапов. Например, рост шишки в длину и по диаметру зависит от погодных условий последнего вегетационного периода [1], параметры семенной продуктивности – от температуры и влажности воздуха мая–июня предшествующего года [16], а урожайность – от погодных условий июня–августа в год формирования генеративных почек, т.е. за два года до созревания урожая [2, 4].

Детального изучения урожайности шишек сосны в данном исследовании не проводилось, однако следует отметить, что урожай 2012 г. оказался минимальным за весь анализируемый период вследствие резкого сокращения числа шишек на деревьях. Аналогичные результаты получены при обследовании сосновых насаждений в лесосеменных плантациях и постоянных лесосеменных участках на территории Воронежской области [17]. Причиной критического падения урожайности шишек в обоих случаях явились аномальные климатические условия в период закладки женских генеративных органов, т.е. в июне–августе 2010 г., когда температура воздуха превышала норму на $+6,0^{\circ}\text{C}$ (34,4%), а количество осадков снижалось на 44,8% (см. табл. 3).

В связи с самой масштабной за последние 60 лет погодной аномалией 2010 г. [8] логично ожидать максимального подавления развития шишек сосны именно в этот год. Однако минимальные биометрические параметры характерны для шишек урожая 2012 г. (см. табл. 1), который за исследуемый период 2006–2012 гг. занимает второе место после 2010 г. по превышению средней температуры воздуха в мае–сентябре и лишь 5-е место по недостатку выпавших осадков (см. табл. 3). Анализ метеорологических данных за не-вегетационные периоды 2007–2012 гг. свидетельствует о минимальном количестве осадков, выпавших с 1 ноября 2011 г. по 30 апреля 2012 г. (на 15,3% ниже нормы). Это снижение наряду с незначительной высотой снежного покрова (табл. 4) могло вызвать развитие дефицита влаги в почве к началу вегетационного периода [18]. На этом фоне превышение средних температур воздуха на 20,6 и 18,0% в мае и июле 2012 г. с одновременным сокращением количества осадков на 15,1 и 55,1% соответственно (см. табл. 3) вызвало резкое торможение развития шишек.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Метеоданные невегетационных периодов 2007–2012 гг.
[Weather data for off-seasons of 2007-2012]

Период [Period]	Средняя температура воздуха, °С [Average atmospheric temperature, °C]	Сумма осадков, мм [Precipitation total, mm]	Средняя высота снежного покрова, см [Snow cover depth, cm]	Самая поздняя дата наличия снежного покрова [Postdate of snow cover]
01.11.2007 – 30.04.2008	+0,5	231	7,5	20.03.2008
01.11.2008 – 30.04.2009	-0,3	229	12,6	27.03.2009
01.11.2009 – 30.04.2010	-2,3	229	29,2	30.03.2010
01.11.2010 – 30.04.2011	-1,8	223	21,8	02.04.2011
01.11.2011 – 30.04.2012	-1,1	210	10,3	01.04.2012

Примечание. Средняя температура воздуха за указанный период составляла в 1961–1990 гг. $-3,0^{\circ}\text{C}$; сумма осадков – 248 мм.

[Note. The average air temperature for the stated period in 1961-1990 was -3.0°C ; precipitation total - 248 mm].

Аномальные климатические условия лета 2010 г. (см. табл. 3) также явились причиной значительного подавления роста шишек сосны (см. табл. 1). Напротив, наилучшее развитие шишек отмечалось в 2011 г., чему способствовало выпадение с ноября 2010 г. достаточного количества осадков, аккумулярованных в снежном покрове относительно большой мощности, который продержался до начала апреля 2011 г. (см. табл. 4). С мая по июль 2011 г. установилась теплая погода (превышение нормы на $+2,5^{\circ}\text{C}$ (15,4%)), а некоторый недостаток ($-21,5\%$) атмосферных осадков в начале вегетационного периода перекрылся значительным увлажнением в июле–августе 2011 г. ($+68,3\%$) (см. табл. 3), что создало наиболее благоприятные условия для роста шишек.

Шишки урожая 2008 и 2009 гг. характеризовались средними биометрическими параметрами по сравнению с урожаями 2011–2012 гг. (см. табл. 1). Это объясняется незначительным превышением средних температур воздуха с мая по сентябрь: $+0,6^{\circ}\text{C}$ ($+3,4\%$) в 2008 г. и $+0,9^{\circ}\text{C}$ ($+6,4\%$) в 2009 г. по сравнению с другими годами (см. табл. 3). Несмотря на то, что вегетационный период 2008 г. характеризовался значительным дефицитом выпавших осадков ($-28,2\%$), сопоставимым с 2010 г., это не привело к критическому снижению влажности воздуха: 3,6% в 2008 г. против 10,8% в 2010 г. (см. табл. 3). Во-первых, это связано с замедленным испарением влаги из-за незначительного роста средней температуры воздуха, а во-вторых, с максимальным количеством осадков, выпавших за предшествующий невегетационный период (см. табл. 4).

Следует принимать во внимание, что число семенных чешуй в шишке не связано с метеорологическими условиями в год созревания урожая, поскольку-

ку закладка женских генеративных почек происходит за два года до него [2]. Анализ связи числа семенных чешуй в шишках урожаев 2008–2012 гг. (см. табл. 1) с метеорологическими условиями вегетационных периодов 2006–2008 гг. (см. табл. 3) выявляет зависимость ($p > 0,05$) данного параметра от температуры ($r = -0,78$, $t_r = 2,17$) и влажности ($r = 0,69$, $t_r = 1,67$) воздуха в августе и от количества осадков в октябре ($r = 0,74$, $t_r = 1,89$). Однако для надежного доказательства этой тенденции требуется проведение исследований в течение более длительного периода времени, так как считается, что в августе женская генеративная почка только закладывается, а ее дифференциация происходит в сентябре–октябре [4].

Изменение параметров семенной продуктивности сосны по годам (см. табл. 2) обусловлено воздействием большого числа факторов, так как зависит от успешности опыления в первый год развития шишки и ее оплодотворения на второй год. Закладка генеративных почек является первым критическим периодом в формировании будущего урожая семян и связаны, прежде всего, с климатическими условиями конца июня – начала июля (формирование мужских генеративных органов) и августа (формирование женских генеративных органов) [19]. В начале следующего вегетационного периода (вторая половина мая) наступает второй критический этап – опыление шишек, чувствительный к воздействию заморозков, ветра и осадков [1]. Развитие мужского гаметофита (прораствание пыльцы, рост пыльцевых трубок) начинается через несколько дней после опыления и продолжается до конца июня, после чего он переходит в состояние покоя [20], а развитие женского гаметофита значительно замедляется [4]. До конца вегетационного периода происходит естественный опад макростробилов (20–50%), усиливающийся в случае их недоопыления [21]. В следующем году с началом вегетационного периода мужской гаметофит выходит из состояния покоя, возобновляется рост семяпочек и в июне происходит их оплодотворение, в результате которого к окончанию сезона формируются семена [1, 4].

Минимальные значения показателей семенной продуктивности сосны обыкновенной, отмеченные в урожае шишек 2012 г. (см. табл. 2), можно было бы объяснить неблагоприятными условиями последнего вегетационного периода (см. табл. 3) по аналогии с развитием шишек (см. табл. 1). Однако синхронное увеличение смертности неоплодотворенных и оплодотворенных семяпочек в шишках урожая 2012 г. указывает на воздействие повреждающих факторов в прошлые годы. Подтверждением этому является то, что показатели смертности оплодотворенных семяпочек характеризуют условия последнего вегетационного периода, а смертности неоплодотворенных семяпочек – вегетационного периода в год опыления шишки [21]. Поскольку максимальные значения смертности семяпочек в 2012 г. совпали с минимальным урожаем шишек, можно утверждать, что основной причиной этих явлений явились аномальные климатические условия лета 2010 г., вызвавшие нарушения в развитии микрогаметофита и формирование некондиционной пыльцы.

Повышенная смертность оплодотворенных семяпочек в шишках сосны урожая 2010 г. связана, с одной стороны, с аномально высокими температурами воздуха в период выхода мужского гаметофита из состояния покоя, а с другой – со значительным увеличением средней температуры воздуха в октябре 2008 г. (+3,3°C (57,9%)) (см. табл. 3) [22]. Отмечаемый в последние годы рост средних температур воздуха в октябре является причиной смещения микроспорогенеза сосны на более ранние сроки, в результате чего формируется пыльца с высоким содержанием пыльцевых зерен, не завершивших гаметофитогенез и не способных формировать пыльцевые трубки [23]. Подтверждением этому являются повышенные показатели смертности неоплодотворенных семяпочек сосны в шишках урожаев 2008 и 2011 гг. (см. табл. 2), развитие микрогаметофита которых происходило при превышении средних температур в октябре – на 36,8% в 2006 г. и на 19,3% – 2008 г. (см. табл. 3).

Выход семян из шишки традиционно используется в семеноводстве для оценки семенной продуктивности насаждений [13]. Изменения данного показателя тесно связаны со смертностью семяпочек, а также количеством семенных чешуй фертильного яруса (см. табл. 1, 2). Для урожаев шишек 2008–2011 гг. средний выход семян составлял 44,3% (с вариациями по годам не более 7,7%), а в 2012 г. снизился в 2,8 раза – до 15,8%. При этом число полнозернистых семян в шишках уменьшилось в 2,8 раза, а пустых – увеличилось в 2,1 раза (см. табл. 2). Совокупность этих показателей свидетельствует о нарушении в 2010 г. развития микрогаметофита вследствие аномальных погодных условий летнего периода.

Увеличение числа пустых семян в шишках урожая 2010 г. происходило за счет роста смертности оплодотворенных семяпочек, а не из-за уменьшения выхода семян (см. табл. 2). Последствия засухи 2001 г. также выражались в снижении урожая семян сосны за счет увеличения пустосемянности [24]. Тем не менее число пустых семян в шишке само по себе не является надежным индикатором воздействия метеорологических факторов в период их развития, поскольку сильно зависит от условий опыления [1, 16]. Например, на лесосеменных плантациях сосны, где самоопыление преобладает над перекрестным опылением, число пустых семян в шишке превышало число полнозернистых на 31,3% [15].

Использование биометрических параметров шишки для оценки ее семенной продуктивности, предлагаемое в ряде работ [4, 15, 19], представляется нам необоснованным. Например, высокая корреляция ($r = 0,75$, $p < 0,001$) длины шишки с числом полнозернистых семян в ней рассматривается как надежный показатель для прогнозирования урожая семян [19]. Однако проведенный нами анализ свидетельствует о высокой изменчивости по годам коэффициента корреляции длины шишки с количеством полнозернистых семян ($p < 0,001$): от $0,42 \pm 0,04$ в 2008 г. до $0,63 \pm 0,03$ в 2010 г. Усредненное значение коэффициента корреляции за весь период наблюдений составило $0,56 \pm 0,03$ ($p < 0,001$): 2008 < 2012 < 2009 < 2011 < 2010 гг. Более значимая

корреляция за анализируемый период обнаруживалась между средним диаметром шишки и числом полнозернистых семян ($r = 0,63 \pm 0,03$, $p < 0,001$), однако размах изменчивости оказался еще выше: от $0,44 \pm 0,05$ в 2012 г. до $0,73 \pm 0,03$ в 2010 г.: 2012 < 2008 < 2009 < 2011 < 2010 гг. Таким образом, высокая вариабельность значений признаков свидетельствует о нецелесообразности их использования для прогнозирования урожайности семян сосны обыкновенной.

Изменчивость массы 1 000 полнозернистых семян – косвенной характеристики богатства лесорастительных условий [1, 16], значительно меньше по сравнению с другими параметрами семенной продуктивности (см. табл. 2). Максимальные значения данного показателя регистрировались в 2011 г., а минимальные – в 2012 г. Идентичные данные получены при изучении посевных качеств семян из насаждений сосны обыкновенной на территории Ленинградской области [25], что исключает влияние фактора географической изменчивости. Кроме того, установлено, что аномально высокие температуры вегетационного периода 2010 г. вызвали сильное снижение посевных качеств семян [25] вследствие увеличения нерепарированных повреждений хромосомного материала и цитогенетической нестабильности клеточных популяций [26].

Анализ связи числа полнозернистых семян в шишке с их массой, выполненный за весь период наблюдений, выявляет весьма высокую корреляцию ($r = 0,93$; $p < 0,001$). Это свидетельствует о том, что увеличения массы семян при уменьшении их числа в шишке не происходило и ее изменчивость обусловлена только погодными условиями в период созревания семян.

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о многообразии влияния погодно-климатических факторов 2006–2012 гг. на развитие шишек и семенную продуктивность сосны обыкновенной. Установлен тренд повышения средней температуры воздуха с мая по октябрь на $+1,6^\circ\text{C}$ (12,3%) и снижения количества атмосферных осадков на 8,7% по сравнению с климатологической стандартной нормой 1961–1990 гг. Показано, что вариация линейных размеров шишек по годам не превышала 14,3% по диаметру и 15,5% по длине, а по массе шишки достигала 43,2%. При этом размах изменчивости числа полнозернистых семян в шишке составлял 221,5% из-за варьирования смертности неоплодотворенных (44,7%) и оплодотворенных (283,8%) семян. Несмотря на масштабную погодную аномалию 2010 г., минимальные значения биометрических параметров шишек и их семенной продуктивности регистрировались в 2012 г., хотя были обусловлены различными причинами. В то время как торможение роста шишек в 2012 г. было связано со значительным дефицитом осадков в начале вегетационного периода, катастрофическое падение урожайности и семенной продуктивности шишек произошло в связи с ано-

мальной жарой и засухой во время закладки женских и мужских генеративных почек (2010 г.). Обнаружена высокая изменчивость по годам корреляций биометрических параметров шишки с показателями семенной продуктивности, что не позволяет использовать их для прогнозирования урожая семян сосны. Установлено, что изменчивость массы 1 000 полнозернистых семян может рассматриваться как надежный индикатор воздействия погодно-климатических условий в последний год развития шишки сосны обыкновенной.

Литература

1. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М. : Наука, 1964. 192 с.
2. Молчанов А.А. Лес и климат. М. : Наука, 1961. 280 с.
3. Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П., Муратова Е.Н. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций // Лесоведение. 2007. № 4. С. 44–50.
4. Philipson J.J. Predicting cone crop potential in conifers by assessment of developing cone buds and cones // Forestry. 1997. Vol. 70, № 1. P. 87–96.
5. Иванов В.П., Марченко С.И., Глазун И.Н., Паничева Д.М., Иванов Ю.В. Формирование женских шишек и семян *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в зоне воздействия выбросов цементного производства (Брянская обл.) // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49, № 4. С. 547–557.
6. Переведенцев Ю.П., Гоголь Ф.В., Наумов Э.П., Шанталинский К.М. Глобальные и региональные изменения климата на рубеже XX и XXI столетий // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. 2007. № 2. С. 5–12.
7. Базыкина Г.С., Бойко О.С. Влияние аномальных погодных условий последних десятилетий на водный режим типичных черноземов Заповедной степи (Курская область) // Почвоведение. 2008. Т. 41, № 7. С. 833–844.
8. Мохов И.И. Особенности формирования летней жары 2010 г. на Европейской территории России в контексте общих изменений климата и его аномалий // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. 2011. Т. 47, № 6. С. 709–716.
9. Минин А.А., Воскова А.В. Гомеостатические реакции растений на современные изменения климата: пространственно-фенологические аспекты // Онтогенез. 2014. Т. 45, № 3. С. 162–169.
10. Иванов В.П., Марченко С.И., Зайцева Л.В., Иванов Ю.В. Методологические аспекты определения биометрических параметров шишек сосны обыкновенной // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2012. № 1 (84). С. 42–46.
11. Иванов В.П., Марченко С.И., Глазун И.Н., Нартов Д.И., Иванов Ю.В. Использование показателей развития женской генеративной сферы сосны обыкновенной в экологическом мониторинге // Экология и промышленность России. 2012. № 8. С. 56–59.
12. Marcysiak K. Scots pine (*Pinaceae*) from the Crimea compared to the species variation in Europe on the basis of cone traits // Phytologia Balcanica. 2006. Vol. 12(2). P. 203–208.
13. Sivacioglu A., Ayan S. Evaluation of seed production of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) clonal seed orchard with cone analysis method // African Journal of Biotechnology. 2008. Vol. 7 (24). P. 4393–4399.
14. Романовский М.Г. Гаметофитная смертность семян сосны обыкновенной // Генетика. 1989. Т. 25, № 1. С. 99–108.

15. *Sivacioglu A.* Genetic variation in seed and cone characteristics in a clonal seed orchard of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) grown in Kastamonu-Turkey // *Romanian Biotechnological Letters*. 2010. Vol. 15, № 6. P. 5695–5701.
16. *Forshell C.P.* Seed development after self-pollination and cross-pollination of Scots pine, *Pinus sylvestris* L. // *Studia Forestalia Suecica*. Stockholm. 1974. № 118. 37 p.
17. *Беспаленко О.Н.* Влияние климатических аномалий на семеношение сосны обыкновенной // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. 2014. Т. 17, № 17. С. 9–12.
18. *Иванов В.П., Марченко С.И., Глазун И.Н., Нартов Д.И., Соболева Л.М.* Изменения в биогеоценозах центральной части Брянской области после летней жары 2010 года // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2013. № 1 (17). С. 25–35.
19. *Mukassabi T.A., Polwart A., Coleshaw T., Thomas P.A.* Scots pine seed dynamics on a waterlogged site // *Trees*. 2012. Vol. 26. P. 1305–1315.
20. *Свицкова В.С., Кузнецова Н.Ф., Пардаева Е.Ю.* Влияние засухи на генеративную сферу и жизнеспособность пыльцы сосны обыкновенной // *Лесоведение*. 2014. № 3. С. 49–57.
21. *Хромова Л.В., Романовский М.Г.* Режим опыления и выживаемость семян сосны в условиях промышленного загрязнения воздуха цементной пылью // *Лесоведение*. 2002. № 3. С. 3–11.
22. *Пименов А.В., Седельникова Т.С., Ефремов С.П.* Морфология и качество пыльцы сосны обыкновенной в контрастных экотопах Хакасии // *Лесоведение*. 2014. № 1. С. 57–64.
23. *Носкова Н.Е., Третьякова И.Н.* Репродукция сосны обыкновенной в условиях глобального изменения климата и стратегические пути сохранения вида // *Хвойные бореальной зоны*. 2011. Вып. XXVIII, № 1–2. С. 41–46.
24. *Кузнецова Н.Ф.* Чувствительность генеративной сферы сосны обыкновенной к засухе // *Лесоведение*. 2010. № 6. С. 46–53.
25. *Алексеев В.М., Бурцев Д.С.* Влияние метеорологических факторов на посевные качества семян хвойных пород в условиях таежной зоны северо-запада европейской части России // *Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства*. 2014. № 3. С. 43–55.
26. *Пардаева Е.Ю., Машкина О.С., Кузнецова Н.Ф.* Состояние генеративной сферы сосны обыкновенной как биоиндикатора устойчивости лесов на территории Центрально-Черноземного района в связи с глобальным изменением климата // *Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства*. 2013. № 2. С. 16–21.

Поступила в редакцию 24.04.2015 г.; повторно 25.06.2015 г.; принята 15.07.2015 г.

Авторский коллектив:

Иванов Валерий Павлович – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой лесоводства Брянского государственного инженерно-технологического университета (г. Брянск, Россия).

Е-mail: ivpinfo@mail.ru

Марченко Сергей Иванович – канд. с.-х. наук, доцент, доцент кафедры лесных культур и почвоведения Брянского государственного инженерно-технологического университета (г. Брянск, Россия).

Е-mail: mars_bryansk@mail.ru

Иванов Юрий Валерьевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия).

Е-mail: ivanovinfo@mail.ru

Ivanov VV, Marchenko SI, Ivanov YV. The impact of weather conditions on the development of female cones of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):114-129. doi: 10.17223/19988591/31/9. In Russian, English summary

Valery P. Ivanov¹, Sergey I. Marchenko¹, Yury V. Ivanov²

¹Bryansk State Technological University of Engineering, Bryansk, Russian Federation

²Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

The impact of weather conditions on the development of female cones of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)

Due to global climate change, the average annual temperature and growing season length have increased in the Northern hemisphere in recent years. In this respect, research of potential changes in seed crop of forest-forming species has become a major problem. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) is one of the main forest-forming species in the Northern hemisphere. The aim of this work was to study the weather effect in 2006–2012 on the seed cone biometric parameters and seed productivity of Scots pine middle-aged forest stands in mixed coniferous-broad leaved forests (Bryansk region). During the five-year period (2009–2013) about 4 thousands female cones, initiated in 2006–2010, were collected and analyzed. The period of 2006–2012 was characterized by an increase by 12.3% (+1,6°C) in average air temperature from May to October and in the reduction of rainfall by 8.7%, compared to 1961–1990 normal. Through this period in 2010 and 2012 were severe droughts; furthermore, heat wave of 2010 was the strongest during the past 60 yrs. The minimum values of biometric parameters of female cones were observed in the crop of 2012, but not in 2010, as one could expect: 2012<2010 <2009 <2008 <2011. Differences between maximum and minimum values of biometric parameters were ($p \leq 0.01$): length - 15.5%; diameter - 14.3%; form factor - 8.4%; weight - 43.2%; number of scales - 17.7%; number of seed scales - 21.6%. Ranking of parameters of seed productivity: 2012<2010 <2008 <2009 <2011 revealed similar trend to cone's biometric parameters. However, ranges of variability between the minimum and maximum values were significantly higher ($p \leq 0.001$): mortality of unfertilized ovules - 44.7%; mortality of fertilized ovules - 283.8%; number of plump seeds - 221.5%; weight per 1000 plump seeds - 32.5%; seed efficiency - 201.5% and the number of empty seeds - 165.6%. Strong growth inhibition of female cones in 2012 was associated with intense saturation deficit due to the reduction of rainfall in antecedent off-season and droughty weather in May and June 2012. In contrast, the best development of cones in 2011, contributed to the accumulation of a sufficient amount of precipitation in snowpack and warm humid weather during the growing season in 2011. Synchronous increase in mortalities of unfertilized and fertilized ovules in the crop of 2012, together with minimal crop of cones was associated with abnormal climatological conditions of summer 2010. We showed the futility of using biometric parameters for forecasting of seed productivity due to the high variability of correlation rate for each year. We found out that the cones weight and the weight per 1000 plump seeds are dependable indicators of climatic factors impact in the final year of maturation of Scots pine cones.

The article contains 4 Tables, 26 References.

Key words: climate; heat wave; strobilus; biometric characteristics; seed productivity.

References

1. Pravdin LF. Sosna obyknovennaya. Izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selektsiya [Scots pine. Variability. Intraspecific systematics and breeding]. Moscow: Nauka Publ.; 1964. 192 p. In Russian
2. Molchanov AA. Les i klimat [Forest and climate]. Moscow: Nauka Publ.; 1961. 280 p. In Russian
3. Sedel'nikova TS, Pimenov AV, Efremov SP, Muratova EN. Specific features of the generative sphere in Scots pine of bog and dry valley populations. *Lesovedenie*. 2007;4:44-50. In Russian
4. Philipson JJ. Predicting cone crop potential in conifers by assessment of developing cone buds and cones. *Forestry*. 1997;70:87-96. doi: [10.1093/forestry/70.1.87](https://doi.org/10.1093/forestry/70.1.87)
5. Ivanov VP, Marchenko SI, Glazun IN, Panicheva DM, IvanovYuV. The development of female cones and seeds in *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in the emission zone of cement factory (Bryansk region). *Rastitel'nye resursy*. 2013;49(4):547-557. In Russian
6. Perevedentsev YuP, Gogol FV, Naumov EP, Shantalinskiy KM. Global and regional climate changes on the boundary of the XXth and XXIst centuries. *Vestnik voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Geografiya. Geoekologiya – Proceedings of Voronezh State University. Geography. Geoecology*. 2007;2:5-12. In Russian
7. Bazykina GS, Boiko OS. Impact of weather anomalies in recent decades on the water regime of typical chernozems of the reserved steppe area in Kursk oblast. *Eurasian Soil Science*. 2008;41(7):731-743. doi: [10.1134/S1064229308070077](https://doi.org/10.1134/S1064229308070077)
8. Mokhov II. Specific features of the 2010 summer heat formation in the European territory of Russia in the context of general climate changes and climate anomalies. *Izvestiya. Atmospheric and Oceanic Physics*. 2011;47(6):653-660. doi: [10.1134/S0001433811060119](https://doi.org/10.1134/S0001433811060119)
9. Minin AA, Voskova AV. Homeostatic responses of plants to modern climate change: Spatial and phenological aspects. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2014;45:127-133. doi: [10.1134/S1062360414030023](https://doi.org/10.1134/S1062360414030023)
10. Ivanov VP, Marchenko SI, Zaitseva LV, Ivanov YuV. Methodological aspects of Scots pine cones biometrics determination. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnovy vestnik*. 2012;84:42-46. In Russian
11. Ivanov VP, Marchenko SI, Glazun IN, Nartov DI, IvanovYuV. Application of indicators of Scotch pine's female generative sphere development in environmental monitoring. *Ekologiya i promyshlennost' Rossii*. 2012;8:56-59. In Russian
12. Marcysiak K. Scots pine (*Pinaceae*) from the Crimea compared to the species variation in Europe on the basis of cone traits. *Phytologia Balcanica*. 2006;12:203-208.
13. Sivacioglu A, Ayan S. Evaluation of seed production of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) clonal seed orchard with cone analysis method. *African Journal of Biotechnology*. 2008;7:4393-4399.
14. Romanovskii MG. Gametophyte mortality of Scots pine ovules. *Soviet Genetics*. 1989;25:74-81.
15. Sivacioglu A. Genetic variation in seed and cone characteristics in a clonal seed orchard of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) grown in Kastamonu-Turkey. *Romanian Biotechnological Letters*. 2010;15:5695-5701.
16. Forshell CP. Seed development after self-pollination and cross-pollination of Scots pine, *Pinus sylvestris* L. *Studia Forestalia Suecica*. Stockholm; 1974. № 118. 37 p.
17. Bespalenko ON. Vliyanie klimaticheskikh anomalii na semenoshenie sosny obyknovennoy [Influence of climatic anomalies on the seed production of Scots pine]. *Plodovodstvo, semenovodstvo, introduktsiya drevesnykh rasteniy*. 2014;17:9-12. In Russian
18. Ivanov VP, Marchenko SI, Glazun IN, Nartov DI, Soboleva LM. Biogeocenosis changes in central part of the Bryansk region after hot summer-2010. *Vestnik Povolzhskogo*

- gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie.* 2013;1:25-35. In Russian, English Summary
19. Mukassabi TA, Polwart A, Coleshaw T, Thomas PA. Scots pine seed dynamics on a waterlogged site. *Trees.* 2012;26:1305-1315. doi: [10.1007/s00468-012-0706-7](https://doi.org/10.1007/s00468-012-0706-7).
 20. Svintsova VS, Kuznetsova NF, Pardaeva EYu. Drought impact on regenerative sphere and sustainability of Scots pine pollen. *Lesovedenie.* 2014;3:49-57. In Russian
 21. Khromova LV, Romanovsky MG. Pollination and viability of pine ovules under air pollution with cement dust. *Lesovedenie.* 2002;3:3-11. In Russian
 22. Pimenov AV, Sedel'nikova TS, Yefremov SP. Morphology and quality of pollen of Scotch pine in contrast ecotopes from Khakassia. *Lesovedenie.* 2014;1:57-64. In Russian
 23. Noskova NE, Tret'yakova IN. Reproduktsiya sosny obyknovennoy v usloviyakh global'nogo izmeneniya klimata i strategicheskie puti sokhraneniya vida [Scots pine reproductive process under global climate change and strategy for species preservation]. *Khvoynye boreal'noy zony.* 2011;28:41-46. In Russian
 24. Kuznetsova NF. Sensivity of Scotch pine generative sphere to drought. *Lesovedenie.* 2010;6:46-53. In Russian
 25. Alekseev VM, Burtsev DS. The influence of meteorological factors on softwood seeding qualities in the conditions of the taiga zone of the North-West European part of Russia. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva.* 2014;3:43-55. In Russian
 26. Pardayeva EYu, Mashkina OS, Kuznetsova NF. State of Scots pine generative sphere as bioindicator of forest sustainability in the Central Chernozem region due to global climate change. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva.* 2013;2:16-21. In Russian

Received 24 April 2015;

Revised 25 June 2015;

Accepted 15 July 2015

Authors info:

Ivanov Valery P, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief of Department of Forestry, Faculty of Forestry, Bryansk State Technological University of Engineering, 3 Stanke Dimitrova Str., Bryansk 241037, Russian Federation.

E-mail: ivpinfo@mail.ru

Marchenko Sergey I, Cand. Sci. (Agricultural), Assistant Professor, Department of Artificial Stands and Soil Sciences, Faculty of Forestry, Bryansk State Technological University of Engineering, 3 Stanke Dimitrova Str., Bryansk 241037, Russian Federation.

E-mail: mars_bryansk@mail.ru

Ivanov Yury V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Physiological and Molecular Mechanisms of Adaptation, Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, 35 Botanicheskaya Str., Moscow 127276, Russian Federation.

E-mail: ivanovinfo@mail.ru

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК 577.151: 57.044

doi: 10.17223/19988591/31/10

А.Г. Соловьева¹, С.П. Перетягин¹, А.И. Дударь²

¹ Приволжский федеральный медицинский исследовательский центр, Нижний Новгород, Россия

² Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

Каталитические свойства лактатдегидрогеназы в органах крыс с термической травмой при воздействии глутатион-содержащих динитрозильных комплексов железа

Изучено влияние депонированной формы оксида азота, динитрозильных комплексов железа (ДНКЖ), на активность лактатдегидрогеназы в печени, почках, сердце и легких крыс с комбинированной термической травмой. Эксперименты проведены на 45 белых крысах-самцах линии Wistar. Комбинированную термическую травму (контактный ожог на площади 20% поверхности тела и термоингаляционное воздействие) наносили под наркозом. Животным с ожогом ежедневно вводили внутривенно 10%-ный раствор ДНКЖ. В гомогенатах органов определяли активность лактатдегидрогеназы в прямой и обратной реакциях на 3-и и 10-е сутки после ожога. Полученные результаты показали, что введение крысам с термической травмой динитрозильных комплексов железа оказало положительное влияние на активность лактатдегидрогеназы в прямой реакции во всех исследуемых органах. Установлено, что комбинированная термическая травма приводит к снижению активности лактатдегидрогеназы в прямой реакции в легких, сердце, печени и почках на 3-и сутки после поражения и повышению активности лактатдегидрогеназы в обратной реакции на 10-е сутки в сердце, печени и почках, вызывая накопление молочной кислоты.

Ключевые слова: лактатдегидрогеназа; ожог; динитрозильные комплексы железа.

Введение

Термические поражения представляют серьезную медицинскую, социальную и экономическую проблему в современном обществе. Так, по данным ВОЗ, ежегодно за медицинской помощью с ожогами обращается примерно 6 млн человек [1]. При этом развивающаяся ожоговая болезнь сопровождается возникновением тканевой гипоксии и синдрома эндогенной интоксикации, накоплением в крови веществ низкой и средней молекулярной массы, особенно высокотоксичных альдегидов, нарушением метаболизма и энергетического обмена клеток, изменением активности ферментных

систем [2]. При ожоговой болезни возникает потребность в поддержании метаболических процессов на необходимом количественном и качественном уровне, модулировании их ответной реакции на ожоговую травму по силе и направленности для достижения оптимальной адаптации органов и физиологических систем к травме [1]. Ключевую роль в энергетическом обмене играет фермент лактатдегидрогеназа (ЛДГ, КФ 1.1.1.27), от активности которого зависит соотношение лактат / пируват и НАД / НАДН в клетках. Поэтому исследование каталитических свойств лактатдегидрогеназы и поиск путей коррекции нарушения ее активности при термической травме является актуальным.

В настоящее время в модуляции метаболических сдвигов большое внимание уделяется оксиду азота, обладающему регуляторными, антиоксидантными, детоксикационными, вазодилатирующими свойствами [3–5]. NO вызывает расслабление гладких мышц сосудов, участвует в защите от патогенов, является нейромедиатором, регулирует программируемую гибель и пролиферацию клеток, играет важную роль в секреторной и репродуктивной системе [6, 7]. Такое разнообразие эффектов оксида азота обусловлено образованием физиологически активных метаболитов NO и его взаимодействием с различными молекулярными мишенями [8, 9]. В течение многих лет в клинической практике применяют вводимые в организм экзогенно такие доноры монооксида азота, как широко известные лекарственные средства на основе органических нитратов, например нитроглицерин и его аналоги [10]. На сегодняшний день изучаются физиологические свойства и возможности применения других доноров NO, в частности, одной из физиологических форм транспорта и депонирования оксида азота, динитрозильных комплексов железа (ДНКЖ), в состав которых входят нитрозильные и тиольные лиганды (глутатион, цистеин, тиосульфат) [6, 9, 11, 12].

Известно, что *in vivo* сера – нитрозильные комплексы железа существуют в двух формах: моноядерной $[\text{Fe}(\text{SR})_2(\text{NO})_2]^-$ [13, 14] и биядерной $[\text{Fe}_2(\text{SR})_2(\text{NO})_4]$ [14–17]. Между этими формами наблюдается динамическое равновесие, зависящее от концентрации тиолов в физиологических условиях [11, 12]. Квазистабильные парамагнитные динитрозильные комплексы железа с тиолсодержащими лигандами, находящиеся в растворе в ионной форме $[\text{Fe}(\text{RS})_2\text{Fe}(\text{NO})_2]^-$, могут формироваться по L-аргинин-зависимому пути и накапливаться в клетках животных [13]. Наряду с другой формой эндогенных соединений монооксида азота – S-нитрозотиолами – динитрозильные комплексы железа с тиолсодержащими лигандами могут выполнять функцию защиты NO в организме животных и человека от губительного действия на него анионов супероксида, что обеспечивает депонирование NO, а также его внутри- и межклеточный транспорт [6–7]. Вместе с тем динитрозильные комплексы железа как доноры NO способны воздействовать на разнообразные физиологические процессы, вызывая гипотензию, расслабление кровеносных сосудов, подавление тромбообразования и т.д.

[7, 18]. Показано, что стабильный динитрозильный комплекс железа с тиосульфатом, введенный внутривенно в организм, связывается с белковыми молекулами и присутствует в кровотоке в течение длительного времени (более двух суток) [19]. Таким образом, актуальным представляется исследование механизмов патологических процессов, происходящих в биологических системах с участием динитрозильных комплексов железа. При этом влияние депонированной формы оксида азота, ДНКЖ на каталитические свойства лактатдегидрогеназы при термической травме не изучено.

Цель данной работы – изучение влияния ДНКЖ на активность лактатдегидрогеназы в печени, почках, сердце и легких крыс с комбинированной термической травмой.

Материалы и методики исследования

Эксперименты проведены на белых крысах-самцах линии Wistar, полученных из филиала «Столбовая» Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Научный центр биомедицинских технологий Федерального медико-биологического агентства» (Филиал «Столбовая» ФГБУН НЦБМТ ФМБА России, г. Москва). Все животные содержались в стандартных условиях вивария в клетках при свободном доступе к пище и воде на рационе питания согласно нормативам ГОСТа «Содержание экспериментальных животных в питомниках НИИ». Условия работы с животными соответствовали правилам Европейской конвенции ET/S 129, 1986, и директивам 86/609 ESC [20]. После 14-дневной адаптации к условиям местного вивария и карантина из 45 крыс массой 200–250 г сформировали следующие группы: 1-я группа – контрольная (интактные здоровые животные, $n = 15$); 2-я группа – животные с ожогом ($n=15$), которым ежедневно внутрибрюшинно вводили 1 мл физиологического раствора; 3-я группа – животные с ожогом, ежедневно получавшие лечение в виде внутрибрюшинных инъекций 10%-ного раствора ДНКЖ (1 мл; 0,3 ммоль/л) ($n = 15$). Динитрозильные комплексы железа с глутатионом получали по методике А.Ф. Ванина [21], смешивая 300 мМ NaNO_2 , 200 мМ восстановленного глутатиона и раствор FeSO_4 . Концентрацию ДНКЖ определяли спектрофотометрическим методом на спектрофотометре Power Wave XS (Bio-Tek, USA) в диапазоне длин волн 410–700 нм.

Комбинированную термическую травму (контактный ожог на площади 20% поверхности тела и термоингаляционное воздействие горячим воздухом и продуктами горения в течение 20–30 с в условиях камеры ингаляции) наносили под наркозом (Золетил (60 мг/кг) + Ксила (6 мг/кг)) [22]. Животных выводили из эксперимента путем декапитации с предварительной перерезкой сонной артерии под наркозом (Золетил + Ксила).

После декапитации крыс вскрывали брюшную полость, печень, почки, сердце и легкие быстро извлекали, отмывали от крови, многократно пер-

фузируя их охлажденным физиологическим раствором с помощью толстой иглы и шприца объем 10 мл. Промытые органы сразу помещали в стоящую на льду чашку Петри и измельчали ножницами. В стеклянном гомогенизаторе Поттера с тефлоновым пестиком готовили 10%-ный гомогенат тканей органа (печени, почки, сердца или легкого) на основе среды, содержащей 0,25 М раствор сахарозы, 1 мМ раствор ЭДТА, 0,01 М трис-НСl-буфер (рН = 7,5). Ткань гомогенизировали в течение 30–40 с. Для удаления не полностью разрушенных клеток и ядер гомогенат центрифугировали 10 мин при 1000 g на центрифуге Multifuge 1 SR ($t = 0 + 2^{\circ}\text{C}$). Рыхлый осадок отбрасывали, для исследований использовали супернатант [23]. В гомогенатах печени, сердца, почек и лёгких оценивали активность ЛДГ. Активность лактатдегидрогеназы в прямой реакции (ЛДГпр) определяли с использованием в качестве субстрата молочной кислоты, в обратной реакции (ЛДГобр) – с использованием пировиноградной кислоты по Г.А. Кочетову [24]. Концентрацию белка определяли по методу Лоури в модификации [25]. Для выявления нарушений энергетического метаболизма в органах крыс рассчитывали коэффициент баланса энергетических реакций (КБЭР) : $\text{КБЭР} = (\text{ЛДГпр}/\text{ЛДГобр}) / (\text{ЛДГобр}/\text{ЛДГпр}) \times 100$ [26].

Результаты исследований обрабатывали с использованием программы StatSoft STATISTICA 6.0, с помощью которой рассчитывались средняя арифметическая величина показателей и ошибка средней. Статистическая значимость различий между показателями определялась с помощью t-критерия Стьюдента ($p < 0,05$).

Результаты исследования и обсуждение

От особенностей регуляции ферментов зависят молекулярные механизмы действия различных фармакологических и биологически активных соединений. Несомненно, что ЛДГ играет важную роль в регуляции энергетического обмена клетки. В прямой реакции из лактата образуется пируват, который в последующем в аэробных условиях может использоваться в цикле Кребса. Обратная реакция ЛДГ приводит к образованию из пирувата лактата и характеризует степень выраженности анаэробного процесса в клетке [27]. Проведенные исследования показали, что удельная активность ЛДГпр в легких статистически значимо уменьшилась на 3-и сутки после термической травмы в 4,2 раза, на 10-е сутки после ожога – в 1,4 раза по сравнению с контролем (рис. 1). Понижение удельной активности ЛДГпр в легких при комбинированной термической травме способствует накоплению лактата. Уменьшение активности лактатдегидрогеназы в прямой реакции, вероятно, связано с преобладанием анаэробного обмена веществ вследствие возникновения тканевой гипоксии. При этом отмечена тенденция к снижению каталитических свойств лактатдегидрогеназы в обратной реакции в легких при ожоге. Снижение уровня активности ЛДГ приводит к различным на-

рушениям, так как на развилке путей метаболизма углеводов ЛДГ участвует в регуляции тонко сбалансированного катаболизма и анаболизма, анаэробного и аэробного гликолиза, а также образует единый функциональный надмолекулярный комплекс с некоторыми оксидоредуктазами, который оказывает существенное влияние на окислительно-восстановительный потенциал клетки, регулируя внутриклеточное соотношение НАД/НАДН [28].

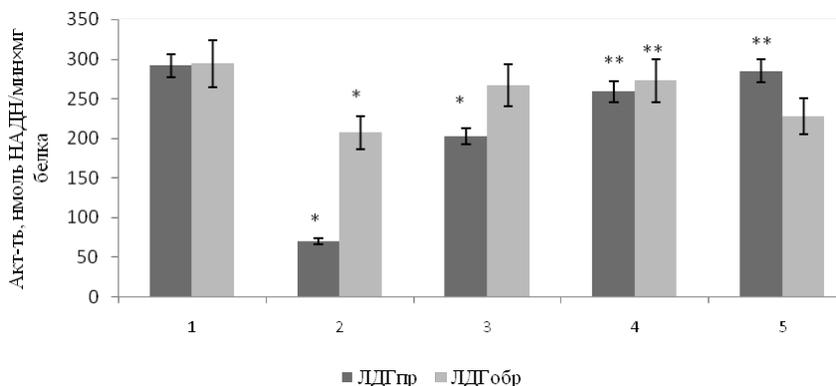


Рис. 1. Удельная активность лактатдегидрогеназы в лёгких

(нмоль НАДН/мин×мг белка) при ожоге и на фоне введения ДНКЖ:

1 – контроль (n = 15); 2 – комбинированная термическая травма (КТТ), 3-и сутки (n = 8); 3 – КТТ, 10-е сутки (n = 7); 4 – КТТ + ДНКЖ, 3-и сутки (n = 8); 5 – КТТ + ДНКЖ, 10-е сутки (n = 7); * – различия статистически значимы по сравнению с контрольной группой (p<0,05); ** – различия статистически значимы по сравнению с ожогом (p < 0,05)

[Fig. 1. Specific activity of lactate dehydrogenase in the lungs (nM NAD/min×mg of protein) for the burn and when introducing dinitrosyl iron complex (DNIC): 1 - control (n=15); 2 - combined thermal injury (CTI), 3rd day (n=8); 3 - CTI, 10th day (n=7); 4 - CTI + DNIC, 3rd day (n=8); 5 - CTI + DNIC, 10th day (n=7); * - differences are statistically significant compared to the control group (p<0.05); ** - differences are statistically significant compared to the burn (p<0.05). On the ordinate axis - Activity, nM NADH/min×mg of protein; on the abscissa axis - Lactate dehydrogenase]

Введение крысам с комбинированной термической травмой 10%-ного раствора динитрозильных комплексов железа оказало нормализующее влияние на активность ЛДГпр в легких: показатели активности лактатдегидрогеназы в прямой реакции приблизились к показателям контрольной группы крыс. Показано, что удельная активность ЛДГпр в легких при воздействии ДНКЖ повысилась на 3-и сутки после травмы в 3,7 раза, на 10-е сутки – в 1,4 раза по сравнению с показателями крыс с ожогом без лечения. Выявлено, что под влиянием депонированной формы оксида азота активность ЛДГобр возросла в легких на 3-и сутки после травмы в 1,3 раза по сравнению с активностью крыс с термической травмой.

В сердце удельная активность лактатдегидрогеназы в прямой реакции статистически значимо снизилась на 3-и сутки после поражения в 2,1 раза

по сравнению со здоровыми крысами. На 10-е сутки после травмы выявлено компенсаторное повышение ЛДГпр в сердце в 1,4 раза по сравнению с контролем, при этом каталитическая активность ЛДГобр статистически значимо возросла на 3-и и 10-е сутки после ожога в 1,3 и 1,8 раза соответственно по сравнению со здоровыми крысами, способствуя накоплению лактата (рис. 2).

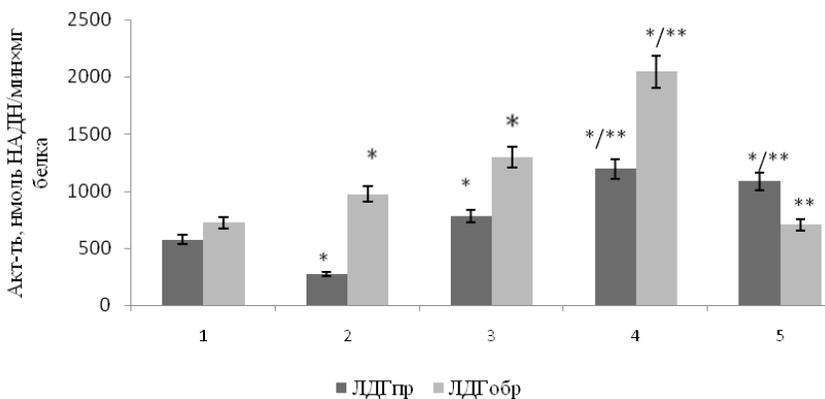


Рис. 2. Удельная активность лактатдегидрогеназы в сердце (нмоль НАДН/мин×мг белка) при ожоге и на фоне введения ДНКЖ: 1 – контроль (n = 15); 2 – КТТ, 3-и сутки (n = 8); 3 – КТТ, 10-е сутки (n = 7); 4 – КТТ + ДНКЖ, 3-и сутки (n = 8); 5 – КТТ + ДНКЖ, 10-е сутки (n = 7); * – различия статистически значимы по сравнению с контрольной группой (p<0,05); ** – различия статистически значимы по сравнению с ожогом (p<0,05)

[Fig. 2. Specific activity of lactate dehydrogenase in the heart (nM NADH/min×mg of protein) for the burn and when introducing DNIC: 1 - control (n=15); 2 - CTI, 3rd day (n=8); 3 - CTI, 10th day (n=7); 4 - CTI + DNIC, 3rd day (n=8); 5 - CTI + DNIC, 10th day (n=7); * - differences are statistically significant compared to the control group (p<0.05); ** - differences are statistically significant compared to the burn (p<0.05). On the ordinate axis - Activity, nM NADH/min×mg of protein; on the abscissa axis - Lactate dehydrogenase]

Показано, что в сердце удельная активность лактатдегидрогеназы в прямой реакции возросла под влиянием ДНКЖ на 3-и сутки в 4,3 раза, на 10-е сутки – в 1,4 раза после травмы по сравнению с животными с ожогом без лечения, статистически значимо превысив каталитическую активность ЛДГпр здоровых крыс в 2 раза на 3-и сутки и в 1,9 раза на 10-е сутки после поражения. Активность ЛДГобр в сердце под влиянием депонированной формы оксида азота увеличилась на 3-и сутки после ожога в 2,8 и 2,1 раза соответственно по сравнению со здоровыми крысами и крысами с ожогом без лечения. На 10-е сутки после термической травмы удельная активность ЛДГобр на фоне введения ДНКЖ статистически значимо уменьшилась в 1,8 раза по сравнению с показателем крыс с ожогом без лечения, приблизившись к показателям контрольных животных.

Полученные результаты показали, что в печени, как и в сердце, активность ЛДГ пр статистически значимо снизилась на 3-и сутки после поражения в 1,6 раза и возросла на 10-е сутки после травмы в 1,5 раза по сравнению со здоровыми крысами (рис. 3). Отмечены тенденция к снижению удельной активности лактатдегидрогеназы в обратной реакции в печени на 3-и сутки после ожога и статистически значимое повышение активности ЛДГобр на 10-е сутки после поражения в 1,5 раза по сравнению с контрольными животными.

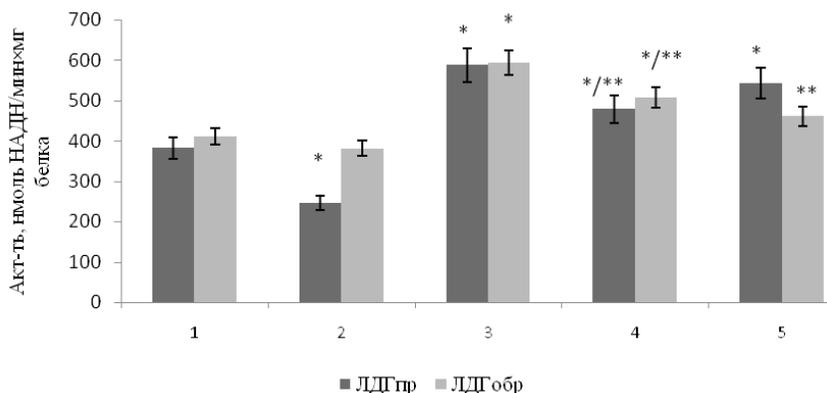


Рис. 3. Удельная активность лактатдегидрогеназы в печени (нмоль НАДН/мин×мг белка) при ожоге и на фоне введения ДНКЖ: 1 – контроль (n = 15); 2 – КТТ, 3-и сутки (n = 8); 3 – КТТ, 10-е сутки (n = 7); 4 – КТТ + ДНКЖ, 3-и сутки (n = 8); 5 – КТТ + ДНКЖ, 10-е сутки (n = 7); * – различия статистически значимы по сравнению с контрольной группой (p<0,05); ** – различия статистически значимы по сравнению с ожогом (p<0,05) [Fig. 3. Specific activity of lactate dehydrogenase in the liver (nM NAD/min×mg of protein) for the burn and when introducing DNIC: 1 - control (n=15); 2 - CTI, 3rd day (n=8); 3 - CTI, 10th day (n=7); 4 - CTI + DNIC, 3rd day (n=8); 5 - CTI + DNIC, 10th day (n=7); * - differences are statistically significant compared to the control group (p<0.05); ** - differences are statistically significant compared to the burn (p<0.05). On the ordinate axis - Activity, nM NADH/min×mg of protein; on the abscissa axis - Lactate dehydrogenase]

В печени активность ЛДГ пр под действием депонированной формы оксида азота увеличилась на 3-и сутки после ожога в 1,9 раза по сравнению с животными с термической травмой, превысив показатель каталитической активности ЛДГ пр здоровых животных в 1,3 раза. Отмечена тенденция к снижению активности ЛДГ пр в печени на 10-е сутки после ожога при воздействии ДНКЖ по сравнению с показателем активности крыс с термической травмой, активность ЛДГ пр на данные сутки статистически значимо превышала показатель контрольных животных в 1,4 раза. На фоне введения ДНКЖ активность лактатдегидрогеназы в обратной реакции в печени на 3-и сутки после травмы снизилась в 1,3 раза по сравнению с активностью

фермента крыс с ожогом, но превышала активность ЛДГобр контрольных животных в 1,2 раза. На 10-е сутки после поражения активность ЛДГобр при воздействии ДНКЖ уменьшилась в 1,3 раза по сравнению с показателем крыс с термической травмой, приближаясь к показателю контрольных животных.

На 3-и сутки после ожога активность лактатдегидрогеназы в прямой реакции в почках статистически значимо уменьшилась в 6 раз по сравнению со здоровыми крысами (рис. 4). Каталитическая активность ЛДГобр в почках на 3-и сутки после ожога снизилась в 1,4 раза по сравнению с контрольными животными. Выявлено статистически значимое повышение удельной активности ЛДГобр на 10-е сутки после термической травмы не только в сердце и печени, но и почках в 1,2 раза по сравнению с контролем. Известно, что при ожогах возникает нарушение кислотно-щелочного равновесия путем его увеличения в щелочную сторону вследствие уменьшения легочной вентиляции и роста напряжения углекислого газа в крови [2]. Этим, вероятно, можно объяснить увеличение активности лактатдегидрогеназы в обратной реакции в исследуемых органах, поскольку изменение pH приводит к сдвигу равновесия лактатдегидрогеназной реакции в сторону образования лактата.

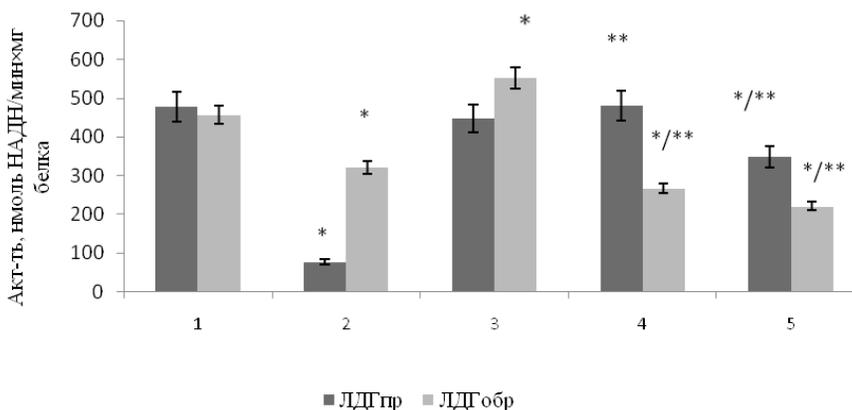


Рис. 4. Удельная активность лактатдегидрогеназы в почках (нмоль НАДН/мин×мг белка) при ожоге и на фоне введения ДНКЖ: 1 – контроль (n = 15); 2 – КТТ, 3-и сутки (n = 8); 3 – КТТ, 10-е сутки (n = 7); 4 – КТТ + ДНКЖ, 3-и сутки (n = 8); 5 – КТТ + ДНКЖ, 10-е сутки (n = 7); * – различия статистически значимы по сравнению с контрольной группой (p<0,05); ** – различия статистически значимы по сравнению с ожогом (p<0,05)

[Fig. 4. Specific activity of lactate dehydrogenase in the kidneys (nM NAD/min×mg of protein) for the burn and when introducing DNIC: 1 - control (n=15); 2 - CTI, 3rd day (n=8); 3 - CTI, 10th day (n=7); 4 - CTI + DNIC, 3rd day (n=8); 5 - CTI + DNIC, 10th day (n=7); * - differences are statistically significant compared to the control group (p<0.05); ** - differences are statistically significant compared to the burn (p<0.05). On the ordinate axis - Activity, nM NADH/min×mg of protein; on the abscissa axis - Lactate dehydrogenase]

Под влиянием депонированной формы оксида азота в почках активность ЛДГпр увеличилась на 3-и сутки после ожога в 6,3 раза по сравнению с показателем животных с термической травмой, приблизившись к значению здоровых крыс. На 10-е сутки после поражения активность лактатдегидрогеназы в прямой реакции под воздействием динитрозильных комплексов железа в почках статистически значимо ниже показателя каталитической активности здоровых животных и крыс с ожогом в 1,4 и 1,3 раза соответственно.

В почках на фоне ведения ДНКЖ активность ЛДГобр статистически значимо уменьшилась на 3-и сутки в 1,2 раза, на 10-е сутки – в 2,5 раза по сравнению с активностью фермента крыс с термической травмой. При этом каталитическая активность лактатдегидрогеназы в обратной реакции в почках на 3-и и 10-е сутки после поражения под влиянием депонированной формы оксида азота оказалась ниже показателя здоровых крыс в 1,7 и 2,1 раза соответственно. Известно, что оксид азота является важным регулятором почечной гемодинамики и гломерулярной фильтрации, ингибирует транспорт натрия и увеличивает его экскрецию [11, 29]. Помимо этого, оксид азота, в частности динитрозильные комплексы железа, оказывает влияние и на другие клеточные компоненты: взаимодействует с тиоловыми группами на белках и молекулах, формируя S-нитрозотиолы; оксид азота может влиять на Fe/S-группы в каталитических центрах белков [30–33]. Лактатдегидрогеназа содержит реакционноспособные SH-группы, модификация которых приводит к потере активности [24, 29]. Согласно литературным данным, ДНКЖ практически не влияют на газовый состав крови и показатели кислотно-основного состояния организма [34].

При вычислении интегрального показателя, характеризующего динамику метаболизма, установлено, что КБЭР в органах у животных с ожогом ниже КБЭР здоровых крыс, что свидетельствует о существенном нарушении энергетического метаболизма при термической травме. Данный коэффициент оказался статистически значимо ниже на 3-и и 10-е сутки после травмы в легких (в 8,9 и 1,7 раза), сердце (в 7,9 и 1,9 раза), почках (в 21,0 и 1,7 раза), на 3-и сутки – в печени (в 2,0 раза) по сравнению с контрольной группой. Это способствует увеличению содержания молочной кислоты в органах, которая образуется преимущественно М-формой ЛДГ (ЛДГобр) (таблица).

Выявлено, что под воздействием ДНКЖ при термической травме коэффициент баланса энергетических реакций нормализовался на 3-и сутки после поражения в легких, сердце и печени. На 10-е сутки после ожога КБЭР оказался статистически значимо выше КБЭР здоровых крыс в легких в 1,6 раза, в сердце – в 3,8 раза, в печени – в 1,6 раза, в почках – в 2,3 раза, что может привести к повышению содержания пировиноградной кислоты, которая образуется преимущественно Н-ЛДГ-формой (ЛДГпр). Пируват в аэробных условиях быстро используется в биохимических реакциях различных тканей. Важная роль пировиноградной кислоты заключается в

конверсии пирувата в ацетил-коэнзим-А в митохондриях, который затем метаболизируется в цикле Кребса с последующим окислительным фосфорилированием с образованием основного универсального источника энергии – аденозинтрифосфата. Восстановление глюкозы из лактата является важным механизмом удаления лактата из системного кровотока после длительной тканевой гипоксии [27].

Коэффициент баланса энергетических реакций в органах крыс с термической травмой на фоне введения динитрозильных комплексов железа
[Balance ratio of energy reactions in the organs of rats with thermal injury when introducing dinitrosyl iron complexes]

Орган [Organ]	Контроль [Control] (n = 15)	КТГ [CTI]		КТГ + ДНКЖ [CTI+DNIC]	
		3-и сутки [3 rd day] (n = 8)	10-е сутки [10 th day] (n = 7)	3-и сутки [3 rd day] (n = 8)	10-е сутки [10 th day] (n = 7)
Легкие [Lungs]	98,22 ±5,64	11,44 ±0,81*	57,42 ±1,22*	90,12 ±4,04**	157,14 ±5,61*/**
Сердце [Heart]	63,02 ±4,76	7,88 ±0,87*	35,97 ±0,73*	50,70 ±3,22**	237,29 ±7,08*/**
Печень [Liver]	86,34 ±3,03	41,99 ±1,76*	97,63 ±2,34*	88,88 ±4,66**	139,32 ±6,11*/**
Почки [Kidneys]	108,98 ±4,12	5,82 ±0,54*	62,27 ±1,56*	324,50 ±12,38*/**	250,16 ±11,89*/**

Примечание. * – различия статистически значимы по сравнению с контролем ($p < 0,05$);

** – различия статистически значимы по сравнению с ожогом ($p < 0,05$).

[Note. * - differences are statistically significant compared to control ($p < 0.05$); ** - differences are statistically significant compared to the burn ($p < 0.05$)].

Полученные результаты свидетельствуют, что введение крысам с комбинированной термической травмой динитрозильных комплексов железа оказало положительное влияние на активность ЛДГ пр во всех исследуемых органах. Под влиянием депонированной формы оксида азота происходит повышение энергообеспечения клеток метаболитами цикла трикарбоновых кислот и гексозодифосфатного пути окисления углеводов. Увеличение активности прямой реакции ЛДГ характерно для аэробных условий метаболизма эритроцитов. Повышение активности ЛДГ способствует уменьшению лактата и накоплению пирувата.

Заключение

Таким образом, установлено положительное действие депонированной формы оксида азота (ДНКЖ) на активность лактатдегидрогеназы при комбинированной термической травме. При этом выявлено, что термическая травма в большей или меньшей степени затрагивает функционирование всех проанализированных нами органов и влияет на каталитические свойства ЛДГ. Изменение активности фермента связано с физиологическими, цитологическими и анатомическими нарушениями организма при ожоге,

такими как эндогенная интоксикация, полиорганная недостаточность, нарушение клеточных структур и гипоксия. Кроме того, регистрация сдвига активности ЛДГ может быть связана с изменением кинетических характеристик фермента вследствие его возможных конформационных перестроек. Показано, что комбинированная термическая травма приводит к снижению активности лактатдегидрогеназы в легких, сердце и почках, что вызывает накопление молочной и пировиноградной кислот, способствуя развитию гипоксии органов и тканей вследствие развития метаболического ацидоза. Изменение соотношения лактата и пирувата указывает на выраженное изменение промежуточного метаболизма клеток в анаэробных условиях. Динитрозильные комплексы железа способствуют нормализации соотношения продуктов и субстратов лактатдегидрогеназы, аллостерически регулируя активность фермента.

Литература

1. Зиновьев Е.В. Эпидемиологические составляющие оценки результатов оказания медицинской помощи пострадавшим с обширными глубокими ожогами в лечебных учреждениях Ленинградской области // Вестник Российской военно-медицинской академии. 2008. № 2. С. 744–746.
2. Парамонов Б.А., Порембский Я.О., Яблонский В.Г. Ожоги. СПб. : Спецлит, 2000. 488 с.
3. Рябов Г.А., Азизов Ю.М. Роль оксида азота как регулятора клеточных процессов при формировании полиорганной недостаточности // Анестезиология и реаниматология. 2001. № 1. С. 8–12.
4. Сосунов А.А. Оксид азота как межклеточный посредник // Соросовский образовательный журнал. 2000. № 12. С. 27–34.
5. Mokh V.P., Poltorakov A.P., Serezhenkov V.A., Vanin A.F. On the nature of a compound formed from dinitrosyl-iron complexes with cysteine and responsible for a long-lasting vasorelaxation // Nitric Oxide. 2010. Vol. 22, № 4. P. 266–274.
6. Lok H.C., Sahni S., Richardson V., Kalinowski D.S., Kovacevic Z., Lane D.J., Richardson D.R. Glutathione S-transferase and MRP1 form an integrated system involved in the storage and transport of dinitrosyl-dithiolato iron complexes in cells // Free Radic Biol Med. 2014. Vol. 75. P. 14–29.
7. Richardson D.R., Lok H.C. The nitric oxide-iron interplay in mammalian cells: transport and storage of dinitrosyl iron complexes // Biochim Biophys Acta. 2008. Vol. 1780, № 4. P. 638–651.
8. Thomas D.D., Ridnour L.A., Isenberg J.S., Flores-Santana W., Switzer C.H., Donzelli S., Hussain P., Vecoli C., Paolucci N., Ambs S., Colton C.A., Harris C.C., Roberts D.D., Wink D.A. The chemical biology of nitric oxide: implications in cellular signaling // Free Radic Biol Med. 2008. Vol. 45, № 1. P. 18–31.
9. Chiang C.Y., Darenbourg M.Y. Iron nitrosyl complexes as models for biological nitric oxide transfer reagents // J. Biol. Inorg. Chem. 2006. Vol. 11, № 3. P. 359–370.
10. Ueno T., Yoshimura T. The physiological activity and in vivo distribution of dinitrosyl dithiolato iron complex // Jpn. J. Pharmacol. 2000. Vol. 82, № 2. P. 95–101.
11. Lewandowska H., Brzóška K., Meczyńska-Wielgosz S., Rumianek K., Wójciuk G., Kruszewski M. Dinitrosyl iron complexes--structure and biological functions // Postepy Biochem. 2010. Vol. 56, № 3. P. 298–304.

12. Lewandowska H., Kalinowska M., Brzóška K., Wójciuk K., Wójciuk G., Kruszewski M. Nitrosyl iron complexes--synthesis, structure and biology // Dalton Trans. 2011. Vol. 40, № 33. P. 8273–8289.
13. Fujikawa M., Kobayashi K., Kozawa T. Mechanistic studies on formation of the dinitrosyl iron complex of the [2Fe-2S] cluster of SoxR protein // J. Biochem. 2014. Vol. 156, № 3. P. 163–172.
14. Lu T.T., Lai S.H., Li Y.W., Hsu I.J., Jang L.Y., Lee J.F., Chen I.C., Liaw W.F. Discrimination of mononuclear and dinuclear dinitrosyl iron complexes (DNICs) by S K-edge X-ray absorption spectroscopy: insight into the electronic structure and reactivity of DNICs // Inorg. Chem. 2011. Vol. 50, № 12. P. 5396–5406.
15. Tsai F.T., Lee Y.C., Chiang M.H., Liaw W.F. Nitrate-to-nitrite-to-nitric oxide conversion modulated by nitrate-containing {Fe(NO)₂}₉ dinitrosyl iron complex (DNIC) // Inorg. Chem. 2013. Vol. 52. 1. P. 464–473.
16. Butler A.R., Megson I.L. Non-heme iron nitrosyls in biology // Chem. Rev. 2002. Vol. 102, № 4. P. 1155–1166.
17. Lo F.C., Li Y.W., Hsu I.J., Chen C.H., Liaw W.F. Insight into the reactivity and electronic structure of dinuclear dinitrosyl iron complexes // Inorg. Chem. 2014. Vol. 53, № 20. P. 10881–10892.
18. Harrop T.C., Song D., Lippard S.J. Reactivity pathways for nitric oxide and nitrosonium with iron complexes in biologically relevant sulfur coordination spheres // J. Inorg. Biochem. 2007. Vol. 101, № 11–12. P. 1730–1738.
19. Тимошин А.А., Орлова Ц.Р., Ванин А.Ф., Санина Н.А., Рууге Э.К., Алдошин С.М., Чазов Е.И. Динитрозильные комплексы железа – новый тип гипотензивных препаратов // Российский химический журнал. 2007. Т. 51, № 1. С. 88–92.
20. Руководство по лабораторным животным и альтернативным моделям в биомедицинских исследованиях : учеб. пособие / под ред. Н.Н. Каркищенко, С.В. Грачева. М. : Профиль-2С, 2010. 358 с.
21. Ванин А.Ф. Динитрозильные комплексы железа и S-нитрозотиолы – две возможные формы стабилизации и транспорта оксида азота (обзор) // Биохимия. 1998. Т. 63, № 7. С. 924–938.
22. Воробьев А.В., Перетягин С.П., Размахов А.М., Мартусевич А.К., Вазина И.Р., Квицинская Н.А., Лузан А.С., Стручков А.А. Способ моделирования комбинированной ожоговой травмы. Патент 2408081 РФ, МПК G09B 23/28. Заявка № 2009120239/14, 27.05.2009; Оpubл. 27.12.2010, Бюл. № 36.
23. Ещенко Н.Д. Выделение митохондриальной и цитоплазматической фракций тканей для анализа активности ферментов // Методы биохимических исследований. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1982. С. 29–33.
24. Кочетов Г.А. Практическое руководство по энзимологии. М. : Высшая школа, 1980. 272 с.
25. Dawson J.M., Heatlic P.L. Lowry method of protein quantification Evidence for Photosensitivity // Analytical Biochemistry. 1984. Vol. 140, № 2. P. 391–393.
26. Соловьева А.Г., Зимин Ю.В. Новый способ оценки динамики метаболизма крови у больных с термической травмой // Современные технологии в медицине. 2012. № 2. С. 116–117.
27. Плакунов В.К. Основы энзимологии. М. : Логос, 2001. 128 с.
28. Зимин Ю.В., Березов Т.Т., Сяткин С.П. Надмолекулярная регуляция активности некоторых оксидоредуктаз клетки в норме и патологии // Вопросы медицинской химии. 2001. Т. 47, № 3. С. 247–287.
29. Butler A.R., Flitney F.W., Williams D.L. NO, nitrosonium ions, nitroxide ions, nitrosothiols and iron-nitrosyls in biology: a chemist's perspective // Trends Pharmacol Sci. 1995. Vol. 16, № 1. P. 18–22.

30. Шумаев К.Б., Губкин А.А., Губкина С.А., Гудков Л.Л., Лакомкин В.Л., Топунов А.Ф., Ванин А.Ф., Рууге Э.К. Взаимодействие связанных с альбумином динитрозильных комплексов железа и активных форм кислорода // Биофизика. 2007. Т. 52, № 3. С. 534–538.
31. Санина Н.А., Алдошин С.М. Синтез, строение и свойства моделей нитрозильных [2Fe–2S], [1Fe–2S] протеинов и перспективы применения их в биологии и медицине // Российский химический журнал. 2004. Т. 48, № 4. С. 12–19.
32. Shumaev K.B., Gubkin A.A., Serezhenkov V.A., Lobysheva I.I., Kosmachevskaya O.V., Ruuge E.K., Lankin V.Z., Topunov A.F., Vanin A.F. Interaction of reactive oxygen and nitrogen species with albumin – and hemoglobin bound dinitrosyl iron complexes // Nitric Oxide. 2008. Vol. 18. P. 37–46.
33. Shumaev K.B., Kosmachevskaya O.V., Timoshin A.A., Vanin A.F., Topunov A.F. Globins and other nitric oxide-reactive proteins. Dinitrosyl iron complexes bound with haemoglobin as markers of oxidative stress // Methods in Enzymology. 2008. Vol. 436. P. 441–457.
34. Селиванов Е.А., Ремизова М.И., Гербут К.А., Бургова Е.Н., Ванин А.Ф. Влияние динитрозильного комплекса железа с глутатионом на течение геморрагического шока при его инфузионной терапии // Медицинский академический журнал. 2012. Т. 12, № 2. С. 84–89.

Поступила в редакцию 04.02.2015 г.; 08.04.2015 г.; 15.07.2015 г.

Авторский коллектив:

Соловьева Анна Геннадьевна – канд. биол. наук, с.н.с. отделения экспериментальной медицины ФГБУ «Приволжский федеральный медицинский исследовательский центр» Минздрава России (г. Нижний Новгород, Россия).

E-mail: sannag5@mail.ru

Перетьягин Сергей Петрович – д-р мед. наук, профессор, руководитель отделения экспериментальной медицины ФГБУ «Приволжский федеральный медицинский исследовательский центр» Минздрава России (г. Нижний Новгород, Россия).

E-mail: psp_aro@mail.ru

Дударь Анна Ивановна – студентка биологического факультета ФГБОУ ВПО «Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского», кафедра физиологии и биохимии человека и животных (г. Нижний Новгород, Россия).

E-mail: aid-queen@rambler.ru

Soloveva AG, Peretyagin SP, Dudar AI. Catalytic properties of lactate dehydrogenase in the organs of rats with thermal injury under the influence of glutathione-containing dinitrosyl iron complexes. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):130-145. doi: 10.17223/19988591/31/10. In Russian, English summary

Anna G. Soloveva¹, Sergey P. Peretyagin¹, Anna I. Dudar²

¹Volga Federal Medical Research Center, Nizhny Novgorod, Russian Federation

²Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russian Federation

Catalytic properties of lactate dehydrogenase in the organs of rats with thermal injury under the influence of glutathione-containing dinitrosyl iron complexes

In this work we studied the activity of lactate dehydrogenase (EC 1.1.1.27) in the liver, kidneys, heart and lungs of rats with combined thermal injury under the influence of deposited forms of nitric oxide and dinitrosyl iron complexes (DNIC). We conducted the experiments on 45 white Wistar rats. Combined thermal injury (contact burns on 20% of the body surface and thermoinhalation of hot air and combustion products

within 20-30 seconds under the condition of the camera inhalation) was applied under anesthesia. Daily, we introduced 10% solution of dinitrosyl iron complexes to the animals with burn intraperitoneally. The activity of lactate dehydrogenase was determined in homogenates of organs in direct and reverse reactions on the 3rd and 10th days after burn. The results showed that the introduction of dinitrosyl iron complexes to the rats with thermal injury had a positive effect on the activity of lactate dehydrogenase in direct reaction in all studied organs. We established that the burn leads to a decrease in lactate dehydrogenase activity in direct reaction in the lungs, heart, liver and kidneys on the 3rd day after injury and an increase in lactate dehydrogenase activity in reverse reaction for the 10th day in the heart, liver and kidneys, causing accumulation of lactic acid.

The article contains 4 Figures, 1 Table, 34 References.

Key words: lactate dehydrogenase; burn; dinitrosyl iron complexes.

References

1. Zinov'ev EV. Epidemiologicheskie sostavlyayushchie otsenki rezul'tatov okazaniya meditsinskoj pomoshchi postradavshim s obshirnymi glubokimi ozhogami v lechebnykh uchrezhdeniyakh Leningradskoy oblasti [Epidemiological components of the evaluation of medical care for victims with extensive deep burns in hospitals of Leningrad region]. *Vestnik Rossijskoi Voenno-meditsinskoi akademii*. 2008;2:744-746. In Russian
2. Paramonov BA, Poremskiy YaO, Yablonskiy VG. Ozhogi [Burns]. St. Petersburg: Spetslit Publ.; 2000. 488 p. In Russian
3. Ryabov GA, Azizov YuM. Rol' oksida azota kak regulatora kletochnykh protsessov pri formirovanii poliorgannoj nedostatochnosti [Role of nitric oxide as a regulator of cellular processes in the formation of multiple organ failure]. *Anesteziologiya i reanimatologiya – Russian Journal of Anaesthesiology*. 2001;1:8-12. In Russian, English summary
4. Sosunov AA. Oksid azota kak mezhkletochnyy posrednik [Nitric oxide as an intercellular mediator]. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*. 2000;12:27-34. In Russian
5. Mokh VP, Poltorakov AP, Serezhenkov VA, Vanin AF. On the nature of a compound formed from dinitrosyl-iron complexes with cysteine and responsible for a long-lasting vasorelaxation. *Nitric Oxide*. 2010;22(4):266-274. doi: [10.1016/j.niox](https://doi.org/10.1016/j.niox)
6. Lok HC, Sahni S, Richardson V, Kalinowski DS, Kovacevic Z, Lane DJ, Richardson DR. Glutathione S-transferase and MRP1 form an integrated system involved in the storage and transport of dinitrosyl-dithiolato iron complexes in cells. *Free Radic Biol Med*. 2014;75:14-29. doi: [10.1016/j.freeradbiomed](https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed)
7. Richardson DR, Lok HC. The nitric oxide-iron interplay in mammalian cells: transport and storage of dinitrosyl iron complexes. *Biochim Biophys Acta*. 2008;1780(4):638-651. doi: [10.1016/j.bbagen](https://doi.org/10.1016/j.bbagen)
8. Thomas DD, Ridnour LA, Isenberg JS, Flores-Santana W, Switzer CH, Donzelli S, Hussain P, Vecoli C, Paolocci N, Amb S, Colton CA, Harris CC, Roberts DD, Wink DA. The chemical biology of nitric oxide: implications in cellular signaling. *Free Radic Biol Med*. 2008;45(1):18-31. doi: [10.1016/j.freeradbiomed](https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed)
9. Chiang CY, Darensbourg MY. Iron nitrosyl complexes as models for biological nitric oxide transfer reagents. *J Biol Inorg Chem*. 2006;11(3):359-370.
10. Ueno T, Yoshimura T. The physiological activity and in vivo distribution of dinitrosyl dithiolato iron complex. *Jpn J Pharmacol*. 2000;82(2):95-101.
11. Lewandowska H, Brzóska K, Meczyńska-Wielgosz S, Rumianek K, Wójciuk G, Kruszewski M. Dinitrosyl iron complexes--structure and biological functions. *Postepy Biochem*. 2010;56(3):298-304.
12. Lewandowska H, Kalinowska M, Brzóska K, Wójciuk K, Wójciuk G, Kruszewski M. Nitrosyl iron complexes--synthesis, structure and biology. *Dalton Trans*. 2011;40(33):8273-8289. doi: [10.1039/c0dt01244k](https://doi.org/10.1039/c0dt01244k)

13. Fujikawa M, Kobayashi K, Kozawa T. Mechanistic studies on formation of the dinitrosyl iron complex of the [2Fe-2S] cluster of SoxR protein. *J Biochem.* 2014;156(3):163-172. doi: [10.1093/jb/mvu029](https://doi.org/10.1093/jb/mvu029)
14. Lu TT, Lai SH, Li YW, Hsu IJ, Jang LY, Lee JF, Chen IC, Liaw WF. Discrimination of mononuclear and dinuclear dinitrosyl iron complexes (DNICs) by S K-edge X-ray absorption spectroscopy: insight into the electronic structure and reactivity of DNICs. *Inorg Chem.* 2011;50(12):5396-5406. doi: [10.1021/ic102108b](https://doi.org/10.1021/ic102108b)
15. Tsai FT, Lee YC, Chiang MH, Liaw WF. Nitrate-to-nitrite-to-nitric oxide conversion modulated by nitrate-containing {Fe(NO)₂}₉ dinitrosyl iron complex (DNIC). *Inorg Chem.* 2013;52(1):464-473. doi: [10.1021/ic3023437](https://doi.org/10.1021/ic3023437)
16. Butler AR, Megson IL. Non-heme iron nitrosyls in biology. *Chem Rev.* 2002;102(4):1155-1166.
17. Lo FC, Li YW, Hsu IJ, Chen CH, Liaw WF. Insight into the reactivity and electronic structure of dinuclear dinitrosyl iron complexes. *Inorg Chem.* 2014;53(20):10881-10892. doi: [10.1021/ic501055w](https://doi.org/10.1021/ic501055w)
17. Harrop TC, Song D, Lippard SJ. Reactivity pathways for nitric oxide and nitrosonium with iron complexes in biologically relevant sulfur coordination spheres. *J Inorg Biochem.* 2007;101(11):1730-1738.
18. Timoshin AA, Orlova TsR, Vanin AF, Sanina NA, Ruuge EK, Aldoshin SM, Chazov EI. Dinitrozil'nye komplekсы zheleza – novyy tip gipotenzivnykh preparatov [Dinitrozyl iron complexes as a new type of antihypertensive drugs]. *Rossiyskiy khimicheskiy zhurnal.* 2007;51(1):88-92. In Russian
19. Rukovodstvo po laboratornym zhitovnym i al'ternativnym modelyam v biomeditsinskikh issledovaniyakh: ucheb. posobie [A guide to laboratory animals and alternative models in biomedical research: study guide]. Karkishchenko NN, Gracheva SV, editor. Moscow: Profil'-2S Publ.; 2010. 358 p. In Russian
20. Vanin AF. Dinitrosyl iron complexes and S-nitrosothiols are two possible forms for stabilization and transport of nitric oxide in biological systems. *Biochemistry (Moscow).* 1998;63(7):782-793. In Russian, English summary
21. Vorob'ev AV, Peretyagin SP, Razmakhov AM, Martusevich AK, Vazina IR, Kvitsinskaya NA, Luzan AS, Struchkov AA. Sposob modelirovaniya kombinirovannoy ozhogovoy travmy [The method of simulation of combined burn injury]. Patent 2408081 RF, MPK G09B 23/28. Published 27.12.2010, Byulleten' 36.
22. Eshchenko ND. Vydelenie mitokhondrial'noy i tsitoplazmatischeckoy fraktsiy tkaney dlya analiza aktivnosti fermentov [The allocation of mitochondrial and cytoplasmic fractions of tissues for analysis of enzyme activity]. In: *Metody biokhicheskikh issledovaniy* [Methods of biochemical research]. Leningrad: Izdatel'stvo Leningradskogo universiteta; 1982. p. 29-33. In Russian
23. Kochetov GA. Prakticheskoe rukovodstvo po enzimologii [A practical guide to enzymology]. Moscow: Vysshaya Shkola Publ.; 1980. 272 p. In Russian
24. Dawson JM, Heatlic PL. Lowry method of protein quantification Evidence for Photosensitivity. *Analytical Biochemistry.* 1984;140(2):391-393.
25. Solovyova AG, Zimin YuV. A New Estimation Method of Blood Metabolism Dynamics of Patients with Heat Injuries. *Modern Technologies in Medicine.* 2012;2:116-117. In Russian, English summary
26. Plakunov VK. Osnovy enzimologii [Fundamentals of Enzymology]. Moscow: Logos Publ.; 2001. 128 p. In Russian
27. Zimin YuV, Berezov TT, Syatkin SP. Nadmolekulyarnaya regulyatsiya aktivnosti nekotorykh oksidoreduktaz kletki v norme i patologii [Supramolecular regulation of the activity of some oxidoreductases in the norm and pathology]. *Voprosy meditsinskoj khimii.* 2001;47(3):247-287. In Russian

28. Butler AR, Flitney FW, Williams DL. NO, nitrosonium ions, nitroxide ions, nitrosothiols and iron-nitrosyls in biology: a chemist's perspective. *Trends Pharmacol Sci*. 1995;16(1):18-22.
29. Shumaev KB, Gubkin AA, Gubkina SA, Gudkov LL, Lakomkin VL, Topunov AF, Vanin AF, Ruuge EK. Interaction between albumin-bound dinitrosyl iron complexes and reactive oxygen species. *Biofizika*. 2007;52(3):534-538. In Russian, English summary
30. Sanina NA, Aldoshin SM. Sintez, stroenie i svoystva modeley nitrozil'nykh [2Fe-2S], [1Fe-2S] proteinov i perspektivy primeneniya ikh v biologii imeditsine [Synthesis, structure and properties of models nitrosyl [2Fe-2S], [1Fe-2S] proteins and prospects of their application in biology and medicine]. *Rossiyskiy khimicheskiy zhurnal*. 2004;48(4):12-19. In Russian
31. Shumaev KB, Gubkin AA, Serezhnikov VA, Lobysheva II, Kosmachevskaya OV, Ruuge EK, Lankin VZ, Topunov AF, Vanin AF. Interaction of reactive oxygen and nitrogen species with albumin – and hemoglobin bound dinitrosyl iron complexes. *Nitric Oxide*. 2008;18:37-46.
32. Shumaev KB, Kosmachevskaya OV, Timoshin AA, Vanin AF, Topunov AF. Globins and other nitric oxide-reactive proteins. Dinitrosyl iron complexes bound with haemoglobin as markers of oxidative stress. *Methods in Enzymology*. 2008;436:441-457. doi: [10.1016/S0076-6879\(08\)36025-X](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(08)36025-X)
33. Selivanov EA, Remizova MI, Gerbout KA, Burgova EN, Vanin AF. Effect of dinitrosyl iron complex with glutathione on hemorrhagic shock followed by saline treatment. *Medical Academic Journal*. 2012;12(2):84-89. In Russian, English summary.

Received 4 February 2015;

Revised 8 April 2015;

Accepted 15 July 2015

Author info:

Soloveva Anna G, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of Experimental Medicine, Federal State Budgetary Institution “Privolzhsky Federal Research Medical Centre” of the Ministry of Health of the Russian Federation, 18 Verkhne-Volzhsкая Naberezhnaya, Nizhny Novgorod 603155, Russian Federation. E-mail: sannag5@mail.ru

Peretyagin Sergey P, Dr. Sci. (Med.), Professor, Head of Department of Experimental Medicine, Federal State Budgetary Institution “Privolzhsky Federal Research Medical Centre” of the Ministry of Health of the Russian Federation, 18 Verkhne-Volzhsкая Naberezhnaya, Nizhny Novgorod 603155, Russian Federation. E-mail: psp_aro@mail.ru

Dudar Anna I, Student, Biological Faculty of Federal State Budgetary Educational Institution “N.I. Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod”, Department of physiology and biochemistry of humans and animals, 23 Gagarina Pr., Nizhny Novgorod 603950, Russian Federation .

E-mail: aid-queen@rambler.ru

УДК 612.112.9

doi: 10.17223/19988591/31/11

Е.С. Шилкина¹, Т.А. Замощина¹⁻²

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

²Сибирский государственный медицинский университет, г. Томск, Россия

Анализ ритмической организации функционального состояния печени интактных крыс с помощью различных модификаций программы «косинор-анализ»

Проведен сравнительный анализ результатов обработки первичных хронограмм некоторых показателей функционального состояния печени крыс с помощью трех модификаций «косинор-анализа». Исследования проведены в течение трех последовательных лет на половозрелых 288 крысах-самцах линии Вистар массой 250–350 г. Функциональное состояние печени крыс оценивали на второй неделе каждого месяца у 8 животных с 9 до 10 ч утра. В сыворотке крови определяли: активность аланин- и аспаратаминотрансфераз, уровень общих липидов и тимоловую пробу. Установлено, что не все программные продукты в одинаковой мере способны выявлять общие закономерности ритмической организации физиологических процессов в печени у интактных животных, проявляющиеся как доминирующими двенадцатимесячными гармониками, так и субдоминантными ритмами в годовой динамике изучаемых показателей. Вне зависимости от выбора программы значения уровня, амплитуд и акрофаз годовых или окологодных ритмов практически совпадали. Максимумы активности ферментов приходились на зимние месяцы, а максимумы содержания липидов и тимоловой пробы – на весенние. Проведенный анализ позволил заключить, что для биологических исследований, подобных нашим, наиболее оптимальными вариантами «косинор-анализа» являются программные продукты С.В. Нопина и соавт. и В.М. Ерошенко и соавт.

Ключевые слова: годовые ритмы; аланин- и аспаратаминотрансферазы; тимоловая проба; общие липиды крови; «косинор-анализ».

Введение

Биологические ритмы характерны для многих внутриклеточных процессов и физиологических функций. Для адаптации гомеостаза организма к окружающей среде требуется не однократная, а непрерывная перестройка интенсивности биосинтетических процессов. Постоянная сезонная изменчивость погодных-климатических условий приводит к сезонным адаптивным изменениям физиологических функций и предъявляет большие требования к системам поддержания гомеостаза [1–5]. При изучении ритмической ор-

организации физиологических процессов исследователь сталкивается с проблемой выбора инструментальных методов оценки временных рядов [6, 7]. Часто используемая для этих целей программа «косинор-анализ», впервые предложенная известным биоритмологом Ф. Халбергом [1, 8] и зарекомендовавшая себя как наиболее универсальная для биологических исследований [6], претерпела множество модификаций для облегчения работы с ней.

Цель исследования состояла в проведении сравнительного анализа результатов обработки первичных хронограмм некоторых показателей функционального состояния печени интактных животных с помощью трех доступных нам программных продуктов модифицированного «косинор-анализа» Ф. Халберга.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в течение трех последовательных лет на 288 интактных половозрелых крысах-самцах линии Вистар массой 250–350 г (к концу сезона единичные животные достигали массы 400 г), причем на каждый сезон каждого года использовалась отдельная популяция животных из питомника «Рассвет» (г. Томск). Экспериментальные животные находились в условиях вивария на стандартном рационе и режиме кормления; их содержание осуществлялось согласно соответствующим регламентам [9]. Исследования проводили в одно время суток (с 9 до 10 часов) после предварительной двухнедельной адаптации к условиям местного вивария [10–11]. Эксперименты не проводили в дни с резкими погодными колебаниями. Функциональное состояние печени крыс оценивали на второй неделе каждого месяца у 8 животных. В сыворотке крови определяли: активность аланин- (АлАТ) и аспартатаминотрансфераз (АсАТ), уровень общих липидов (ОЛ) и тимоловую пробу (ТП) общепринятыми методами с использованием стандартных наборов Biotest «Lachema» (Чехия) [12]. Измерения производили на фотометре КФК 3 УХЛ 4.2 (Россия).

Забор крови осуществляли путем декапитации животных под слабым эфирным наркозом (приказ Министерства здравоохранения № 755, приложение № 4 от 12.08.1977 г.) согласно рекомендациям [9]. Анализировалась свежая сыворотка крови (в день ее получения). Экспериментальные исследования прошли предварительную этическую экспертизу в Сибирском государственном медицинском университете (протокол № 2, октябрь 2005 г.). Статистическую обработку первичных хронограмм исследованных показателей осуществляли с помощью трех модификаций программы «косинор-анализ»: в модификации В.М. Ерошенко и А.А. Сорокина [13], в модификации И.А. Ходашинского и В.Б. Хона [14] и Cosinor-Analysis 2.4 for Excel 2000/XP с пакетом Cosinor Ellipse 2006 в модификации С.В. Нопина и Ю.В. Корягиной [15].

Результаты исследования и обсуждение

Использование генетического алгоритма модифицированного «косинор-анализа» И.А. Ходашинского и В.Б. Хона [14] позволяет быстро рассчитать статистически значимый период, исходя из которого определяются точечные акрофазы и амплитуды. С помощью этой программы нами установлено, что годовая динамика всех исследованных показателей функционального состояния печени интактных крыс изменялась ритмически (табл. 1). Определены двенадцати-, тринадцати- и шестнадцатимесячные периоды колебаний ТП, содержания в крови ОЛ и активности АсАТ, АлАТ соответственно. Следует подчеркнуть, что четкий двенадцатимесячный ритм выявлен только для годовой динамики ТП (см. табл. 1). Точечные акрофазы ритмов активности трансаминаз приходились на зимние месяцы, а содержания в крови общих липидов и тимоловой пробы – на конец весны – начало лета. Очевидным недостатком этой программы является отсутствие доверительных интервалов акрофаз и амплитуд, что значительно затрудняет в дальнейшем сравнительный анализ этих показателей в условиях воздействия на организм каких-либо экстремальных факторов или патогенных воздействий, которые неизменно ведут к нарушению амплитудно-фазовых взаимоотношений между ритмами [1].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Ритмическая организация биохимических параметров сыворотки крови крыс, рассчитанная с помощью программы «Модифицированный «косинор-анализ» И.А. Ходашинского и В.Б. Хона»
[Rhythmic organization of biochemical parameters of liver function in rats, calculated using the “Modified cosinor-analysis of IA Khodashinskiy and VB Khon”]

Показатели [Parameters]	Период (в месяцах) ($p < 0,05$) [Period (in months) ($p < 0.05$)]	Уровень (в единицах показателя) [Level (in units of the parameter)]	Амплитуда (в единицах показателя) [Amplitude (in units of the parameter)]	Акрофаза (в месяцах) [Acrophase (in months)]
АсАТ (мкКат/л) [AST (mkKat/L)]	13	0,57	0,07	2
АлАТ (мкКат/л) [ALT (mkKat/L)]	16	0,42	0,03	1
ОЛ (г/л) [TL (g/L)]	13	1,92	0,5	6
ТП (у.е.) [TP (conventional units)]	12	0,76	0,2	5

Notes to the tables: AST - alaninaminotransferase; ALT - aspartataminotransferase; TL - the total lipids; TP - thymol test.

Этот недостаток преодолевается с помощью программного продукта «Analysis 2.4 for Excel 2000/XP» с пакетом «Cosinor Ellipse 2006» [15]. Анализ той же годовой динамики биохимических показателей функционального состояния печени крыс с помощью этого пакета [15] показал наличие двух-годового периода ритма активности АлАТ и содержания ОЛ, годового периода ритмической организации активности АсАТ и ТП (табл. 2). Несмотря на то, что акрофазы оцениваемых ритмов имели широкий диапазон значений, в целом они совпадали с аналогичными показателями, выявленными с помощью пакета И.А. Ходашинского и В.Б. Хона [14] и приходились на соответствующие зимние месяцы – для ферментов и весенне-летние – для ОЛ и ТП. Большим преимуществом этого программного продукта является возможность графического представления ритма определенного периода в виде эллипса по рассчитанным амплитуде, акрофазе и мезору, что дает возможность сравнительного анализа одноименных ритмов в последующем. Кроме того, использование данной программы [15] позволяет задавать период и производить расчеты, а также автоматически выбирать гармоники с наибольшей амплитудой. Преимуществами данной программы является также универсальность использования базы данных. Однако как в этой программе, так и в модифицированном «косинор-анализе» И.А. Ходашинского и В.Б. Хона [14] не все статистически значимые ритмические процессы выявляются, так как возможна потеря части ритмов вместе с шумом. Подобная проблема разрешается при использовании следующего программного продукта.

В аналитических исследованиях, проведенных с помощью программы «косинор-анализ» в модификации В.М. Ерошенко и А.А. Сорокина [13], для годовой динамики всех показателей интактных животных установлена ритмичность, которая не ограничивалась каким-то одним периодом, как выявлено ранее, а была множественной, причем годовые ритмы выявлены для всех показателей, но при разной степени доминирования, что, как нам кажется, наилучшим образом отражает состояние процессов внешней и внутренней синхронизации ритмов в популяции животных. Так, явное доминирование годового ритма отмечено для ферментативной активности, а двухгодового – для содержания в крови ОЛ и шестимесячного – для ТП (табл. 3). Акрофазы годовых ритмов трансаминаз приходились преимущественно на ранние зимние месяцы, а ТП и ОЛ – на поздние весенние. Таким образом, полученные результаты в целом совпадали с результатами предыдущих программ. Сложность использования данного пакета связана с необходимостью создавать базу данных непосредственно в программе и отсутствием возможности работать с созданной базой с помощью других пакетов статистической обработки. Наиболее вероятные значения периода приходится подбирать с помощью спектрального анализа, для которого необходимо большое количество наблюдений, не всегда возможное при медико-биологических исследованиях.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Ритмическая организация биохимических параметров сыворотки крови крыс, рассчитанная с помощью программы «Cosinor-Analysis 2.4 for Excel 2000/XP и Cosinor Ellipse 2006 в модификации С.В. Нопина и Ю.В. Корягиной»
[Rhythmic organization of biochemical parameters of liver function in rats, calculated using the “Cosinor-Analysis 2.4 for Excel 2000/XP and Cosinor Ellipse 2006” in the modification of SV Nopin and YuV Koryagina”]

Показатели [Parameters]	Период (в месяцах) ($p < 0,05$) [Period (in months) ($p < 0.05$)]	Уровень (в единицах показателя) [Level (in units of the parameter)]	Амплитуда (в единицах показателя), среднее (минимум ÷ максимум) [Amplitude (in units of the parameter), average (min ÷ max)]	Акрофаза (в месяцах), среднее (минимум ÷ максимум) [Acrophase (in months), average (min ÷ max)]
АсАТ (мкКат/л) [AST (mkKat/L)]	12	0,60	0,06 (0,02 ÷ 0,10)	1,0 (0,1 ÷ 1,9)
АлАТ (мкКат/л) [ALT (mkKat/L)]	24	0,50	0,12 (0,10 ÷ 0,14)	21,8 (20,5 ÷ 21,9)
ОЛ (г/л) [TL (g/L)]	24	1,94	0,34 (0,15 ÷ 0,60)	3,9 (1,9 ÷ 7,5)
ТП (у.е.) [TP (conventional units)]	12	0,91	0,10 (0,00 ÷ 0,24)	4,8 (2,0 ÷ 6,7)

Однако последняя модификация дает наиболее цельную и всестороннюю картину ритмической организации функциональных показателей с выявлением доминирующих и субдоминирующих гармоник и возможностью представления полученного материала в графическом виде расчетных эллипсов.

Таким образом, несмотря на разные модификации программы «косинор-анализ», выявлены общие закономерности ритмической организации функционального состояния печени у интактных животных, проявляющиеся в разной степени выраженности двенадцатимесечными гармониками в годовой динамике изучаемых биохимических показателей. Однако не все программные продукты способны в полной мере выявлять доминирующие и субдоминантные гармоники. Вне зависимости от выбора программы значения уровня, амплитуд и акрофаз годовых или околгодовых ритмов практически не различались. Максимумы активности ферментов приходились на зимние месяцы, а максимумы содержания липидов и тимоловой пробы – на весенние. Однако в модификации И.А. Ходашинского и В.Б. Хона [14] значения уровня, амплитуды и акрофазы определяются без диапазона, два других программных пакета дают возможность восполнить этот пробел. Полученные нами данные указывают, с одной стороны, на необходимость использования разных методов статистической обработки временных рядов для повышения надежности получаемых результатов, а с другой стороны, обосновывают возможность использования оптимальной программы для реше-

ния конкретных задач с учетом особенностей и возможностей программного продукта и особенностей собственного эксперимента или клинического наблюдения. Для биологических исследований, подобных нашим, наиболее оптимальными вариантами «косинор-анализа» оказались программные продукты С.В. Нопина и соавт. и В.М. Ерошенко и соавт., хорошо дополняющие друг друга и удовлетворяющие нашим задачам.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Ритмическая организация биохимических параметров сыворотки крови крыс, рассчитанная с помощью программы «косинор-анализ» в модификации В.М. Ерошенко и А.А. Сорокина
Rhythmic organization of biochemical parameters of liver function in rats, calculated using the “cosinor-analysis” in the modification of VM Eroshenko and AA Sorokin

Показатели [Parameters]	Период (в месяцах) ($p < 0,05$) [Period (in months) ($p < 0.05$)]	Уровень (в единицах показателя) [Level (in units of the parameter)]	Амплитуда (в единицах показателя), среднее (минимум ÷ максимум) [Amplitude (in units of the parameter), average (min ÷ max)]	Акрофаза (в месяцах), среднее (минимум ÷ максимум) [Acrophase (in months), average (min ÷ max)]
АсАТ (мкКат/л) [AST (mkKat/L)]	24	0,59	0,08 (0,05 ÷ 0,12)	20,3 (18,6 ÷ 21,6)
АсАТ (мкКат/л) [AST (mkKat/L)]	12	0,60	0,12 (0,08 ÷ 0,16)	0,4 (0,1 ÷ 1,3)
АсАТ (мкКат/л) [AST (mkKat/L)]	6	0,60	0,07 (0,05 ÷ 0,09)	1,1 (0,3 ÷ 1,4)
АлАТ (мкКат/л) [ALT (mkKat/L)]	24	0,48	0,12 (0,11 ÷ 0,13)	21,2 (20,2 ÷ 22,3)
АлАТ (мкКат/л) [ALT (mkKat/L)]	12	0,51	0,13 (0,10 ÷ 0,16)	0,3 (0,1 ÷ 1,1)
АлАТ (мкКат/л) [ALT (mkKat/L)]	9	0,50	0,06 (0,02 ÷ 0,10)	0,6 (0,1 ÷ 2,4)
АлАТ (мкКат/л) [ALT (mkKat/L)]	6	0,51	0,06 (0,04 ÷ 0,08)	2,1 (1,5 ÷ 2,3)
ОЛ (г/л) [TL (g/L)]	24	1,93	0,32 (0,21 ÷ 0,42)	4,2 (2,6 ÷ 5,5)
ОЛ (г/л) [TL (g/L)]	12	1,93	0,19 (0,02 ÷ 0,36)	4,6 (2,5 ÷ 6,1)
ТП (y.e.) [TP (conventional units)]	12	0,83	0,06 (0,01 ÷ 0,11)	5,2 (2,1 ÷ 7,4)
ТП (y.e.) [TP (conventional units)]	6	0,88	0,17 (0,03 ÷ 0,32)	2,3 (2,1 ÷ 3,2)

В эксперименте и клинике широко изучена суточная ритмичность желчеобразовательной и желчевыделительной функций печени, которая определяется пищеварительными суточными ритмами и контролируется со стороны супрахиазматического ядра гипоталамуса [10, 16–18]. Что касается годовой или сезонной ритмичности, то таковые сведения более скудны и затрагивают, в основном, сезонные особенности холеретической, холекинетической и дезинтоксикационной функций без анализа их ритмичности. Так, в эксперименте на крысах показано, что желчевыделение более интенсивно протекает летом и осенью и слабее – зимой и весной. Активность микросомальных ферментов печени, характеризующих дезинтоксикационную её функцию, повышается весной, но снижается осенью [5, 10]. С учетом вышеизложенного следует, что накопление агрессивных метаболитов в печени осенью может сопровождаться более выраженным повреждением печеночных клеток в этот сезон в сравнении с другими. Очевидно, по этой причине именно в этот сезон в наших экспериментах наблюдалось максимальное повышение активности печеночных ферментов в сравнении с другими сезонами года. Наоборот, весной дезинтоксикационная функция печени возрастала, снижалось повреждающее воздействие токсичных метаболитов на клетки печени, и в этих условиях возрастала её синтетическая функция в отношении белков и липидов, что продемонстрировано в наших экспериментах.

Таким образом, полученные нами результаты достаточно хорошо согласуются с другими исследованиями, выполненными на других популяциях крыс, в других регионах и в другие годы, и, очевидно, отражают общие закономерности ритмической организации печеночных функций у лабораторных крыс. Представленный материал в совокупности позволяет предполагать, что гепатотропные повреждающие воздействия будут наиболее агрессивны для печени крыс в осенне-зимний период и менее агрессивны – в весенне-летний сезон. Полученные нами данные о ритмической организации годовой динамики ферментативной активности печеночных ферментов, уровня липидов в крови и тимоловой пробы не только существенно расширяют имеющиеся представления о временной организации физиологических процессов в печени крыс, но могут иметь прогностическое значение в отношении сезонных особенностей гепатотоксичности некоторых гепатотропных ядов, что позволит исследователям существенно оптимизировать эксперимент.

Литература

1. *Хронобиология* и хрономедицина / под ред. Ф.И. Комарова, С.И. Рапопорта. М. : Триада-Х, 2000. 460 с.
2. *Левицкий Е.Ф., Шилкина Е.С., Мустафина Л.Р.* Изменения структурного состояния печени с моделью сс14-гепатита в разные фазы околородового цикла // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2010. Т. 149, № 5. С. 581–583.

3. Глушакова Е.С., Ходашинский И.А., Хон В.Б. Модифицированный косинор-анализ для исследования динамики биохимических показателей сыворотки крови интактных животных // Биомедицинские технологии в радиоэлектронике. 2004. № 5–6. С. 62–64.
4. Левицкий Е.Ф., Глушакова Е.С. Влияние геомагнитной обстановки на функциональное состояние печени в разные фазы окологодного цикла // Вопросы курортологии, физиотерапии и лечебной физической культуры. 2005. № 4. С. 10–13.
5. Левицкий Е.Ф., Глушакова Е.С. Влияние переходных сезонов года на эффективность физиотерапевтической коррекции функционального состояния печени при токсическом гепатите в эксперименте // Вопросы курортологии, физиотерапии и лечебной физической культуры. 2005. № 2. С. 17–19.
6. Refinetti R., Cornellissen G., Halberg F. Procedures for numerical analysis of circadian rhythms // Biol. Rhythm Res. 2007. № 38(4). P. 275–325.
7. Leise T.L. Wavelet analysis of circadian and ultradian behavioral rhythms // Journal of Circadian Rhythms. 2013. 11(5). doi: <http://dx.doi.org/10.1186/1740-3391-11-5>.
8. Хронобиология и хрономедицина: Руководство / под ред. Ф. И. Комарова. М. : Медицина, 1989. 400 с.
9. РФ ГОСТ Р-53434-2009 Принципы надлежащей лабораторной практики. М. : Стандартинформ, 2010. 16 с.
10. Романов Ю.А., Маргина В.В. О взаимосвязи пространственных и временных изменений метаболических процессов печени // Хронобиология и хрономедицина: тез. докл. 4-го симпози. СССР и ГДР. Астрахань, 1988. С. 14.
11. Замощина Т.А., Мелешко М.В., Логвинов С.В., Новицкая Л.Н., Матвеевко А.В. Деструкция супрахиазматических ядер переднего гипоталамуса и циркадные ритмы локомоторной активности, температуры тела и почечной экскреции натрия, калия, кальция и лития у крыс в период летнего солнцестояния // Бюллетень Сибирской медицины. 2011. № 5. С. 50–56.
12. Камышиников В.С. Клинико-биохимическая лабораторная диагностика: справочник : в 2 т. М. : Интерпрессервис, 2003. 463 с.
13. Ерошенко В.М., Сорокин А.А. Пакет прикладных программ косинор-анализ и методические указания по его использованию // Алгоритмы и программы. Информатизационный бюллетень ГФАП СССР. 1980. № 70. 38 с.
14. Ходашинский И.А., Хон В.Б. Свидетельство об отраслевой регистрации разработки «Модифицированный косинор-анализ» № 3748 от 26.08.2004.
15. Нопин С.В., Корягина Ю.В. Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ «Cosinor Ellipse 2006» № 2006611345 от 20.04.2006.
16. Саратиков А.С., Скакун Н.П. Желчеобразование и желчегонные средства. Томск : Изд-во ТГУ, 1991. 260 с.
17. Поддубная О.А., Левицкий Е.Ф., Замощина Т.А. Хронобиологические особенности функционирования гепатобилиарной системы при хроническом холецистите с дисфункцией желчного пузыря // Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология. 2014. Т. 108, № 8. С. 71–77.
18. Asher G., Reinke H., Altmeyer M., Gutierrez-Arcelus M., Hottiger M., Schibler U. Poly(ADP-Ribose)polymerase₁ participates in the phase entrainment of circadian clocks to feeding // Cell. 2010. Vol. 142. September 17. P. 943–953.

Поступила 14.01.2015 г.; повторно 16.04.2015 г.; принята 15.07.2015 г.

Авторский коллектив:

Шилкина Елена Сергеевна – канд. биол. наук, докторант кафедры физиологии человека и животных Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: glualena@yandex.ru

Замощина Татьяна Алексеевна – д-р биол. наук, профессор кафедры физиологии человека и животных Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия); профессор кафедры фармацевтической технологии и биотехнологии Сибирского государственного медицинского университета (г. Томск, Россия).
E-mail: beladona2015@yandex.ru

Shilkina ES, Zamoshchina TA. Analysis of rhythmic organization of the liver functional state in intact rats using various modifications of the programme “cosinor-analysis”. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):146-156. doi: 10.17223/19988591/31/11. In Russian, English summary

Elena S. Shilkina¹, Tat'yana A. Zamoshchina^{1,2}

¹ Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

² Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation

Analysis of rhythmic organization of the liver functional state in intact rats using various modifications of the programme “cosinor-analysis”

In the study of rhythmic organization of physiological processes we faced a choice of instrumental methods for assessing time series. “Cosinor analysis” (F. Halberg) programme, frequently used for this purpose, has undergone many modifications. In this paper, we demonstrate a comparative analysis of the results of processing the primary chronograms of some parameters of the liver functional state with the help of three authors of the available software products, i.e. modified “cosinor analysis”. We studied 288 male rats Wistar weighing 250-350 g for three consecutive years. The functional states of the liver were evaluated once a day at 9 to 10 h for the second week of each month in 8 animals. In blood serum, we determined the activity of alanine and aspartate aminotransferase, the level of total lipids and thymol. We performed statistical processing of primary chronograms using three versions of “cosinor-analysis”: a modification by VM Eroshenko and AA Sorokin, a modification by IA Khodashinskiy and VB Khon and a modification by SV Nopin and YuV Koryagina. We established that not all products are able to fully reveal the general laws of the rhythmic organization of physiological processes in the liver of intact animals, manifested both as dominant twelve harmonics and subdominant rhythms in the annual dynamics of the studied parameters. Regardless of the choice of the programme, the values of the level, amplitude and acrophase of annual or circumannual rhythms did not differ. The peak of enzyme activity occurs during winter months, and the maximum content of lipids and thymol - in spring. According to our analysis, for biological studies, like ours, the best options of “cosinor analysis” are VM Eroshenko et al.’s and SV Nopin et al.’s software which complement each other well and meet our objectives.

The article contains 3 Tables, 18 References.

Key words: annual rhythms; alanine and aspartate aminotransferase; thymol; total lipids blood; cosinor-analysis.

References

1. Khronobiologiya i khronomeditsina [Chronobiology and chronomedicine]. Komarova FI, Rapoport SI, editors. Moscow: Triada-Kh Publ.; 2000. 460 p. In Russian
2. Levitskii EF, Shilkina ES, Mustafina LR. Experimental biology: changes in liver structure in experimental ccl 4-induced hepatitis during different phases of circumannual cycle. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 2010;149(5):581-583. In Russian

3. Glushakova ES, Khodashinskiy IA, Khon VB. Modifitsirovanny kosinor-analiz dlya issledovaniya dinamiki biokhimicheskikh pokazateley syvorotki krovi intaktnykh zhiivotnykh [Modified cosinor-analysis to study the dynamics of blood serum biochemical parameters of intact animals]. *Biomeditsinskie tekhnologii v radioelektronike*. 2004;5-6:62-64. In Russian
4. Levitskiy EF, Glushakova ES. Geomagnetic effects on hepatic function in different phases of annual cycle. *Voprosy kurortologii, fizioterapii i lechebnoy fizicheskoy kul'tury*. 2005;4:10-13. In Russian
5. Levitskiy EF, Glushakova ES Impact of seasons on efficacy of physiotherapeutic correction of hepatic function in toxic hepatitis in experiment. *Issues of balneology, physiotherapy and therapeutical physical training*. 2005;2:17-19. In Russian
6. Refinetti R, Cornelissen G, Halberg F. Procedures for numerical analysis of circadian rhythms. *Biol. Rhythm Res*. 2007;38(4):275-325.
7. Leise TL. Wavelet analysis of circadian and ultradian behavioral rhythms. *Journal of Circadian Rhythms*. 2013;11:5. doi: <http://dx.doi.org/10.1186/1740-3391-11-5>.
8. Khronobiologiya i khronomeditsina [Chronobiology and chronomedicine]. Komarov FI, editor . Moscow: Medicine Publ.; 1989. 400 p. In Russian
9. RF GOST R-53434-2009. Principles of good laboratory practice Moscow.: Standartinform; 2010. 16 p. In Russian
10. Romanov YuA, Margina VV. O vzaimosvyazi prostranstvennykh i vremennykh izmeneniy metabolicheskikh protsessov pecheni [On the relationship between spatial and temporal changes in the liver metabolic processes]. In: *Khronobiologiya i khronomeditsina: tezisi dokladov 4-go simpoziuma* [Chronobiology and chronomedicine. Proc. of the 4th symposium of the USSR & GDR]. Astrakhan, 1988. pp. 14. In Russian
11. Zamoshchina TA, Meleshko MV, Logvinov SV, Matveyenko AV, Novitskaya LN, Ivanova YeV. The suprachiasmatic nucleus of the forward hypothalamus destruction and circadian rhythms of moving activity, body temperature and renal excretion of Na⁺, Ca²⁺, K⁺, Li⁺ in rats in summer. *Byulleten' Sibirskoy meditsiny*. 2011;10(5):50-56. In Russian
11. Kamyshnikov VS. Kliniko-biokhimicheskaya laboratornaya diagnostika: spravochnik [Clinical and biochemical laboratory diagnostics: reference book]. Vol. 2. Moscow: Interpressservis Publ.; 2003. 463 p. In Russian
12. Eroshenko VM, Sorokin AA. Paket prikladnykh programm kosinor-analiz i metodicheskie ukazaniya po ego ispol'zovaniyu [Package of applied cosinor-analysis programmes and guidance how to use it]. In: *Algoritmy i programmy. Informatizatsionny byulleten' GFAP SSSR* [Algorithms and programmes. Informatization newsletter of USSR SFAP]. 1980;70:38. In Russian
13. Khodashinskiy IA, Khon VB. Svidetel'stvo ob otraslevoy registratsii razrabotki "Modifitsirovanny kosinor-analiz" № 3748 ot 26.08.2004 [Certificate of branch registration of the development "Modified cosinor-analysis" № 3748 as of 26.08.2004]. In Russian
14. Nopin SV, Koryagina YuV. Svidetel'stvo ob ofitsial'noy registratsii programmy dlya EVM "Cosinor Ellipse 2006" № 2006611345 ot 20.04.2006. [Certificate of official registration of the programme for ECM "Cosinor Ellipse 2006" № 2006611345 as of 20.04.2006]. In Russian
15. Saratikov AS, Skakun NP. Zhelcheobrazovanie i zhelchegonnye sredstva [Choleopoiesis and cholagogues]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1991. 260 p. In Russian
16. Poddubnaya OA, Levitskiy EF, Zamoshchina TA. The chronobiological peculiarities of function of hepatobiliary system in chronic cholecystitis with dysfunction of gallbladder. *Eksperimental'naya i klinicheskaya gastroenterologiya – Experimental and clinical gastroenterology*. 2014;108(8):71-77. In Russian

17. Asher G, Reinke H, Altmeyer M, Gutierrez-Arcelus M, Hottiger M, Schibler U. Poly(ADP-Ribose)polymerase₁ participates in the phase entrainment of circadian clocks to feeding. *Cell*. 2010 Sep 17;142(6):943-953. doi: [10.1016/j.cell.2010.08.016](https://doi.org/10.1016/j.cell.2010.08.016).

Received 14 January 2015;

Revised 16 April 2015;

Accepted 15 July 2015

Author info:

Shilkina Elena S, Cand. Sci. (Biol.), Doctoral Student, Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: glualena@yandex.ru

Zamoshchina Tat'yana A, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation; Department of Pharmaceutical Technology and Biotechnology, Siberian State Medical University, 2 Moskovsky Trakt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: beladona2015@yandex.ru

ЭКОЛОГИЯ

УДК 551.510+556+631.46
doi: 10.17223/19988591/31/12

Е.В. Порохина, Л.И. Инишева, В.А. Дырин

Томский государственный педагогический университет, г. Томск, Россия

Биологическая активность и сезонные изменения CO_2 и CH_4 в торфяных залежах эвтрофного болота

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки
(госзадание ТГПУ № 174).

Формирование газового режима и высвобождение углерода в виде CO_2 и CH_4 определяют активность биохимических процессов, протекающих в торфяных залежах. Изучены биохимическая активность и сезонная динамика CO_2 и CH_4 в торфяных залежах эвтрофного болота Таган. Установлено, что среди исследуемых групп микроорганизмов естественной и антропогенной торфяной залежи преобладают амилотические микроорганизмы. Содержание аммонификаторов с глубиной увеличивается во втором метре залежи. Актиномицетный мицелий наблюдался как в аэробной, так и в анаэробной части торфяных залежей, в то время как грибной мицелий – только до глубины 2 м. Выявлены высокие показатели каталазы и полифенолоксидазы в естественной торфяной залежи, а пероксидазы – в антропогенной залежи. Обнаружено, что при состоянии полного затопления в торфяных залежах формируется микро мозаичная анаэробно-аэробная среда, содержащая газовую фазу, в том числе кислород. Показано, что накопление CO_2 и CH_4 в торфяной залежи происходит на глубине 1–3 м. Максимальная концентрация CH_4 в торфяной залежи отмечается в мае и сентябре, CO_2 – в верхнем слое (0–25 см) в мае. Биохимические процессы активно проходят как в аэробной, так и анаэробной части торфяной залежи. Динамика биохимических процессов зависит от погодных условий года и месяцев вегетационного периода.

Ключевые слова: эвтрофное болото; ферменты; микроорганизмы; динамика; газовый режим.

Введение

За последние 17–18 тыс. лет атмосфера аккумулировала не менее 170 млрд тонн углерода (С), и средняя скорость аккумуляции составляла 20–30 млн тонн С/год. Пул органического углерода увеличился с 625 млрд тонн (Гт) углерода (существовавший 18 000 лет назад) до 2 100 Гт углерода в настоящее время [1]. Оценка пулов и потоков углерода как между составляющими биогеоценоз компонентами, так и с внешней средой является в настоящее время первоочередной задачей экологии, без решения которой

нельзя оценить как современную биосферную роль экосистем, так и их динамику в будущем. В увеличении почвенного пула углерода, несомненно, оказалась велика роль развития болот и накопления в них торфа. Каждый пятый гектар площади России занят болотами, а по запасам торфа Россия занимает первое место в мире. Ценность подобных экосистем будет в дальнейшем возрастать. Формирование газового режима и высвобождение углерода в виде CO_2 и CH_4 определяет интенсивность биохимических процессов, протекающих в торфяных залежах. Вместе с тем количественные аспекты биологического режима в торфяных залежах остаются малоизученными, несмотря на большое значение болот в проблеме круговорота углерода в биосфере. Поэтому целью исследования являлось изучение динамики биологической активности и газового режима на примере эвтрофного болота Таган в погодных условиях 2008–2013 гг.

Материалы и методики исследования

Эвтрофное болото Таган площадью 4 068 га располагается по болотному районированию в пределах Северобарабинского округа подтаежных эвтрофных осоково-гипновых болот [2]. На данной территории процесс заболачивания протекает менее интенсивно, по сравнению с таежной зоной [3]. В настоящее время растительность торфяного болота переживает в основном эвтрофную фазу развития и представлена древесно-осоковым, осоковым, осоково-сфагновым и травяно-кустарничковыми фитоценозами. На этой территории отмечается активный линейный прирост торфяных отложений со средней скоростью 1,1 мм/год, что обусловлено высокой биологической продуктивностью, характерной для болотных комплексов травяно-гипнового типа. Болото расположено в древней ложбине стока р. Томи. Подстилающими породами служат пески, супеси и суглинки. На болоте для исследования выделено три пункта наблюдений.

Пункт 1 (п. 1) представляет собой естественный участок ($56^{\circ}21' \text{СШ}$, $84^{\circ}47' \text{ВД}$). Древесный ярус представлен берёзой, редкими угнетёнными соснами, в травянистом ярусе преобладают осоки, папоротники, крапива. Мощность торфяной залежи (ТЗ), подстилаемой заиленными песками, составляет 3 м, возраст – 3445 ± 50 лет (СОАН-7645). Торфяная залежь сложена травяным и древесно-травяным торфом со степенью разложения от 25 (с поверхности) до 55% на глубине 3 м. Зольность варьирует от 6,63 до 17,24%, $\text{pH}_{\text{сол}}$ изменяется в пределах 5,6–6,1 (табл. 1).

Пункт 2 (п. 2) расположен на расстоянии 75–100 м от п. 1 ($56^{\circ}21' \text{СШ}$, $84^{\circ}48' \text{ВД}$) и представляет собой участок агролесомелиорации, проведенной в 70-х гг. под сосновые посадки. Растительность аналогична п. 1. Вдоль исследуемого участка проведены борозды глубиной 0,5 м и расстоянием между бороздами 2–3–4 м. Мощность ТЗ на этом пункте также составляет около 3 м, возраст – 3465 ± 140 лет (СОАН-7646). Торфа, слагающие торфяную за-

лежь, хорошо разложившиеся (30–50%), имеют слабокислую и нейтральную реакцию среды (pH_{сол} = 5,7–6,6). В отличие от залежи п. 1 гипновый мох присутствует здесь на глубине 2–3 м (в п. 1 вахта в составе торфа обнаруживается в верхнем слое 0–1 м).

Пункт 3 (п. 3) является естественным участком (56°14' СШ, 84°30' ВД) и генетическим центром болота Таган (возраст – 4035±50 лет, СОАН-7644). В древесном ярусе преобладают лиственница, сосна, наземный ярус представлен в основном осокой на кочках. Торфяная залежь до 3 м сложена вахтовым, древесно-травяным, травяным, осоковым и древесным торфом. За торфом следует сапрпель, который залегает с 320 до 375 см. Торфа п. 3 отличаются более высокими показателями степени разложения (35–55%), зольности (9,74–30,25%) и нейтральной реакцией среды (pH_{сол} = 6,4–6,9) [4].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Характеристика общетехнических свойств торфов в торфяных залежах
[Characteristic of peat properties in peat deposits]

Глубина, м [Depth, m]	Виды торфа [Types of peat]	R, %	A, % [Ash content, %]	pH сол [pH]
Пункт 1 [point 1]				
0–1	Травяной, травяно-гипновый [grass, grass-hynum]	25–35	$\frac{6,63-11,17}{9,59}$	$\frac{5,5-5,6}{5,78}$
1–2	Травяной, древесно- травяной, осоковый [grass, woody-grass, sedge]	30–40	$\frac{10,32-12,09}{11,06}$	$\frac{5,6-6,0}{5,8}$
2–3	Древесный, травяной, древесно-травяной [woody, grass, woody-grass]	40–55	$\frac{8,89-17,24}{11,78}$	$\frac{6,1-6,2}{6,1}$
Пункт 2 [point 2]				
0–1	Древесный, травяной, древесно-травяной [woody, grass, woody-grass]	30–35	$\frac{5,10-14,40}{10,45}$	$\frac{5,7-6,2}{5,9}$
1–2	Древесно-травяной древесный [woody- grass, woody]	35–50	$\frac{8,50-14,10}{10,52}$	$\frac{5,8-6,6}{6,1}$
2–3	Гипново-осоковый [hynum-sedge]	45	$\frac{9,18-11,32}{10,25}$	$\frac{5,9-6,0}{5,9}$
Пункт 3 [point 3]				
0–1	Вахтовый [buckbean]	35–45	$\frac{9,74-29,53}{16,55}$	$\frac{6,4-6,5}{6,4}$
1–2	Древесно-травяной, вахтовый, травяной [wood-grass, buckbean, grass]	35–40	$\frac{10,82-15,29}{13,41}$	$\frac{6,4-6,5}{6,5}$
2–3	Травяной, осоковый, древесный [grass, sedge, wood]	35–55	$\frac{13,58-30,25}{22,39}$	$\frac{6,5-6,9}{6,7}$

Примечание. Числитель – экстремальные значения; знаменатель – среднее значение; R – степень разложения; A – зольность.

[Note. Numerator shows extreme values; denominator is the mean value; R - Degree of peat decomposition (%); A - Ash content (%)].

В период с мая по сентябрь проводились наблюдения за уровнем болотных вод (УБВ) [5, 6] и температурой. Температурный режим изучали с помощью стационарных датчиков «Термохрон» (цифровые логгеры температуры DS1922L фирмы MAXIM с разрешением 0,0625 и точностью 0,5°C). Заложены штанги с камерами для определения газового режима «реергс»-методом [7]. Анализ газового состава проводился на газовом хроматографе «Кристалл-5000.1» по ГОСТ 23781–87. Датирование торфяных залежей выполнено на радиоуглеродной установке «QUANTULUS-1220» в Институте геологии СО РАН (г. Новосибирск). Общую численность и биомассу микроорганизмов определяли прямым методом с использованием люминесцентной микроскопии [8].

Численность аммонификаторов и амилолитиков изучали классическими методами, путем высева почвенных суспензий на диагностические среды: мясо-пептонный агар (МПА) и крахмало-аммиачный агар (КАА) в трех повторностях [8]. Активность каталазы, полифенолоксидазы и пероксидазы (ПФО и ПД) определяли по стандартным методикам [9, 10]. Каталазную активность выражали в мл O_2 за 2 мин на 1 г сухого торфа (далее по тексту – ед.), активность ПФО и ПД – в мг 1,4-бензохинона за 30 мин на 1 г сухого торфа (далее – ед.). Все лабораторные исследования проводились в Испытательной лаборатории ТГПУ (№ РОСС RU.0001.516054). Статистическая обработка результатов анализов и построение графиков выполнены в пакете Microsoft Office Excel. Данные на графиках представлены в виде средних арифметических с доверительным интервалом 0,95.

Результаты исследования и обсуждение

Комплексным показателем погодных условий является гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК). По значениям ГТК наиболее близки к среднесулетнему вегетационные периоды 2009 и 2011 гг., более сухие – 2008, 2010, 2012 и 2013 гг. (табл. 2).

Но и по отдельным месяцам соотношение тепла и влаги распределялось неравномерно. Так, в 2011 г. средний за вегетационный период показатель ГТК сформировался за счет очень влажного и холодного июля, остальные месяцы были достаточно сухими. Особо контрастными погодными условиями характеризовались 2008, 2011 и 2013 гг.

В данных погодных условиях формировался биохимический режим эвтрофного болота. Ранее проведенными исследованиями показано, что торфяные залежи существенно различаются по условиям торфогенеза. Наибольшее влияние погодные условия оказывают на верхний метровый слой ТЗ. Ниже по профилю изменения температуры воздуха не влияют, и температура ТЗ практически постоянна (рис. 1).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Гидротермический коэффициент за вегетационные
периоды 2008–2013 гг., ГМС Томск**
[Hydrothermal coefficient during vegetative periods of 2008-2013]

Годы [Years]	Месяцы [Month]					Май–сентябрь [May–September]
	май [May]	июнь [June]	июль [July]	август [August]	сентябрь [September]	
ГТК по Селянинову [Hydrothermal coefficient according to Selyaninov]						
2008	2,9	1,2	0,3	0,9	1,0	1,3
2009	1,3	1,5	1,8	1,3	0,8	1,5
2010	0,9	0,7	1,0	0,7	0,5	0,8
2011	0,8	0,9	3,6	0,2	0,4	1,4
2012	1,1	0,5	0,4	1,6	1,8	1,1
2013	0,2	1,1	0,2	1,5	1,3	0,9
Среднеголетний ГТК [Long-time average hydrothermal coefficient]	0,8	1,7	1,8	1,6	1,5	1,5

Нижний метровый слой трехметровой ТЗ прошел стадию торфогенеза много раньше, и на этой глубине преобладает процесс полимеризации. Выше к поверхности превращение органических остатков находится в промежуточной стадии между ниже и выше находящимися горизонтами. Верхний метровый слой только подступает к стадии гумификации. Таким образом, для последующего анализа ТЗ поделена нами на три метровых слоя.

Следует отметить, что существенный фактор – антропогенный, который оказывает влияние на протекающие процессы. На рис. 1 хорошо заметно отличие температурного режима в течение года в естественной ТЗ (п. 1) и подверженной агролесомелиорации ТЗ (п. 2), несмотря на практически аналогичный ботанический состав ТЗ. Так, процесс оттаивания раньше начался в п. 2 и с недельным отставанием начинался процесс оттаивания в ТЗ п. 1. Далее в течение вегетационного периода отмечался более контрастный температурный режим в ТЗ п. 2. Изменения температуры воздуха в летний период сказывались до глубины 40 см. В глубже расположенных слоях ТЗ температурные кривые имели более сглаженный вид. Среднеголетние УБВ в п. 2 на протяжении всех вегетационных периодов ниже УБВ в п. 1 и 3 на 20–40 см (рис. 2).

Наибольший интервал колебаний УБВ составил 55 см на п. 1, 70 см на п. 2 и 44 см на п. 3. На протяжении вегетационного периода отмечался весенний подъем УБВ к поверхности, с середины июня происходило постепенное снижение УБВ, и в сентябре – их подъем до 10–30 см от поверхности в зависимости от погодных условий года.

Рассмотрим численность эколого-трофических групп аэробных микроорганизмов (аммонификаторов и амилолитиков), а также показатели ферментативной активности (табл. 3). В ТЗ эвтрофного типа процесс аммони-

фикации выражен хорошо, что подтверждается пулом аммонифицирующих микроорганизмов. Пункты 1 и 2 близки по содержанию аммонификаторов, в то время как в ТЗ п. 3 в первом метре от поверхности минимальные показатели численности аммонификаторов (0,26 млн КОЕ/ г с.т. существенно ниже, чем в п. 1 и 2, но средние показатели приближались к значениям аммонификаторов в верхнем метровом слое ТЗ п. 1.

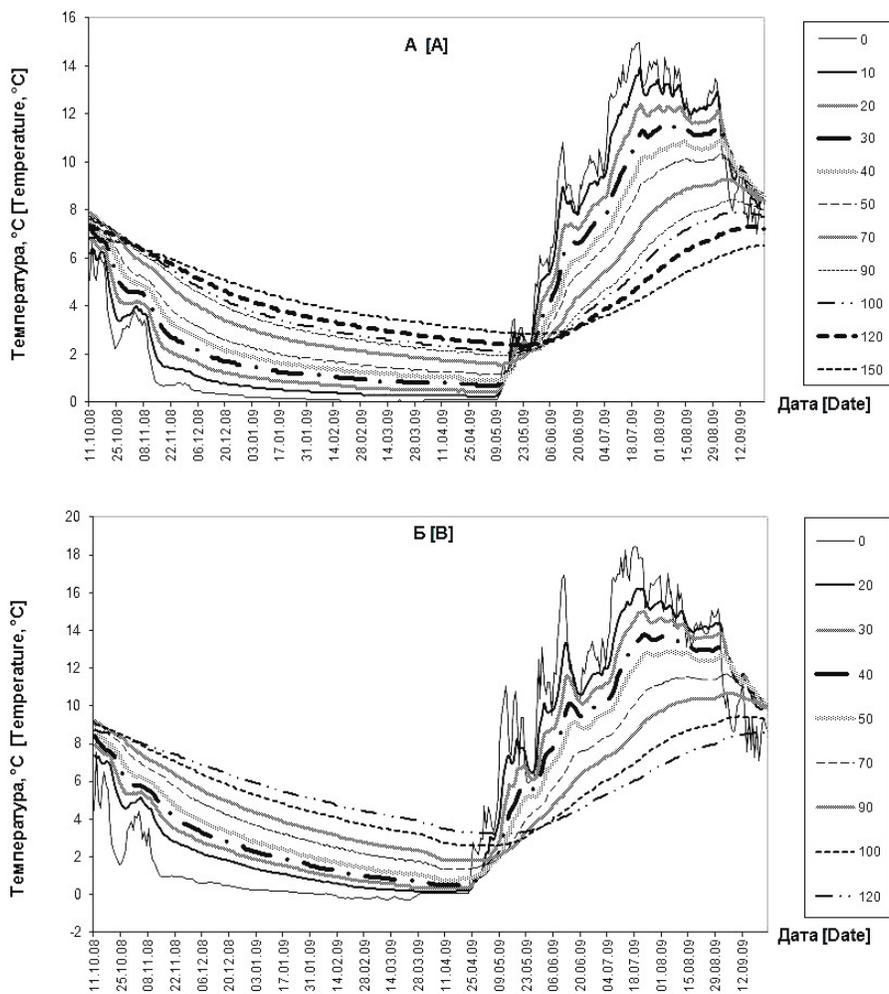


Рис. 1. Годовое изменение температуры в торфяной залежи п. 1 (А) и п. 2 (Б), Линия «0» – температура воздуха на высоте 2 м. Тип линии означает температуру торфяной залежи на соответствующей глубине [Fig. 1. Dynamics of temperature in peat deposits for vegetation period, point 1 (A) and point 2 (B), 0 line - air temperature at 2 m]

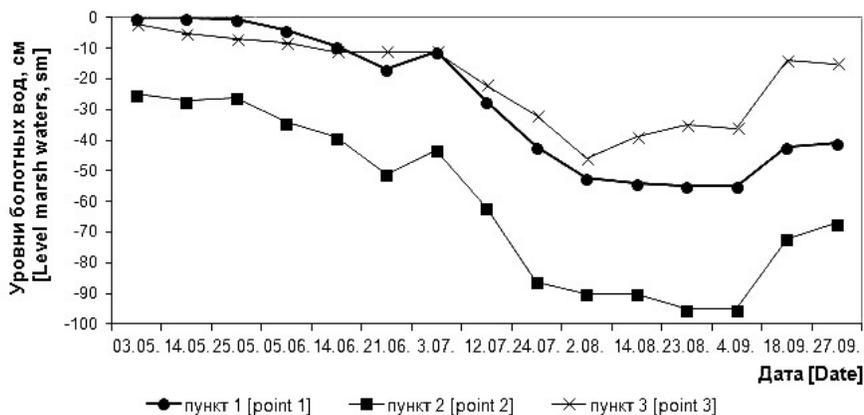


Рис. 2. Среднеголетняя динамика уровней болотных вод (УБВ) на пунктах наблюдений (пункты 1–3) за период май–сентябрь 2009–2013 гг.

[Fig. 2. Long-time average dynamics of level marsh waters (LMW) at observation points (points 1-3), May-September 2009-2013]

Глубже по профилю ТЗ (второй и третий метр) отмечалось увеличение численности аммонификаторов по экстремальным показателям в п. 1 и 3, а в ТЗ п. 2 их содержание практически оставалось в прежних значениях. В целом можно отметить общую закономерность, что количество аммонифицирующих микроорганизмов увеличивается во втором метре ТЗ, а глубже их численность снижается. Проведенный корреляционный анализ между численностью аммонификаторов и внешними факторами (температура, газовый режим) показал высокие коэффициенты корреляции (0,6–0,9) между численностью аммонификаторов на разных глубинах торфяной залежи и ее отсутствие с другими параметрами.

Значительно больше в ТЗ исследуемых пунктов микроорганизмов, усваивающих минеральный азот (микроорганизмы на КАА). Эти микроорганизмы отличались и экстремальными значениями и повышенными средними по сравнению с аммонификаторами. Как и аммонификаторы, амилаolitikи показывают корреляционную связь (выше 0,5) по взаимозависимости между слоями торфяной залежи, а также коррелируют с содержанием аммонификаторов. Аналогично поведению аммонификаторов выделяется второй метровый слой ТЗ по содержанию амилаolitikов. Однако в ТЗ п. 2 эта закономерность нарушается: слои 0–1, 1–2 и 2–3 м характеризуются соответственно следующими средними значениями содержания амилаolitikов: $116,49 \pm 1,44$, $148,81 \pm 3,57$ и $198,54 \pm 2,21$ млн КОЕ/г с.т. Таким образом, полученные результаты подтверждают существование одинаковых условий торфообразования в трех пунктах торфяного болота, имеющего в целом обширную площадь.

Обратимся к ферментативной активности. Одним из наиболее широко распространенных ферментов является каталаза, участвующая в процессах дыхательного обмена.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Экстремальные и средние показатели биологической активности
в торфяных залежах за вегетационные периоды 2009–2013 гг.**
[Extreme and average indicators of biological activity in peat
deposits during the vegetative periods of 2009-2013]

Глубина, м [Depth, m]	Численность аммонификаторов [Number of ammonifiers]	Численность амилוליтиков [Number of amylolyticus]	Активность каталазы [Catalase activity], мл O ₂ /г за 2 мин [ml O ₂ /g/2 min]	Активность полифенолоксидазы [Polyphenoloxidase activity]	Активность пероксидазы [Peroxidase activity]
	млн КОЕ/ г с.т. [mln CFU/ g d.p]			мг 1,4-бензохинона/г за 30 мин [mg of 1,4-benzoquinone/g/ 30 min]	
Пункт 1 [point 1]					
0–1	<u>0,80–137,30</u> 55,03±1,66	<u>1,58–777,50</u> 87,92±1,51	<u>0,95–12,33</u> 5,86±0,37	<u>0,00–23,40</u> 1,90±0,24	<u>0,00–72,71</u> 30,57±0,72
1–2	<u>4,90–642,20</u> 154,33±4,74	<u>0,32–1000,80</u> 171,18±3,63	<u>1,13–10,63</u> 5,88±0,38	<u>0,00–11,21</u> 1,39±0,17	<u>5,74–93,86</u> 34,44±0,87
2–3	<u>6,11–364,21</u> 75,39±1,73	<u>14,30–593,28</u> 116,35±1,86	<u>0,00–9,09</u> 4,84±0,28	<u>0,00–14,33</u> 1,94±0,18	<u>0,00–88,22</u> 31,46±0,88
Пункт 2 [point 2]					
0–1	<u>2,70–318,42</u> 74,28±2,71	<u>0,32–882,5</u> 116,49±1,44	<u>0,76–9,83</u> 6,72±0,35	<u>0,24–7,48</u> 1,77±0,11	<u>9,64–74,69</u> 33,84±0,60
1–2	<u>1,90–308,46</u> 123,41±5,11	<u>0,06–497,10</u> 148,81±3,57	<u>0,00–8,17</u> 5,50±0,36	<u>0,12–4,75</u> 1,21±0,14	<u>12,26–97,27</u> 38,58±0,68
2–3	<u>1,17–321,2</u> 104,73±1,00	<u>2,51–1136,50</u> 198,54±2,21	<u>0,00–7,04</u> 5,47±0,33	<u>0,00–5,71</u> 1,94±0,12	<u>15,94–109,06</u> 45,17±1,04
Пункт 3 [point 3]					
0–1	<u>0,26–228,20</u> 53,31*	<u>0,50–760,10</u> 129,58*	<u>2,99–19,17</u> 10,47±1,28	<u>0,05–4,11</u> 1,83±0,06	<u>8,68–72,23</u> 38,96±0,81
1–2	<u>0,17–444,99</u> 97,58*	<u>0,80–1004,00</u> 254,78*	<u>0,00–16,07</u> 7,84±0,55	<u>0,19–10,44</u> 1,83±0,11	<u>7,60–103,60</u> 43,17±0,86
2–3	<u>0,26–188,29</u> 68,92*	<u>6,48–333,80</u> 145,22*	<u>0,00–12,30</u> 5,20±0,28	<u>0,11–7,38</u> 1,47±0,07	<u>6,37–65,41</u> 33,02±0,52

Примечание. С.т. – сухой торф; числитель – экстремальные значения за несколько лет; знаменатель – среднее значение за вегетационные периоды 2009–2013 гг. ± доверительный интервал; * – данные приведены без повторностей.

[Note. d.p. - dry peat; the numerator shows extreme values for several years; the denominator is the mean value during the vegetative periods of 2009-2013 ± confidence interval; * - data are given without replications].

Каталаза расщепляет ядовитую для живых организмов перекись водорода, образуящуюся при разложении высокомолекулярного органического

го вещества, и одновременно высвобождает кислород, который принимает участие в дальнейшем окислении органических соединений [11]. За годы исследований активность каталазы равномерно распределялась по профилю ТЗ, характеризуя наличие окислительных условий во всем профиле ТЗ п. 1–3. В исследуемых ТЗ преобладает каталаза биогенного происхождения. Более широкими экстремальными и средними значениями по активности каталазы выделялся п. 3, в ТЗ которого в слое 0–2 м активность каталазы в 2 раза выше, чем в ТЗ п. 1 и 2, что свидетельствует о более благоприятных окислительных условиях.

Изучению активности ферментов полифенолоксидазы (ПФО) и пероксидазы (ПД), в отличие от каталазы, в литературе уделялось значительно меньше внимания [12–15]. Согласно полученным нами данным самой высокой активностью ПФО как по экстремальным, так и по средним значениям характеризовалась ТЗ п. 1. При этом активность фермента одинаково высокая как в верхнем метровом слое, так и в слое 2–3 м (см. табл. 3). В ТЗ п. 3 высокие показатели ПФО активности наблюдались в верхнем слое 0–2 м. В ТЗ п. 2 по средним значениям активность ПФО достигала максимума в нижнем слое (2–3 м), в то время как в слое 1–2 м она была ниже в 1,6 раз.

Рассматривая активность ПД в ТЗ, можно отметить ее повышенную активность в ТЗ п. 2 (вариант с агролесомелиорацией), о чем свидетельствуют как экстремальные, так и средние значения фермента. При этом с глубиной активность ПД увеличивалась в 1,4 раза. Аналогичную закономерность увеличения активности ПД с глубиной отмечали ранее как на естественном участке эвтрофного болота Таган [16], так и на выработанном участке этого же болота [12]. В то же время в ТЗ п. 1 и 3 наблюдалась самая высокая активность ПД в среднем слое ТЗ (1–2 м). Интересно отметить, что такая же закономерность отмечалась в ТЗ п. 1 и 3 и в отношении содержания амилолитиков (см. табл. 3).

Однако более представительными в разрешении вопроса о состоянии микроорганизмов в ТЗ являются показатели активности микробиологических процессов. Поэтому нами проведены исследования бактериальных сообществ в ТЗ п. 1 и 2 люминесцентно-микроскопическим методом, который позволяет выявить как активный компонент микромицетного комплекса – мицелий, так и неактивный компонент – споры (табл. 4).

Бактерии по средним показателям преобладали в верхнем слое ТЗ п. 1 и 2. На глубине 1–2 м ТЗ происходило снижение их количества в 2 раза и почти в 5–7 раз – в нижнем слое (2–3 м) по сравнению с верхним слоем (0–1 м) ТЗ. Аналогичная закономерность отмечалась и по плотности грибных спор (средние данные). Активный компонент микромицетного комплекса – грибной мицелий – приурочен к верхним слоям, учитывая, что грибы являются строго аэробными организмами и только немногие виды могут развиваться на больших глубинах. Однако и в слое 1–2 м наблюдалась их активность, в то время как в слое 2–3 м грибной мицелий отсутствовал. Наибольшей

длиной грибного мицелия характеризовался верхний слой 0–1 м ТЗ п. 2 (вариант с агролесомелиорацией). В отличие от грибного мицелия актиномицетный мицелий в ТЗ п. 1 и 2 отмечался как в аэробных, так и в анаэробных слоях, снижаясь с глубиной.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Средние показатели микробной биомассы в торфяных залежах
за вегетационные периоды 2012–2013 гг.**

[Mean values of microbial biomass in peat deposits during the vegetative periods of 2012–2013]

Глубина, м [Depth, m]	Численность бактерий, млрд клеток /г [Number of bacteria, billion cells/g]	Длина мицелия [Mycelium length]		Количество спор микро- мицетов, млн спор/г [Number of micromycetes spores, mln/g]
		актиномицетов, м/г [actinomycetes, m/g]	микроммицетов, м/г [micromycetes, m/g]	
Пункт 1 [point 1]				
0–1	60,9±7,3	210,7±19,4	12,9±2,3	24,3±4,5
	54,3±5,3	172,8±19,2	10,1±1,9	27,6±4,3
1–2	32,7±5,6	97,4±8,6	1,2±0,5	12,7±1,9
	30,1±4,7	66,2±7,2	0,7±0,2	12,8±2,3
2–3	8,4±0,9	3,6±1,6	0,0±0,0	5,1±0,9
	7,6±0,9	2,9±1,6	0,0±0,0	5,9±1,0
Пункт 2 [point 2]				
0–1	64,6±7,8	249,3±16,2	41,8±5,7	26,8±6,1
	59,3±8,1	214,9±17,8	22,5±5,2	27,4±6,9
1–2	35,1±3,9	102,4±6,2	2,3±0,4	14,1±2,6
	32,9±5,9	91,2±8,2	0,6±0,2	12,9±2,8
2–3	12,9±2,1	7,6±2,2	0,0±0,0	5,4±1,2
	9,5±1,6	9,7±1,7	0,0±0,0	4,2±1,2

Примечание. Числитель – среднее значение за вегетационный период 2012 г. ± доверительный интервал; знаменатель – среднее значение за вегетационный период 2013 г. ± доверительный интервал.

[Note. The numerator shows the mean value for the vegetative period of 2012 ± confidence interval; the denominator is the mean value during the vegetative period of 2013 ± confidence interval].

Представляет интерес рассмотреть динамику ферментов ПФО и ПД за 2012 г. (рис. 3). По погодным условиям (ГТК – 1,1 при среднемноголетнем ГТК – 1,5) год характеризовался как близкий к среднемноголетнему. В отдельные месяцы (июнь, июль) ГТК равен 0,4–0,5, т.е. отмечался засушливый период.

Если сравнить верхние и нижние слои ТЗ п. 1 и 2 по активности ПФО, то можно констатировать их одинаковую активность. Реакция на засушливые условия обозначилась в п. 1 на глубине 1–2 м. В торфяной залежи п. 2 снижение активности ПФО наблюдалось в весенний период и также на глубине 1–2 м. Пероксидазная активность равномерно распределялась по профилю ТЗ обоих пунктов с небольшим увеличением активности на глубине 2–3 м

в ТЗ п. 2. Таким образом, в отдельные годы, как в рассматриваемом случае, активность ферментов равномерно одинакова по всему профилю, независимо от разных условий УБВ, прогрева ТЗ и степени антропогенного воздействия.

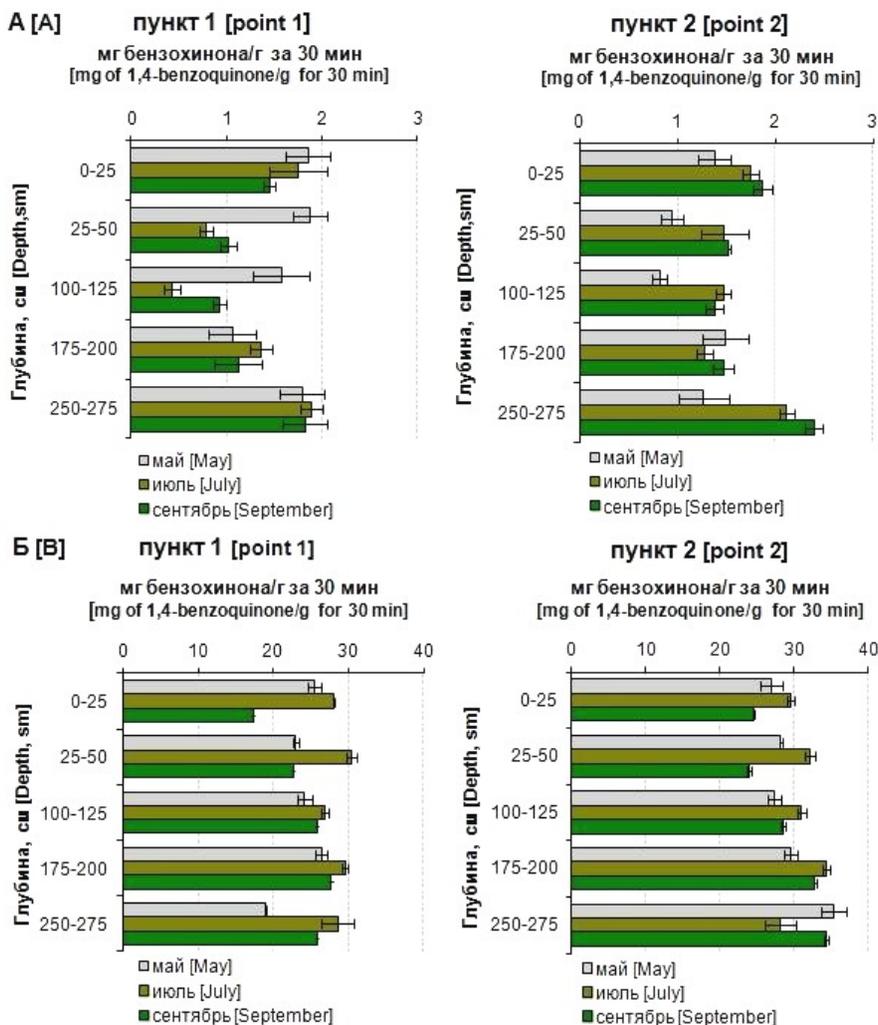


Рис. 3. Динамика полифенолоксидазной (А) и пероксидазной (В) активности в торфяных залежах, 2012 г.

[Fig. 3. Dynamics of polyphenol oxidase (A) and peroxidase (B) activity in peat deposits, 2012]

Учитывая обозначенные выше процессы, проанализируем за те же годы распределение по профилю ТЗ CO_2 и CH_4 как конечных результатов биохимических процессов. В торфяной залежи п. 1 экстремальные и средние

значения концентрации CH_4 постепенно увеличивались на глубине 1–2 м, а в слое 2–3 м по средним значениям – в 5 раз. На участке с агролесомелиорацией (п. 2) концентрации CH_4 в ТЗ выше при такой же закономерности увеличения концентрации CH_4 вниз по профилю. Похожая динамика отмечалась и в распределении по ТЗ CO_2 , и только в ТЗ п. 2 концентрации CO_2 практически одинаковы в слое 1–3 м. Таким образом, при анализе полученных данных выявлено, что вниз по профилю ТЗ происходит накопление и CH_4 , и CO_2 (табл. 5). Но выше отмечалось, что погодные условия по месяцам различались. Так, в 2012 г. при ГТК, близком к среднемуголетним значениям, выделялись засушливые июнь и июль. Соответственно корректировались УБВ при более низких уровнях в п. 2.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

**Содержание диоксида углерода и метана
в торфяных залежах, среднее за вегетационные периоды 2012–2013 гг., ммоль/л**
[Content of carbon dioxide and methane in peat deposits, the average
for the vegetative season, 2012-2013, mmol/L]

Глубина, м [Depth, m]	CH_4	CO_2
Пункт 1 [point 1]		
0–1	$\frac{0,07 \pm 0,02}{0,03^*}$	$\frac{0,22 \pm 0,04}{0,14^*}$
1–2	$\frac{0,08 \pm 0,04}{0,11^*}$	$\frac{0,42 \pm 0,06}{0,29}$
2–3	$\frac{0,18 \pm 0,01}{0,16^*}$	$\frac{0,32 \pm 0,03}{0,52^*}$
Пункт 2 [point 2]		
0–1	$\frac{0,02 \pm 0,01}{0,03^*}$	$\frac{0,16 \pm 0,03}{0,24^*}$
1–2	$\frac{0,02 \pm 0,001}{0,18^*}$	$\frac{0,16 \pm 0,05}{0,43^*}$
2–3	$\frac{0,19 \pm 0,02}{0,27^*}$	$\frac{0,28 \pm 0,02}{0,45^*}$

Примечание. Числитель – среднее значение за вегетационный период 2012 г. ± ошибка среднего; знаменатель – среднее значение за вегетационный период 2013 г.; * – данные приведены без повторностей.

[Note. The numerator is the mean value for the vegetative period of 2012 ± error of the mean; the denominator is the mean value during the vegetative period of 2013; * - data are given without replications].

Концентрация CH_4 в естественной ТЗ п. 1 по профилю изменялась относительно равномерно, и наибольшая концентрация CH_4 наблюдалась в нижней части ТЗ (табл. 6). В мае по всей глубине ТЗ происходит увеличение концентрации CH_4 . В отличие от ТЗ п. 1 в антропогенной ТЗ п. 2 более интенсивно образование CH_4 протекало в нижних слоях залежи, особенно в сентябре, а в мае не происходило увеличения его концентрации, что отмечалось в п. 1. Среди исследуемых пунктов интенсивное образование CO_2 наблюдалось в естественной ТЗ п. 1. Значительных колебаний в образовании

CO_2 по месяцам в ТЗ п. 1 и 2 не выявлено, лишь в верхнем слое (0–25 см) в мае 2012 г. концентрация CO_2 примерно в 3–4 раза превысила летние и осенние значения.

Полученные результаты прежде всего интересны с позиций характеристики биологической активности всего профиля ТЗ до подстилающей породы. Ранее отмечаемые микробиологические особенности торфяных болот Сибири относились, главным образом, к сельскохозяйственным торфяным угодьям и анализ проводился в осушаемом метровом слое [17, 18]. Ниже расположенная торфяная залежь относилась к породе и считалась биологически инертной. Часто используемое учеными понятие активного и неактивного слоев (по разным авторам, деятельный и недейтельный слой; акротелм и катотелм) также свидетельствует об якобы «стерильности» ТЗ за пределами активного слоя.

Результаты исследований, приведенные в данной работе, доказывают активность микрофлоры (и споровой, и жизнедеятельной) в 3-метровом слое ТЗ. По отдельным группам микроорганизмы более активны именно в нижних слоях ТЗ. Среди эколого-трофических групп в торфяных залежах преобладают амилोलитики. Совместные работы с учеными МГУ, в том числе и на исследуемом торфяном болоте Таган, подтвердили наличие микрофлоры по всему профилю ТЗ [19–22]. Динамика ферментов на протяжении вегетационного периода и по профилю ТЗ свидетельствует об отсутствии в залежи под затопленной поверхностью облигатно анаэробных условий. Так, активность по профилю каталазы (см. табл. 3) постепенно снижается к подстилающей породе: на глубине 0–1 м ТЗ п. 1 она составляет 5,86 ед., в слое 1–2 м – 5,88 ед., а в слое 2–3 м – 4,84 ед. В п. 2 при низких УБВ по сравнению с п. 1 (на 35 см ниже) по этим же глубинам активность каталазы определяется значениями 6,72, 5,50 и 5,47 ед. соответственно в слоях 0–1, 1–2 и 2–3 м ТЗ.

Данный факт предполагает возможное развитие факультативно-анаэробных форм микроорганизмов, что подтверждается результатами активности жизнеспособных микроорганизмов, в том числе и факультативно анаэробных. Эта точка зрения находит подтверждение и в работах других исследователей [23, 24]. Так, например, они установили, что среди аммонификаторов, помимо аэробных форм, встречаются и факультативно-анаэробные. Или другой пример. Так, длина актиномицетного мицелия имеет наибольшие значения в верхнем (0–1 м) слое ТЗ, но и на глубине 3 м его активность остается достаточно высокой, причем практически на протяжении всего вегетационного периода (см. табл. 4). Здесь активность актиномицетного мицелия связана с их гидролитической активностью и участием в процессе минерализации органического вещества. Кроме того, отдельные актиномицеты способны функционировать при содержании кислорода в воздухе 2% и менее. Процесс преобразования органического вещества в ТЗ микроорганизмами в течение вегетационного периода носит пульсирующий характер независимо от общего переувлажнения торфяного профиля (УБВ не опу-

скаются ниже 40 см), так как в ТЗ на любой глубине, согласно нашим исследованиям и работам других авторов [25], всегда присутствует свободный кислород. И это несмотря на тот факт, что специфической особенностью водного режима ТЗ болотных экосистем является состояние затопления.

Т а б л и ц а 6 [Table 6]

Динамика газового режима в торфяных залежах, 2012 г.
[Dynamics of gas regime in peat deposits, 2012]

Глубина, см [Depth, sm]	CH ₄ , ммоль/л [mmol/L]			CO ₂ , ммоль/л [mmol/L]		
	Май [May]	Июль [July]	Сентябрь [September]	Май [May]	Июль [July]	Сентябрь [September]
Пункт 1 [point 1]						
10	0,03±0,01	0,00±0,00	0,04±0,01	0,30±0,11	0,04±0,01	0,08±0,02
50	0,15±0,01	0,18±0,03	0,03±0,02	0,33±0,07	0,34±0,02	0,20±0,01
120	0,14±0,05	0,09±0,03	0,02±0,00	0,46±0,05	0,38±0,08	0,43±0,03
170	0,18±0,06	0,02±0,01	0,02±0,00	0,36±0,05	0,44±0,02	0,42±0,12
240	0,23±0,00	0,04±0,01	0,14±0,02	0,33±0,07	0,37±0,04	0,40±0,04
290	0,27±0,01	0,29±0,03	0,13±0,01	0,30±0,03	0,29±0,01	0,25±0,01
Пункт 2 [point 2]						
10	0,00±0,00	0,01±0,00	0,01±0,00	0,23±0,03	0,07±0,06	0,06±0,01
50	0,01±0,00	0,01±0,00	0,06±0,04	0,25±0,06	0,16±0,02	0,18±0,02
120	0,00±0,00	0,01±0,00	0,03±0,00	0,28±0,07	0,14±0,03	0,10±0,08
170	0,00±0,00	0,02±0,00	0,04±0,00	0,15±0,04	0,18±0,01	0,10±0,09
240	0,19±0,02	0,15±0,01	0,01±0,00	0,31±0,04	0,30±0,00	0,29±0,01
290	0,21±0,05	0,19±0,03	0,36±0,00	0,27±0,05	0,26±0,02	0,24±0,01

Примечание. Среднее значение за вегетационный период 2012 г. ± ошибка среднего.
 [Note. The mean value for the vegetative period of 2012 ± error of the mean].

Таким образом, проявляющаяся биологическая активность (микробиологическая и энзимологическая) в ТЗ носит нерегулярный характер, не в полной мере зависящий от гидротермических условий. В результате таких биохимических процессов в ТЗ формируется газовый режим также нерегулярного характера. Поэтому оценка газовой функции может быть существенно занижена, поскольку часть газа аккумулируется в торфяной залежи (причем и CO₂, и CH₄), перераспределяясь в ней не только в газовой фазе, но и в адсорбированном состоянии. Выше нами рассмотрен газовый режим в средних значениях и в динамике по профилю ТЗ. Из проведенного анализа биохимической активности и газового режима эвтрофного болота обращает на себя внимание тот факт, что газовый режим в торфяной залежи довольно постоянен при разных внешних условиях. Но в торфяной залежи могут возникать различные условия, при которых газы будут выделяться или поглощаться. Это, например, может происходить за счет чередования аэробных и анаэробных условий (в приповерхностных слоях торфяной залежи). Этот факт подтверждает положение о доминирующей роли транспорта газа по растениям и конвекции газовой фазы по крупным каналам [25]. Кроме того, что касается CO₂, в условиях сезонного обводнения болота значительная

доля продуцируемого внутри торфяной залежи CO_2 поступает в болотные воды, а не в атмосферу в виде эмиссионного потока. Поскольку в ТЗ содержится в десятки и сотни раз больше CO_2 , чем в атмосфере, а растворимость этого газа достаточно высока, в болотных водах будет аккумулироваться CO_2 в больших количествах. Таким образом, двухфазная система «болотная вода–газ» требует учета закономерностей карбонатно-кальциевого равновесия и его обратимости в растворах. А это в свою очередь ставит перед исследователями ряд проблем количественного описания подобных явлений.

Как отмечают авторы [26], «антипарниковая» функция болот выглядит весьма скромно – в мировом масштабе они компенсируют лишь 0,8–2,6% углерода техногенных источников и 1,8–5% глобального прироста CO_2 в атмосфере. Для России эти показатели составляют соответственно 0,3 и 0,6%. Поэтому значение болотных экосистем заключается не в интенсивности стока углерода, а в его запасах, которые накапливаются на протяжении веков в составе торфяной залежи [27–29].

Выводы

1. Установлено преобладание амилотических микроорганизмов среди эколого-трофических групп исследуемых аэробных микроорганизмов в естественной и антропогенной торфяной залежи. Содержание аммонификаторов и амилотиков в ТЗ увеличивалось, преимущественно, во втором метре ТЗ, а далее вниз их численность снижалась. Высокие коэффициенты корреляции между микроорганизмами по слоям торфяной залежи подтверждают их взаимозависимость и их потенциальную активность по всей торфяной залежи.

2. Выявлена динамика показателей обилия микроорганизмов по всем пунктам эвтрофного болота. Бактерии и споры грибов обнаруживали по всему профилю вплоть до подстилающей породы, мицелий грибов и актиномицетов – на выборочных глубинах торфяной залежи. Для бактерий обнаружена тенденция равномерного распределения или плавного уменьшения численности вниз по профилю торфяной залежи. Количество спор микромицетов мало варьировало по профилю, но иногда было выше в более глубоких слоях торфяной залежи, чем в активном слое; мицелий обнаружен преимущественно в активном слое залежи.

3. Изучение динамики активности отдельных оксидоредуктаз позволили выявить следующую закономерность: в анаэробных слоях ТЗ активно протекают процессы гумификации, что подтверждается показателями активности полифенолоксидазы и пероксидазы. В результате микробиологических и энзимологических процессов под переувлажненным поверхностным слоем торфяных залежей формируется микромозаичная анаэробно-аэробная среда, которая содержит в газовой фазе, в том числе кислород.

4. Биохимические процессы активно происходят как в аэробной, так и в анаэробной части торфяной залежи. В количественном и корреляционном отношении внешние параметры (годы, температура) менее значимы, чем

слои торфяной залежи. Динамика биохимических процессов зависит от погодных условий года и месяцев вегетационного периода.

Литература

1. Кобак К.И. Биотические компоненты глобального углеродного цикла. СПб. : Гидрометеиздат, 1988. 246 с.
2. Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.А., Инишева Л.И., Курнишкова Т.В., Слуга З.А., Толышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула : Гриф и К°, 2001. 584 с.
3. Инишева Л.И., Березина Н.А. Возникновение и развитие процесса заболачивания на Западно-Сибирской равнине // Вестник Томского государственного университета. 2013. № 366. С. 172–179.
4. Инишева Л.И., Головченко А.В., Бубина А.Б., Голубина О.А. Характеристика биохимических процессов в эвтрофных и мезотрофных болотах Сибири // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2009. Т. 89, № 11. С. 207–212.
5. Указания по производству снегомерных наблюдений на гидрометеорологических станциях и постах. Л. : Гидрометеиздат, 1965. 408 с.
6. Инишева Л.И., Голубина О.А. Болотообразовательный процесс. Проведение полевых исследований на болотных стационарах. Томск : Изд-во ТГПУ, 2010. 67 с.
7. Айлрих Б., Бернс С.Ж., Штайнман Ф. Происхождение и циркуляция CH_4 и CO_2 в торфянике // Сокращение эмиссии метана. Новосибирск, 2000. С. 233–239.
8. Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева. М. : МГУ, 1991. 303 с.
9. Инишева Л.И., Ивлева С.Н., Щербакова Т.А. Руководство по определению ферментативной активности торфяных почв и торфов. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2003. 122 с.
10. Карягина Л.А., Михайлоуская Н.А. Вызначэнне актынасці поліфенолаксідазы і пераксідазы у глебе // Весцы АН БССР. Серыя сельскагаспадаргных навук. 1986. № 2. С. 40–41.
11. Савичева О.Г., Инишева Л.И. Биохимическая активность торфов разного ботанического состава // Химия растительного сырья. 2003. № 3. С. 41–50.
12. Инишева Л.И., Порохина Е.В., Аристархова В.Е., Боровкова А.Ф. Выработанные торфяные месторождения, их характеристика и функционирование. Томск : Изд-во ТГПУ, 2007. 225 с.
13. Михайловская Н.А., Миканова О. Взаимосвязь ферментативной активности с содержанием гумуса в дерново-подзолистой супесчаной почве // Вести Национальной Академии наук Беларуси. Серия аграрных наук. 2008. № 4. С. 49–53.
14. Baldrian P. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis // Plant Soil Environment. 2009. Vol. 55. P. 370–378.
15. German D.P., Weintraub M.N., Grandy A.S., Lauber C.L., Rinkes Z.L., Allison S.D. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies // Soil Biology and Biochemistry. 2011. Vol. 43. P. 1387–1397.
16. Шайдак Л.В., Инишева Л.И., Мейснер Т., Гака В., Стила К. Активность энзимов в окислительно-восстановительных процессах на двух глубинах Таганского болота // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2011. № 8. С. 70–77.
17. Жданникова Е.Н. Микробиологическая характеристика торфяно-болотных почв Томской области // Заболоченные леса и болота Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 170–182.

18. Загуральская Л.М. Микрофлора низинных болот Томской области / Кристаллоносные микроорганизмы и перспективы их использования в лесном хозяйстве. М. : Наука, 1967. С. 93–101.
19. Головченко А.В., Санникова Ю.В., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. Сапротрофный бактериальный комплекс верховых торфяников Западной Сибири // Микробиология. 2005. № 4. С. 545–551.
20. Инишева Л.И., Головченко А.В. Характеристика микробоценоза в торфяных залежах ландшафтного профиля олиготрофного торфогенеза // Сибирский экологический журнал. 2007. № 3. С. 363–373.
21. Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Кухаренко О.С., Якушев А.В., Семенова Т.А., Инишева Л.И. Структура микробных сообществ верховых и низинных торфяников Томской области // Почвоведение. 2012. № 3. С. 317–326.
22. Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г., Инишева Л.И., Кураков А.В., Смагин А.В., Зенова Г.М. и др. Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.
23. Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Зенова Г.М., Смагина М.В. Структура сапротрофного комплекса микроорганизмов в торфяниках // Микробиология. 1991. № 6. С. 155–164.
24. Гродницкая И.Д., Сорокин Н.Д. Почвенно-микробиологический мониторинг лесоболотных экосистем Западной Сибири // Почвоведение. 2004. № 8. С. 945–951.
25. Смагин А.В. Газовая функция почв. М. : Изд-во МГУ им. Ломоносова, 2005. 301 с.
26. Bridges E.M., Batjes N.H. Soil gaseous emissions and global climate change // Geography. 1996. Vol. 2. P. 155–169.
27. Tolonen K., Vasander H., Damman A.W., Clymo R.S. Preliminary estimates of long-term carbon accumulation and loss in the 25 boreal peatlands // Suo. 1993. Vol. 43, № 4–5. P. 277–280.
28. Vitt D.H., Beilman D.V., Halsey L.A. Spatial and temporal trends in carbon storage of peatlands of continental western Canada through the Holocene // Canadian Journ. of Earth Science. 2000. Vol. 37. P. 283–287.
29. Stephen J., Chapman S.J. Estimating carbon stocks in peatlands: the Scottish Experience // Proceedings of the 13th International Peat Congress. «After Wise Use – The Future of Peatlands» (8–13 June 2008, Tullamore, Ireland): Oral Presentations. Tullamore, Ireland. 2008. Vol. 1. P. 569–571.

Поступила в редакцию 15.10.2014 г.; повторно 20.02.2015 г.; принята 15.07.2015 г.

Авторский коллектив:

Порохина Екатерина Владимировна – канд. биол. наук, доцент кафедры биологии растений и биохимии биолого-химического факультета Томского государственного педагогического университета (г. Томск, Россия).

E-mail: porohkatrin@yandex.ru

Инишева Лидия Ивановна – проф., член-корреспондент РАН, д-р с-х. наук, профессор кафедры биологии растений и биохимии биолого-химического факультета Томского государственного педагогического университета (г. Томск, Россия).

E-mail: agroecol@yandex.ru

Дырин Владимир Алексеевич – канд. биол. наук, доцент, профессор кафедры биологии растений и биохимии биолого-химического факультета Томского государственного педагогического университета (г. Томск, Россия).

E-mail: agroecol@yandex.ru

Porokhina EV, Inisheva LI, Dyurin VA. Biological activity and seasonal changes of CO₂ and CH₄ in peat deposits of the eutrophic bog. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):157-176. doi: 10.17223/19988591/31/12. In Russian, English summary

Ekaterina V. Porokhina, Lidia I. Inisheva, Vladimir A. Dyrin

Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, Russian Federation

Biological activity and seasonal changes of CO₂ and CH₄ in peat deposits of the eutrophic bog

The activity of biochemical processes specifies the formation of gas conditions in peat bog deposits. At the same time, quantitative aspects of biological process in peat deposits are scantily explored. The aim of this research was to investigate the dynamics of biological activity and gas conditions in natural (points 1 and 3) and anthropogenic (p. 2, agrosilviculture) peat deposits of the eutrophic bog during the vegetation periods of 2008-2013. At the experimental points we investigated the dynamics of enzymatic activity (catalase, polyphenol oxidases and peroxidases) and with the use of fluorescence microscopy method the dynamics of the bog water levels, temperature, gas conditions and microorganisms biomass dynamics. We conducted the research in Tomsk region. We established that microorganisms were active throughout the depth of the eutrophic bog peat deposits. We found that amylolytic microorganisms dominated in natural and anthropogenic peat deposits. The content of ammonifiers increases with the depth in the second meter of deposits. Actinomycete mycelium was observed in both aerobic and anaerobic parts of peat deposits. Floccus was observed up to 2 m depth. Catalase activity was evenly distributed throughout the depth of peat deposits. This indicates the presence of oxidizing conditions throughout the profile pp. 1-3. The highest activity of catalase in extreme and average values was observed in p. 3 of natural peat deposit, where catalase activity was 2 times as much in the layer of 0-2 m, than in peat deposits of pp. 1 and 2. The highest activity of polyphenol oxidase was observed in the natural peat deposits p. 1. Besides polyphenol oxidase activity was equally high in both the upper one-metre-thick layer, and the layer of 2-3 m. Among the experimental points peat deposit p. 2 (variant with agrosilviculture) was characterized by the highest activity of peroxidase, while enzyme activity increased in 1.4 times. We determined that in some years the activity of polyphenol oxidase and peroxidase was evenly identical throughout the profile, without reference to weather conditions, bog water level, warming of peat deposit and man impact extent. The dynamics of enzymes in the profile of peat deposit indicates the absence of obligate anaerobic conditions in profile under the flooded surface. Our research showed that, under the flooded surface layer of peat deposit, micromosaic anaerobic-aerobic environment containing gas phase, including oxygen was formed. We revealed that accumulation of CH₄ and CO₂ in natural and anthropogenic peat deposits occurred at the depth of 1-3 m. Among the experimental points active formation of CO₂ was observed in natural peat deposit p. 1. Peak concentration of CH₄ in the peat deposits was observed in May and September, CO₂ - in the upper layer of deposit (0-25 cm) in May. Biochemical processes actively occur in both aerobic and anaerobic parts of peat deposits. The dynamics of biochemical processes depends on weather conditions of the year and months of the growing season.

Acknowledgments: The research was carried out with the support of the Department of Education and Science (government order TSPU № 174).

The article contains 3 Figures, 6 Tables, 29 References.

Key words: eutrophic bog; enzymes; microorganisms; dynamics; gas regime.

References

1. Kobak KI. Bioticheskie komponenty global'nogo uglerodnogo tsikla [Biotic components of the global carbon cycle]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat Publ; 1988. 246 p. In Russian

2. Liss OL, Abramova LI, Avetov NA, Berezina NA, Inisheva LI, Kurnishkova TV, Sluka ZA, Tolpysheva TYu., Shvedchikova NK. Bolotnye sistemy Zapadnoy Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie [Mire ecosystems of Western Siberia and their ecological value]. Tula: Grif i K^o Publ.; 2001. 584 p. In Russian
3. Inisheva LI, Berezina NA. Origin and development of mire formation process in West-Siberian plain. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2013;366:172-179. In Russian
4. Inisheva LI, Golovchenko AV, Bubina AB, Golubina OA. Characteristics of biochemical processes in eutrophic and mesotrophic mires of Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta – Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2009;89(11):207-212. In Russian
5. Ukazaniya po proizvodstvu snegomernykh nablyudeniy na gidrometeorologicheskikh stantsiyakh i postakh [The instructions for determination of snow-observations at hydrometeorological posts]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1965. 408 p. In Russian
6. Inisheva LI, Golubina OA. Bolotoobrazovatel'nyy protsess. Provedenie polevykh issledovaniy na bolotnykh statsionarah [Peat formation. Field investigation at mire stations]. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta Publ.; 2010. 67 p. In Russian
7. Aylrikh B, Berns SZH, Shtaynman F. Proiskhozhdenie i tsirkulyatsiya SN₄ i SO₂ v torfyanike [The origin and circulation of CH₄ and CO₂ in peatlands]. In: *Sokrashchenie emissii metana [Reducing methane emissions]*. Novosibirsk. 2000. pp. 233-239. In Russian
8. Metody pochvennoy mikrobiologii i biokhimii [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Zvyagintsev DG, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1991. 303 p. In Russian
9. Inisheva LI, Ivleva SN, Shcherbakova TA. Rukovodstvo po opredeleniyu fermentativnoy aktivnosti torfyanykh pochv i torfov [The instructions for determination of the enzymatic activity of peat soils and peats]. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta Publ.; 2003. 122 p. In Russian
10. Karyagina LA, Mikhaylouskaya NA. Vyznachenne aktyunastsi polifenolaksidazy i perakssidazy u glebe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Sciences Series*. 1986;2:40-41. In Belarusian
11. Savicheva OG, Inisheva LI. Biokhimicheskaya aktivnost' torfov raznogo botanicheskogo sostava [The biochemical activity of peats of different botanical composition]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 2003;3:41-50. In Russian
12. Inisheva LI, Porokhina EV, Aristarkhova VE, Borovkova AF. Vyrabotannye torfyanye mestorozhdeniya, ikh kharakteristika i funktsionirovanie [Cutway peat bogs, their characteristics and functioning]. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta Publ.; 2007. 225 p. In Russian
13. Mihaylovskaya NA, Mikanova O. Relationship of the enzymatic activity with the humus content in luvisol loamy sand soil. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Sciences Series*. 2008;4:49-53. In Russian
14. Baldrian P. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis. *Plant Soil Environment*. 2009;55:370-378.
15. German DP, Weintraub MN, Grandy AS, Lauber CL, Rinkes ZL, Allison SD. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies. *Soil Biology and Biochemistry*. 2011;43:1387-1397. doi: [10.1016/j.soilbio.2011.03.017](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.017)
16. Szaydak LV, Inisheva LI, Meysner T, Gaka V, Stila K. Activities of enzymes participating in redox potential in the two depths of tagan peatland. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta – Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2011;8:70-77. In Russian
17. Zhdannikova EN. Mikrobiologicheskaya kharakteristika torfyano-bolotnykh pochv Tomskoy oblasti [Microbiological characteristics of peat-bog soils of Tomsk region].

- In: *Zabolochnyye lesa i bolota Sibiri* [Swampy forests and swamps of Siberia]. P'yavchenko NI, editor. Moscow: Izdatelstvo AN SSSR; 1963, pp. 170-182. In Russian
18. Zagural'skaya LM. Mikroflora nizinykh bolot Tomskoy oblasti [Microflora of low mires of Tomsk region]. In: *Krystallonosnyye mikroorganizmy i perspektivy ikh ispol'zovaniya v lesnom khozyaystve* [Crystal-bearing microorganisms and prospects of their use in forestry]. Moscow: Nauka Publ.; 1967, pp. 93-101. In Russian
 19. Golovchenko AV, Sannikova YuV, Dobrovol'skaya TG, Zvyagintsev DG. The saprotrophic bacterial complex in the raised peat bogs of western Siberia. *Mikrobiologiya – Microbiology*. 2005;74(4):471-476
 20. Inisheva LI, Golovchenko AV. Characterization of microbial coenosis in peat fields of the landscape profile of oligotrophic peat genesis. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 2007;14(3):363-373. In Russian
 21. Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Kukhareno OS, Yakushev AV, Semenova TA, Inisheva LI. The structure of the microbial communities in low-moor and high-moor peat bogs of Tomsk oblast. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(3):273-281. doi: [10.1134/S1064229312030039](https://doi.org/10.1134/S1064229312030039)
 22. Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Zvyagintsev DG, Inisheva LI, Kurakov AV, Smagin AV, Zenova GM. Funktsionirovanie mikrobnnykh kompleksov v verkhovykh torfyanikakh [The functioning of the microbial complexes in raised peatlands]. Chernov IYu, editor. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2013. 128 p. In Russian
 23. Zvyagintsev DG, Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Zenova GM, Smagina MV. The structure of a saprotrophic microbial complex in the peat-bogs. *Mikrobiologiya*. 1991;60(6):155-164. In Russian
 24. Grodnitskaya ID, Sorokin ND. Soil-microbiological monitoring of forest-mire ecosystems in Western Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2004;37(8):824-829.
 25. Smagin AV. Gazovaya funktsiya pochv [Gas function of soils]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2005. 301 p. In Russian
 26. Bridges EM, Batjes NH. Soil gaseous emissions and global climate change. *Geography*. 1996;2:155-169.
 27. Tolonen K, Vasander HH, Damman AWH, Clymo RS. Preliminary estimates of long-term carbon accumulation and loss in the 25 boreal peatlands. *Suo*. 1993;43(4-5):277-280.
 28. Vitt DH, Beilman DV, Halsey LA. Spatial and temporal trends in carbon storage of peatlands of continental western Canada through the Holocene. *Canadian Journal of Earth Science*. 2000;37:283-287. doi: [10.1139/e99-097](https://doi.org/10.1139/e99-097)
 29. Stephen J, Chapman SJ. Estimating carbon stocks in peatlands: the Scottish Experience. In: *After Wise Use - The Future of Peatlands*. Proc. of the 13th International Peat Congress (8-13 June 2008, Tullamore, Ireland): Oral Presentations. Tullamore, Ireland. 2008;1:569-571.

Received 15 October 2014;

Revised 20 February 2015;

Accepted 15 July 2015

Author info:

Porokhina Ekaterina V, Cand. Sci. (Biol.), Assistant Professor, Department of Plant Biology and Biochemistry, Faculty of Chemistry and Biology, Tomsk State Pedagogical University, 60 Kievskaya Str., Tomsk 634061, Russian Federation.

E-mail: porohkatrin@yandex.ru

Inisheva Lidia I, Professor, Dr. Sci. (Agric.), Department of Plant Biology and Biochemistry, Faculty of Chemistry and Biology, Tomsk State Pedagogical University, 60 Kievskaya Str., Tomsk 634061, Russian Federation.

E-mail: agroecol@yandex.ru

Dyryin Vladimir A, Cand. Sci. (Biol.), Professor, Department of Plant Biology and Biochemistry, Faculty of Chemistry and Biology, Tomsk State Pedagogical University, 60 Kievskaya Str., Tomsk 634061, Russian Federation.

E-mail: agroecol@yandex.ru