

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

**ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА**

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2019

№ 48

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

Журнал включен в «Перечень рецензируемых научных изданий, входящих
в международные реферативные базы данных и системы цитирования, в которых должны
быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание
ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук»
Высшей аттестационной комиссии

Учредитель – Томский государственный университет

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершенных 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. Принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Индексируется: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA. Внесен в Ulrich's Periodicals Directory.

Адрес издателя и редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт; сайт: <http://journals.tsu.ru/biology/>

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Кулижский С.П. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

E-mail: kulizhskiy@yandex.ru

Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)

Баранова О.Г. – отв. редактор (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия)

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

Громовых Т.И. – отв. редактор (Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова Министерства здравоохранения Российской Федерации, Москва, 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)

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

Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Тарасов В.В. – отв. редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)

Шефтель Б.И. – отв. редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)

Акимова Е.Е. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия)

E-mail: biotsu@rambler.ru, biotsu@mail.ru

Волокитина А.В. (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск); **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); **Минсва Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар).

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтanas Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Зинченко Т.Д.** (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Крюков В.Ю.** (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия); **Кузнецов Вл.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лушапин В.В.** (Университет Арканзаса медицинских наук, Арканзас, США); **Максимов Т.Х.** (Институт биологических проблем криоплозоны СО РАН, Якутск, Россия); **Носов А.М.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Пердигес А.** (Национальный Музей естественных наук, Мадрид, Испания); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск, Россия); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск, Россия); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США).

Издательство: Издательский дом Томского государственного университета. Редактор К.Г. Шилько; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Лелююр; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 20.12.2019 г. Формат 70x108^{1/16}. Усл. печ. л. 12,1. Тираж 50 экз. Заказ № 4146. Цена свободная. Дата выхода в свет 17.01.2020 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия. Тел. 8+(382-2)-52-98-49. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

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

Founder – Tomsk State University

Tomsk State University Journal of Biology is a quarterly international and peer-reviewed scientific journal publishing the results of the completed experimental research, reviews and novel methods of research in Agricultural & Biological Sciences on the basis of its originality, importance, scientific character, validity, precision and clarity. The Journal is intended for a broad range of scientists and experts in biology, agriculture and ecology. 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

Publication timeframe: 3-6 months

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

Abstracting and Indexing: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Ulrich's Periodicals Directory

Contact the Journal

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenin Ave., 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

Co Editor-in-Chief - Oleg S Pokrovsky, National Centre for Scientific Research (Toulouse, France).

EDITORIAL COUNCIL

Akimova EE - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Baranova OG - Editor, Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg, Russia

Bobrovsky MV - Editor, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pyschchino, Russia

Gromovykh TI - Editor, IM Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation, Moscow, Russia

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

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

Krivova NA - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Loyko SV - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Tarasov VV - Editor, Institute of Plant and Animal Ecology, RAS, Yekaterinburg, Russia

Sheftel BI - Editor, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

Volokitina AV (Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk, 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); **Mineeva NM** (Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia); **Shternshis MV** (All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar).

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

Alexandrovskiy AL, Institute of Geography RAS (Moscow, Russia); **Ananjeva NB**, Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI**, State Research Institute of Physiology SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Vasil'ev VP**, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS (Moscow, Russia); **Vasil'eva ED**, Zoological Museum, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Dubois A**, French National Museum of Natural History (Paris, France); **Zeller B**, French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Zinchenko TD**, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS (Togliatti, Russia); **Kingma H**, Maastricht University (Maastricht, Netherlands); **Kryukov VY**, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russia); **Kuznetsov VIV**, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS (Moscow, Russia); **Lupashin VV**, University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Maximov TC**, Institute for Biological Problems of the Cryolithozone SB RAS (Yakutsk, Russia); **Nosov AM**, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Perdices A**, National Museum of Natural Sciences (Madrid, Spain); **Sazonov AE**, Siberian State Medical University (Tomsk, Russia); **Smirnova OV**, Center of Ecology and Productivity of Forests RAS (Moscow, Russia); **Sokolova YY**, Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Stepanov VA**, Research Institute of Medical Genetics SB RAMS (Tomsk, Russia); **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; Translator/Editor MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 20.12.2019. Format 70x108^{1/16}. Conventional printed sheets 12.1. Circulation is 50 copies. Orders No 4146. Open price. Date of publication 17.01.2020.

36 Lenin Ave, Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-52-98-49. <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Abakumov E.V., Polyakov V.I., Orlova K.S.** Podzol development on different aged coastal bars of Lake Ladoga 6
- Старцев В.В., Дубровский Ю.А., Жангуров Е.В., Дымов А.А.** Пространственная неоднородность свойств почв в зоне распространения островной мерзлоты (Приполярный Урал)..... 32

БОТАНИКА

- Абрамова Л.М., Широких П.С., Голованов Я.М., Мустафина А.Н., Крюкова А.В.** К экологии редких степных видов рода *Iris* на Южном Урале..... 56

ЗООЛОГИЯ

- Толкачёв О.В.** Этимология некоторых названий ловушек, применяемых в исследованиях мелких млекопитающих 73

ФИЗИОЛОГИЯ

- Бондарчук Ю.А., Носова М.Н., Шахматов И.И.** Влияние длительности ультразвукового воздействия на состояние микроциркуляторного русла и системы гемостаза у крыс 97
- Заменина Е.В., Пантелеева Н.И., Рощевская И.М.** Электрическое поле сердца человека в период реполяризации желудочков при острой нормобарической гипоксии до и после курса интервальной гипоксической тренировки..... 115

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Баркина М.Ю., Помазёнкова Л.А., Чопенко Н.С., Веланский П.В., Костецкий Э.Я., Санина Н.М.** Влияние скорости тепловой акклимации на жирнокислотный состав и фазовые переходы гликолипидов *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) 135
- Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О.** Сероводород и адаптация растений к действию абиотических стрессоров 158

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Abakumov EV, Polyakov VI, Orlova KS.** Podzol development on different aged coastal bars of Lake Ladoga6
Startsev VV, Dubrovsky YuA, Zhangurov EV, Dymov AA. Spatial heterogeneity of soil properties in the zone of sporadic distribution of permafrost (Subpolar Urals)32

BOTANY

- Abramova LM, Shirokikh PS, Golovanov YaM, Mustafina AN, Kryukova AV.** On the ecology of rare steppe species of the genus *Iris* in the Southern Urals.....56

ZOOLOGY

- Tolkachev OV.** Etymology of some names of traps applied in the studies of small mammals73

PHYSIOLOGY

- Bondarchuk YuA, Nosova MN, Shakhmatov II.** Effect of ultrasound exposure duration on the state of microcirculation and hemostasis system in rats97
Zamenina EV, Panteleeva NI, Roshchevskaya IM. The electrical activity of the human heart during ventricular repolarization under acute normobaric hypoxia before and after interval hypoxic training 115

PLANT PHYSIOLOGY & BIOCHEMISTRY

- Barkina MYu, Pomazenkova LA, Chopenko NS, Velansky PV, Kostetsky EYa, Sanina NM.** Effect of warm acclimation rate on fatty acid composition and phase transitions of *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) glycolipids 135
Kolupaev YuE, Yastreb TO. Hydrogen sulfide and plant adaptation to abiotic stressors 158

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

UDC 631.41

doi: 10.17223/19988591/48/1

Evgeny V. Abakumov, Vyacheslav I. Polyakov, Ksenia S. Orlova

St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation

Podzol development on different aged coastal bars of Lake Ladoga

This paper presents the result of the studies of soil formation on different aged coastal bars in the transgression zone of Lake Ladoga in the Nizhnesvirsky Nature Reserve (Leningrad region, North-West of the Russian Federation). The investigation presents the data on soil chronoserries, located on four Ladoga coastal bars of different ages from 70±25 to 1590±25 years BP. We estimated the trends of accumulation and transformation of organic matter, elemental composition of humic acids (HAs), development of plant communities and the influence of soil formation factors on the formation rate of soil horizons. We assessed the degree of soil organic matter stabilization using modern instrumental methods (spectroscopy of nuclear magnetic resonance CP/MAS ¹³C-NMR). An integral indicator of the hydrophobicity of HAs, which represents the total fraction of unoxidized carbon atoms, is proposed. The Ladoga Holocene transgression is one of the most informative and applicable models for pedogenesis; successional processes occurring in young and mature areas can be traced here. We identified local processes of soil formation such as podzolization, gleyfication, peat formation and humus accumulation. Physical, physical-chemical and biological soil properties with a detailed description of the morphology of soil of different aged coastal bars are presented.

The paper contains 6 Figures, 7 Tables and 71 References.

Keywords: Humic substances; ¹³C-NMR; soil genesis; soil formations; Podzols.

Funding: This work was supported by the grant of the Russian Scientific Foundation (Project No 17-16-01030).

The authors declare no conflict of interest.

Introduction

The study of soils of chronoserries of the coastal bars of Lake Ladoga transgression provides the most representative model of soil formation, unlike the chronoserries in post-mining dumps, dunes and under mounds. This model describes the formation of Podzols from 0 to about 3500 years, which allows to fully evaluate the formation of embryonic Podzols on the first coastal bars and fully formed Podzols in areas over 2000 years old, since it is generally accepted that the stage of quasiequilibrium occurs 1500-2000 years ago [1-3]. While the soil formation models in quarries can assess the rapid processes of soil formation, long-term soil formation processes can be evaluated.

Soil formation is a biolithogenic or biocosmic process that connects biological and geological cycles in time and space. The temporal cycles of pedogenesis reflect the rates of bio-nutrient interactions and can be investigated by the goal of parametrization of soil-biological processes in anthropogenic disturbances. In the modern ecology of soils, the issue of assessing the efficiency of soil implementation of the main ecological functions and parametrization of the efficiency of soil implementation of the most important ecosystem services is acute [4-5]. Soil formation as a modern process is becoming increasingly relevant in new regenerative models on uncovered land surfaces, dumps of quarries, territories of perspective development (brownfields) and reclamation areas. In these models, taking into account temporal development, variants of diversity of different aged stages of pedogenesis in space are realized, which is described by the property of ergodicity of soils i.e. the possibility of having an analogue of the temporal stages of ontogenesis in space [1, 6-8].

The evolution of soils is the result of their constant movement toward equilibrium with the environment. Periodic changes of external environmental factors determine the variability of soils in time. The study of uneven-aged coastal bars on sandy soil-forming rocks has long been considered a classic object of evolutionary soil science. Historically, it was the soils of different ages on the sands that became the main research object of the soil formation in the taiga zone [1, 5, 9-11]. Chronoserries of soil restoration and recovering by vegetation are more often found there. Chronoserries include continental coastal dunes, uneven-aged surfaces exposed as a result of the transgression of lakes, as well as dumps of quarries and substratum of military constructions [1, 4-5, 7, 12-17].

Soil evolution has been considered as a complicated process related, for the first time, to combination of soil forming factor or soil-formation potential as a cumulative result of soil forming factor interrelation [5]. A number of investigations [2, 14] showed that the rate (speed) of soil formation varies sufficiently and depends on natural zones, parent materials and type of vegetation community [13, 18]. Many studies were devoted to interpretation of soil morphological data in chronoserries [12, 17, 19-20], assessment of diversity of cultivated forms of microorganisms, their biomass and metabolical activity in soils, alteration of soil organic matter quality and mineral part transformation [20]. The obtained data were used to simulate modeling experiments in order to analyze temporal soil development dynamics and to develop methods and criteria for prognostic scenarios of soil/ecosystem development [21].

Mechanisms of Podzol formation, weathering agents and migration processes of organo-mineral compounds [22-23], have been poorly investigated in the study area. The Podzol formation process can be defined as a set of weathering phenomena in the surface layers of the weathering crust and continuously developing in time phenomena of transformation (decomposition and synthesis) and movement of substances, phenomena that are in close functional interdependence and which are based on bilateral exchange of substances between soil and vegetation. Even

less studied are functional options between vegetative cover development and soil formation in the study area. The study of the carbon content of different aged soils is of a current interest from the standpoint of genetic and evolutionary soil science, since it provides information on the organic content in the soil profile.

The territory of the research area was affected by the retreat of the Valdai glacier and a series of transgressions of Lake Ladoga, which took place 8000-3000 years ago. About 2000 (1500) years ago, the level of transgression equaled the height of the watershed, and the Ladoga water flowed through it. The Neva was formed and the level of the lake dropped to the modern level in a few decades.

The southeastern part includes up to 20 sand bars oriented along the shore of Lake Ladoga. The strips of pine ridges are replaced in depressions mainly by mesotrophic bogs. The slopes oriented to the rivers and a richer vegetation related to an oxalis type characterize streams in the zone of diluvial drift.

Changes in the shoreline of Lake Ladoga during the Holocene have been actively studied in recent decades. The main sources of data for studying the fluctuations in the level of Ladoga Lake were the bottom sediments of lakes, marshes and peatlands of the Ladoga surrounding areas [24]. The main stages of the history of Ladoga Lake in the post-glacial period have been recreated. Nevertheless, the dating of the transgressive-regressive phases of the lake in the investigation of various authors is contradictory, as are the data on the altitude marks of the water level of the southern region in these periods. The change in the Ladoga shorelines is mainly associated with two factors: oscillations in the level of the Baltic Sea and isostatic uplift of Fennoscandia in the postglacial period [24].

The most controversial stage in the history of the Ladoga is the period of the Ladoga transgression, which followed a significant increase in the water balance of the reservoir, which led to an increase in the water level in the lake [25-27]. The Ladoga transgression is fixed in time (about 5000-2000 BP according to the scale of absolute age) and altitude (from 6 to 18 m) intervals [28].

The causes of the Ladoga transgression are uncertainly interpreted by many researchers. Obviously, the main reason was the lopsided glacio-isostatic uplift of the northern and southern parts of the Ladoga basin, as a result of which the flow from the lake in the northern part of the Karelian Isthmus decreased, and the territories of the southern Ladoga area were flooded [28]. The development of the Ladoga transgression is most often associated with a change in the direction of the water flow from Lake Saimaa system (south-eastern Finland) [27].

During the isostatic uplift of the given territory, the flow from the Saimaa system to the Gulf of Bothnia, and, later, to the Gulf of Finland, changed its direction towards the Ladoga basin, forming the Vuoksa River that sharply increased the water level of Lake Ladoga. However, AV Snitnikov (1957), according to MV Sheetov et al. (2010), believed that the development of the Ladoga transgression was due to the centuries-old rhythm of the fluctuation of the total moisture content in the Holocene, which resulted in a breakthrough of the water from Saimaa Lake and a significant increase in the flow to the Ladoga from the drain-

age basin. Several factors, endogenous and exogenous, contributed to changes in the hydrographic network of the drainage basin and the water balance of Ladoga Lake [25, 29].

The breakthrough of Saimaa Lake water through the Salpausselkä ridge system and the formation of the Vuoksa River, which is currently one of the main tributaries of the Ladoga, dates within 5000-3000 years ago (radiocarbon age). The difference in the uplifts of Ladoga Lake basin caused water overflow from the deep northern to the shallow southern part and the flooding of significant areas in the Southern Ladoga [30, 24]. Then the water level in the Ladoga began to rise and reached a maximum about 3200 years ago [24].

During this period, a breakthrough of the Ladoga water through the Mgin-sky-Tosnensky watershed occurred, and the Neva River was formed [24-25]. DA Subetto (2007), referring to DD Kvasova, notes that the Neva Channel between Lake Ladoga and the Baltic Gulf was formed as a result of the glacier isostatic uplift of the northern Ladoga and the skewing of the Ladoga Basin, in consequence of which the southern part was flooded with the waters of Lake Ladoga; its water flowed into the valley of the Mga River, which flowed into the Ladoga. The Mgin-sky-Tosnensky watershed (about 18 m high), represented by moraine loams, was washed out, and the waters of the Ladoga fell into the valley of the Tosno River, which had previously flowed into the Gulf of Finland [25]. However, NN Versilin and GI Kleimenova (2012) in their research indicate that there is no reliable data to believe that over the past 6000 years Lake Ladoga level has risen above the absolute 15m mark, the formation of the Neva should be referred to the earlier dates [31]. Aleksandrovsky AA et al. (2009) note a sharp decrease in the level of Lake Ladoga during the period of 2800-2500 years, which caused the water level drop in the entire hydrological system, and links it to the formation of the river [32].

The current studies are focused on determination of elemental composition of HAs, the degree of its decomposition and determination of soil organic matter stabilization degree. One of the methods for studying the molecular composition of organic matter is nuclear magnetic resonance (NMR), which enables to study the qualitative and quantitative characteristics of organic matter [33, 34, 35]. An application of this method give a possibility to identify the main trends of soil organic matter stabilization. It was shown that the accumulation of aliphatic compounds is associated with the processes of depositing fresh soil organic remnants, and the group of aromatic compounds indicates the processes of humification and stabilization of organic matter in the soil and accumulation of plant tissues [36].

In this work, we set the goal of the most complete characterization of the processes of Podzol formation, the accumulation of organic matter, analysis of microbiological activity in the chronoserries of Podzols. The research tasks include: 1) morphological characteristics of soil formation on sands, 2) determination of humus content, biological activity of soils of different ages, 3) molecular composition of the humic substances.

Materials and method

The study site

The Nizhnesvirsky Nature Reserve was established in 1980 in the southeastern Lake Ladoga region (Leningrad region). It is located in the Ladoga lowland and is bounded from the south and east by the Svir River, and from the west by the Gulf of Svir of Lake Ladoga, a part of which is a part of the reserve. The northern border is at the same time the border of Leningrad oblast and Karelia. The area of the reserve is 41000 hectares, of which 19000 hectares are occupied by forests, 14000 hectares by bogs, and 6000 hectares of the water area of the Gulf of Svir (strip 1-3.2 km from the coast), rivers and lakes. The study site is presented in Fig. 1.



Fig. 1. Study area. The Nizhnesvirsky Nature Reserve (60°34'58"N 33°00'24"E). Source: ESRI, GeoEye

located on hills, mostly composed of sands, so pine forests prevail here. They are severely damaged by waterlogging and fires, as well as by the military actions of 1941-1943. Therefore, nowadays, young plantations with lichen-green moss cover predominate. Pine sphagnum forests are widespread. Minor areas are occupied by oxalis and bilberry-sphagnum types of spruce forests. In the reserve, typical are secondary birch forests of bilberry, eagle fern and reed grass types growing on the sites of pine forests.

Factors of soil formation in the investigated region

On the territory of the drainage basin of Lake Ladoga the following processes of soil formation are widespread: podzolization, humus formation, gleyfication and peat accumulation.

The podzolization process develops in soils of an automorphic location under cover of coniferous and mixed-coniferous forests. When decomposing plant litter, which is poor with elements and coming mainly to the surface of the soil, aggressive organic acids are formed. Under their influence, intensive acid weathering of the soil-forming rock takes place and the moisture content of the decomposition products of minerals drifts downward to the lower horizons of the soil profile. The main role during the decomposition of primary and secondary minerals is played by fulvic acids. Illuvial-ferruginous Podzols form on sandy parent rocks; as the humidity of the terrain increases illuvial-humus-ferruginous Podzols and illuvial-humus (spodic) Podzols form. On loamy and clayey parent rocks form Podzols and podzolic soils without pronounced illuvial-humus horizon. They are the dominant type of soil in the study area [27].

The process of humus accumulation is associated with a high content of alkaline bases in the parent rock, which entails their high content in plant litter, and also with the entry of organic substances into the soil not only on its surface, but also deep in the soil profile due to decomposition of the remains of grass vegetation root systems. The sod process is developed under coniferous-deciduous forests with grass vegetation [27]. Humus formation can be considered as a biogeochemical mechanism of adaptation of plant communities to terrestrial living conditions in case of poor acids sandy textured parent materials in the boreal climate [37].

The process of gleyfication occurs under anoxic conditions when the water stagnates on the soil surface or the soil-groundwater is wedged out into the soil. Because of anaerobic decomposition of organic matter in the soil, reduction processes develop increasing the mobility of iron, manganese, nitrogen and phosphorus [27].

The process of peat accumulation takes place under conditions of constant excessive moistening. In this case, the mineralization of plant remains is difficult, the process of their conservation dominates. The formation of bog soils can proceed under conditions of excessive atmospheric moistening (upland bog soils) or due to groundwater feeding (lowland marsh soils). Combination of podzolization and gleying processes is common in such conditions. Histic Albic Podzol develop on loamy parent rocks, whereas peaty-podzolic soils with an illuvial humus horizon form on rocks of fine texture [27].

Chemical and physical-chemical methods of soil determination

To study the soils of the Ladoga transgression formed on the shoreline, we used chemical and physical-chemical methods. Classification of soils was carried out according to the WRB system [38].

Soil samples were air-dried (24 hours, 20°C), grounded, and passed through a 2 mm sieve. Soil samples were selected for each horizon to analyze physical and chemical properties. Analyses were conducted in the certified laboratory at the Department of Applied Ecology (St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia).

Soils were analyzed according to the following methods: determination of actual acidity ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$), potential acidity with CaCl_2 , by a stationary pH meter in aqueous solution and 1M CaCl_2 solution, respectively [39].

The microbiological activity of soils, the basal respiration, using incubation chambers and substrate-induced basal respiration was determined [39].

The carbon and nitrogen content was conducted by “dry combustion” method by CHN Analyzer (Euro EA3028-HT, Italy). Data were corrected for water and ash content. Oxygen content was calculated by difference of whole samples mass and gravimetric concentration of C, N, H and ash.

The texture class was made by the Kachinsky method based on sedimentation of particles of various sizes [40-41].

The carbon content of the microbial biomass (C_{mic}) was determined in field moist samples with the chloroform fumigation-extraction method. A metabolic quotient was calculated as the ratio of respiration $C\text{-CO}_2$ to C_{mic} per day of incubation [42-43]. We determined the soil microbiological characteristics on all soil horizons, where the soil amount was enough. While the soil respiration and microbial biomass were measured in the described laboratory conditions, data obtained in this experiment cannot be interpolated directly to field conditions, but can only be used for a comparison of soil microbiological activity in the same experimental conditions (temperature 20 °C, moisture 60% to initial soil weight) [44].

The exchange acidity was also investigated, it is caused by the hydrogen and aluminum ions present in the exchange state in the soil absorptive complex, which are extracted from the soil by a neutral salt solution. Usually CaCl_2 solution is used to determine the exchange acidity of soils. The exchange acidity is measured by the pH of the salt extract ($\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$).

Hydrolytic acidity is caused by the amount of hydrogen and aluminum ions present in the exchange (partially non-exchangeable) state in the soil absorptive complex, which are extracted by a solution of the hydrolytically alkaline salt of a strong base and a weak acid (usually a 1M solution of sodium acetate CH_3COONa is used). The hydrolytic acidity is total of exchange and actual acidity [45].

The method of radiocarbon dating of ^{14}C was used to determine the age of coastal bars, it was carried out at the Laboratory of Radiocarbon dating and electron microscopy (Institute of Geography of the RAS, Moscow, Russia) and Center of Isotopic Research University of Georgia (Institute of Georgia, Athens, USA) [45].

Humic acids (HAs) were extracted from each sample according to a published IHSS protocol [46]. The soil samples were treated with 0.1 M NaOH (soil/solution mass ratio of 1:10) under nitrogen gas. After 24 hours of shaking, the alkaline supernatant was separated from the soil residue by centrifugation at $1.516 \times g$ for 20 minutes and then acidified to pH 1 with 6 M HCl to precipitate the HAs. The supernatant, which contained fulvic acids, was separated from the precipitate by centrifugation at $1.516 \times g$ for 15 minutes. The HAs were then dissolved in 0.1 M NaOH and shaken for four hours under nitrogen gas before the suspended solids were removed by centrifugation. The resulting supernatant was acidified again with 6 M HCl to pH 1 and the HAs were again isolated by centrifugation and demineralized by shaking overnight in 0.1 M HCl/0.3 M HF (soil/solution ratio of 1:1). Next, the samples were repeatedly washed with deionized water until pH 3 was reached and then finally freeze-dried. HAs extraction yields were calculated as the percentage of carbon recovered from the original soil sample [47]. Solid-state CP/MAS ^{13}C -NMR spectra of HAs were measured with a Bruker Avance 500 NMR spectrometer in a 3.2-mm ZrO₂ rotor. The magic angle spinning speed was 20 kHz in all cases and the nutation frequency for cross polarization was $u1/2p\ 1/4\ 62.5\ \text{kHz}$. Repetition delay was 3 seconds. The number of scans is 6500-32000.

Results of the research

Morphology of soils

The soil description is presented in Table 1. The spatial soil distribution is clearly related to the age of the coastal bars. The observed soils are referred to a single group Podzols. Depending on the age, chemical, physical-chemical and morphological properties of soil change (thickness of horizons and texture), the vegetation cover also differs (Fig. 3).

Revegetation of coastal bars occurs gradually; firstly appear mosses and various shrubs and then trees. At the age of 70 ± 25 years BP pine forests with a prevalence of bilberry and sphagnum were formed. High humidity and low degree of illumination are favorable conditions for mosses. The first coastal ridge is the youngest of the investigated region, the characteristic feature is the predominance of mosses. The soil cover is poorly developed, represented here by Entic Podzols. Due to the young age of the soil, the eluvial horizon, from which the mineral part of the soil is released under the action of organic acids and deposited in the illuvial horizon has not been formed. Soil formation proceeds according to the podzolic type and is associated with the destruction of the mineral part of the soil in the upper layers and transition of the soil particles down through the profile. The age of the coastal bars is presented in Table 2.

The next stage of revegetation is confined to the second coastal bar of 135 ± 30 years BP, the moss and pines that occupy here 30% of the total cover replace shrubs.



Fig. 3. Morphological features of the studied soils. A - Fourth coastal bar; B - Third coastal bar, C - Second coastal bar, D - First coastal bar. Photo by EV Abakumov

The high content of mosses is also confirmed by waterlogging. The Podzol soil group forms here. With increasing age, the soil acquires the characteristics of the fully formed profile (climacteric condition), there is horizon E, where the mineral part of the soil is being destroyed. The underlying horizon accumulates mineral compounds, ferrous concretion is also noted, and coal particles are presented as the result of wildfires in the region.

The age of the third coastal bar is 455 ± 30 years BP, the occurrence of pine and the crown density on the territory are increasing. A high level of groundwater leads to the formation of a gley horizon at a depth of 65 cm.

Here Podzols develop, the thickness of the podzolic horizon is 12 cm. It is connected with the active processes of weathering of soil particles. A high level of groundwater leads to the formation of ferrous conditions, in which the accumulation of ferrum compounds Fe^{2+} actively occurs.

The fourth coastal bar, 1590 ± 25 years BP, was distinguished by the most developed soil profile. Well-drained conditions are formed here. This is a high degree of density and the prevalence of pines is up to 60%.

Table 1

**The morphological description of the soils
of the Ladoga transgression bars of different ages**

Soil	Horizon	Depth	Soil horizon description	Location, vegetation description, Total vegetation cover (TVC) and individual cover of some plants, inclusions, coordinates, age
Folic Stagnic Podzol (a)	O	0-6	Forest floor, non-decomposed, 5YR 4/6	Fourth coastal bar <i>Pinus sylvestris</i> (L.) 60% <i>Vaccinium myrtillus</i> (L.) 20% <i>Sphagnum</i> sp. (L.) 20% 60°38'44.7"N 32°57'53.9"E 1590±25 years BP
	E	6-11	Dry, grains of quartz, 5YR 7/1, Clay Loam	
	Bs (1)	11-45	Roots, moist, structureless, iron concretions, 5YR 6/6, Fine Sand	
	Bs (2)	45-70	Red spots of iron, GLEY 1 7/N, Fine Sand	
	Bg	70-90	Anoxic conditions, GLEY 1 6/N, Fine Sand	
Folic Stagnic Podzol (b)	O	0-11	Forest floor, non-decomposed, 5YR 4/6	Third coastal bar <i>P. sylvestris</i> 40% <i>V. myrtillus</i> 30% <i>Sphagnum</i> sp. 30% 60°38'47.4"N 32°57'51.3"E 455±25 years BP
	E	11-23	Dry, roots, 5YR 7/1, Loamy Fine Sand	
	Bs (1)	23-44	Pseudofiber, iron flow, wet, roots, 5YR 6/6, Sandy Loam	
	Bs (2)	44-65	Gray, pseudofiber, LEY 1 7/N, Fine Sand	
	Bg	65+	Wet, sand, GREY 1 6/N, Fine Sand	
Folic Podzol	O	0-10	Forest floor, non-decomposed, 5YR 4/6	Second coastal bar <i>P. sylvestris</i> 30% <i>V. myrtillus</i> 30% <i>Sphagnum</i> sp. 60% 60°38'44.4"N 32°57'46.6"E 135±30 years BP
	E	10-13	Dry, inclusions of stones, 5YR 7/1, Sandy Loam	
	Bs	13-75	Coal layer, ocher, rusty spots, 5YR 6/6, Fine Sand	
Entic Podzol	O	0-3	Forest floor, non-decomposed, 5YR 4/6	First coastal bar <i>P. sylvestris</i> 20% <i>V. myrtillus</i> 30% <i>Sphagnum</i> sp. 50% 60°38'43.4"N 32°57'42.3"E 70±25 years BP
	E	3-6	Sand, roots, 5YR 4/4, Clay Loam	
	Bs	6-40	Ocherous, moist, sandy, inclusions of coals, roots, red spots, 5YR 6/6, Sandy Loam	

In our opinion, high soil drainage prevents the development of a well-developed E horizon. In this soil, ferruginous pellicles were observed; an anaerobic environment and the development of gley processes occur at a depth of 70 cm. The thickness of the podzolic horizon is 5 cm with a high content of quartz. The

underlying horizon is the horizon for the insertion of the mineral phase, which is divided into two parts, differing in colour and density of addition. The underlying horizon is denser and has a greater number of ferrous spots. This is due to the soil type which is close to the stage of quasiequilibrium (climacteric condition), or is already in this state.

Table 2

The age of the coastal bars in the transgression of Lake Ladoga

Soil	Depth, cm	Radiocarbon age, years BP±SD
Folic Stagnic Podzol (a)	11-45	1590±25
Folic Stagnic Podzol (b)	63-70	455±25
Folic Podzol	13-75	135±30
Entic Podzol	6-40	70±25

As a result of the analysis of spatial distribution of soils, it can be concluded that, as the age increases, the degree of weathering of the mineral part of the soil profile increases. That process of podzalization is closely related to the position in the landscape and the drainage of the territory. As the age increases, the occurrence of pines increases. The occurrence of mosses depends on the moisture content in the soil and the crown density. Soils develop according to the podzolic type, migration of ferrum elements and accumulation in gley horizons with the formation of ferruginous complexes occurs.

Physical-chemical characteristics of soils and biological activity

The main soil physical-chemical and biological analyses of soils were carried out. The results are shown in Table 3.

From the data obtained, pH of the soils is slightly acid (6.1-6.5), moderately acid (5.6-6.0), strongly acid (5.1-5.5) and very strongly acid 4.5-5.0. This is due to the presence of aggressive organic acids (fulvic acids) in the soil. The processes of Podzol formation are closely related to the acid reaction, due to the destruction of the mineral part of the soil by organic acids and the presence of ferrum and aluminum ions in the soil-absorbing complex. In the horizons, where there is active weathering of the mineral part, the lowest acidity is observed.

According to the data on the microbiological activity, the processes of biological transformation of a substance are actively undergoing in soils due to favorable conditions for the activity of microorganisms.

This is linked with the high humidity of the sites under investigation and the availability of organic material in the soil. It is also possible to note the high microbial biomass in the investigated areas. Forest ecosystems are characterized by high activity of microbial biomass in the upper horizons, referring to our data, microbial biomass is concentrated in horizon O, where microorganisms transform vegetative forest litter. Down through the soil profile, this indicator drops. In the

Table 3

Physical-chemical characteristics of soils of the Ladoga transgression bars

Soil horizon	pH _{H₂O}	pH _{CaCl₂}	Exchange acidity	Hydrolytic acidity	Basal respiration, mg CO ₂ /g/hour	Substrate-induced basal respiration, mg/g/hour	C _{mic} , mg*g ⁻¹	Metabolic quotient	Texture class		
									sand	silt	clay
Folic Stagnic Podzol (a)											
O	6.01	5.04	0.5	1.5	0.17	0.18	7.72	0.02	n/d	n/d	n/d
E	4.44	3.85	0.6	0.6	0.02	0.03	1.71	0.01	43	30	27
Bs(1)	5.35	4.69	0.1	0.6	0.03	0.03	1.56	0.02	98	2	1
Bs(2)	5.66	5.01	0.1	0.2	0.04	0.04	1.94	0.02	90	9	1
G	5.99	5.21	0.4	0.5	0.02	0.03	1.50	0.02	87	12	1
Folic Stagnic Podzol (b)											
O	5.98	4.99	0.6	1.0	0.18	0.26	10.86	0.02	n/d	n/d	n/d
E	4.58	4.15	0.9	0.9	0.03	0.04	1.94	0.02	78	21	1
Bs(1)	5.41	4.86	0.3	0.6	0.04	0.04	1.94	0.02	81	7	12
Bs(2)	5.63	4.97	0.2	0.6	0.02	0.03	1.70	0.01	90	9	1
G	5.01	4.13	0.1	0.6	0.04	0.04	2.10	0.02	98	1	1
Folic Podzol											
O	6.23	5.46	1.0	1.5	0.1	0.2	8.24	0.01	n/d	n/d	n/d
E	4.92	4.17	0.5	0.6	0.01	0.01	0.57	0.01	75	20	5
Bs	5.67	4.92	0.2	0.4	0.04	0.04	1.86	0.02	93	7	1
Entic Podzol											
O	6.2	5.74	1.0	1.3	0.09	0.16	6.66	0.01	n/d	n/d	n/d
E	5.42	4.17	0.5	1.5	0.05	0.13	5.61	0.01	32	35	34
Bs	5.73	4.83	0.4	0.9	0.03	0.04	1.96	0.02	78	14	8

soil of the coastal bars of Lake Ladoga, there is a trend towards an increase in biological activity with age. More developed soils have a high index of microbial activity and microbial biomass. The metabolic quotient is an indicator of the stability of the microbial community, the higher it is the less stable the community is. The microbial communities of the studied region are stable in the ecosystem. There were no significant differences between young and old age coastal ridges. On the first and second bars, the microbiological activity and biomass are slightly higher. Climax forest communities are characterized by a high level of energy conservation.

Data on the content of organic carbon and nitrogen in the soil were also obtained, and the C/N index was calculated, the data are presented in Table 4.

Table 4

The content of organic carbon, nitrogen and C/N index of the soils of the Ladoga transgression bars (m±SD)

Soil horizon	C, g*kg ⁻¹	N, g*kg ⁻¹	C/N
Folic Stagnic Podzol (a)			
O	223.1±11.15	11.2±0.5	20
E	3.2±0.16	0.2±0.01	16.0
Bs (1)	1.6±0.08	0.3±0.01	5.3
Bs (2)	1.1±0.05	0.2±0.01	5.5
G	0.9±0.05	0.2±0.01	4.5
Folic Stagnic Podzol (b)			
O	345.0±17.25	23.0±1.1	15
E	4.3±0.21	0.3±0.01	14.3
Bs (1)	2.7±0.13	0.3±0.01	9.0
Bs (2)	1.9±0.09	0.3±0.01	6.3
G	1.5±0.08	0.2±0.01	7.5
Folic Podzol			
O	364.0±18.2	23.4±1.1	12
E	2.3±0.11	0.3±0.01	7.7
Bs	1.1±0.05	0.2±0.01	5.5
Entic Podzol			
O	365.0±18.2	29.8±1.4	12
E	19.7±0.98	0.9±0.05	21.9
Bs	2.3±0.11	0.3±0.01	7.7

The content of carbon and nitrogen in soils is not high, which indicates a high activity of microorganisms in this region. The carbon content can present an inverse of the microbiological activity; the higher the carbon content in the soil, the lower the microbiological activity index. The enrichment of humus with nitrogen is high in the lower horizons. In podzolic horizons it is low, this is due to active weathering processes. The carbon content in the soil decreases with the depth, the same dependence is also noted for the nitrogen content. Most of the organic residues accumulate in the upper horizon and are represented by plant litter; due

to the activity of microorganisms this material is transformed and re-absorbed by plants, the part that is not absorbed by plants goes into organomineral compounds and migrates down the profile. Depending on the age of the ecosystems, the content of organic matter in the soil decreases, as does the nitrogen. This is due to the involvement of carbon and nitrogen pools in the biological cycle of substances.

We analyzed the soil texture; the results are shown in Table 3. According to the data obtained, we can identify some patterns in the formation of the mineral part of the soil profile. With increasing age of soils, the destruction of soil aggregates and the migration of soil particles down the profile are clearly pronounced. First, this is due to the high level of moistening in the region, as well as to the active processes of Podzol formation and, as a consequence, the destruction of the mineral part of the soil by aggressive organic acids. In the E horizons, active chemical weathering of minerals occurs, as well as their further accumulation in the underlying horizons of the soil profile.

Elemental Composition of HAs

The obtained data on the HAs elemental composition, atomic ratios and degree of oxidation are presented in Table 5. From the distribution of organic carbon in HAs, it can be noted that they are divided into two groups, the first, up to 40% and more than 40%. In the fourth coastal bar, which is the oldest, in the elemental composition of HAs, the carbon content reaches 39%, this is due to the leaching of low-carbon molecules from organogenic horizons. In profiles of other coastal bars, the distribution varies from 42 to 49%. In the third coastal bar, the carbon percentage reaches 42%, which is also associated with the active leaching of low-carbon molecules. In the first coastal bar (youngest bar), the carbon content also reaches 42%, this is due to the low profile development and accumulation of organic matter in the upper horizon, the process of removal of mineral and organic particles is poorly developed here. The highest carbon content is observed in the profile of the second coastal bar. Also noted is the pattern of increasing the oxygen content with age, in the fourth coastal bar the oxygen content reaches 51%, in the second from 44 to 49%. An analysis of the elemental composition of humic acid preparations showed that soil HAs are the most humified, their low values of atomic ratio H/C mod and high O/C values indicate this.

An increase in the degree of hydromorphism in taiga soils is accompanied by an increase in H/C values. This is due to the lower microbiological activity of podzolic soils, which contributes to better preservation of carbohydrate and amino acid fragments in the structure of HAs. Assessment of the degree of hydromorphism was carried out based on signs of gley processes (color, peat accumulation and oxidation degree). Analysis of the elemental composition of HAs of the studied soils revealed a decrease in the profile values H/C mod in all soils, which indicates an increase in the share of aromatic fragments in the HAs structure of the mineral horizons (Fig. 4).

Table 5

Elemental composition of the studied humic acids from surface soil horizons (m±SD)

Sample No	Soil horizon	C, %	H, %	N, %	O, %	C/N	H/C	O/C	H/C mod*	W**
Folic Stagnic Podzol (a)										
1	O	39±1.95	6±0.3	4±0.2	46	11	1.89	0.97	3.19	0.05
Folic Stagnic Podzol (b)										
2	O	42±2.1	6±0.3	2±0.1	45	21	1.74	0.87	2.91	0
3	E	48±2.4	6±0.3	2±0.1	39	24	1.52	0.68	2.44	-0.15
4	Bs	49±2.4	6±0.3	2±0.1	38	25	1.35	0.67	2.24	-0.02
Folic Podzol										
5	E	49±2.1	6±0.3	3±0.15	37	17	1.39	0.64	2.25	-0.11
Entic Podzol										
6	O	42±2.1	6±0.3	3±0.15	44	19	1.80	0.89	3.00	-0.02
7	E	42±2.1	6±0.3	3±0.15	44	18	1.59	0.88	2.77	0.17
8	Bs	48±2.4	6±0.3	3±0.15	38	18	1.56	0.68	2.48	-0.20

Note: *H/C mod - The number of substituted hydrogen atoms in the humic acids; $(H/C) \text{ mod} = (H/C) + 2(O/C) \times 0.67$; H/C and W indexes are calculated according to DS Orlov (1985). * H/C mod - The number of substituted hydrogen atoms in the HAs. $(H/C) \text{ mod} = (H/C) + 2(O/C) \times 0.67$. ** W - Oxidation coefficient. $W = (2C-H)/O$. C/N, H/C, O/C, H/Cmod and W was calculated from mole fraction of carbon, hydrogen, oxygen and nitrogen content.

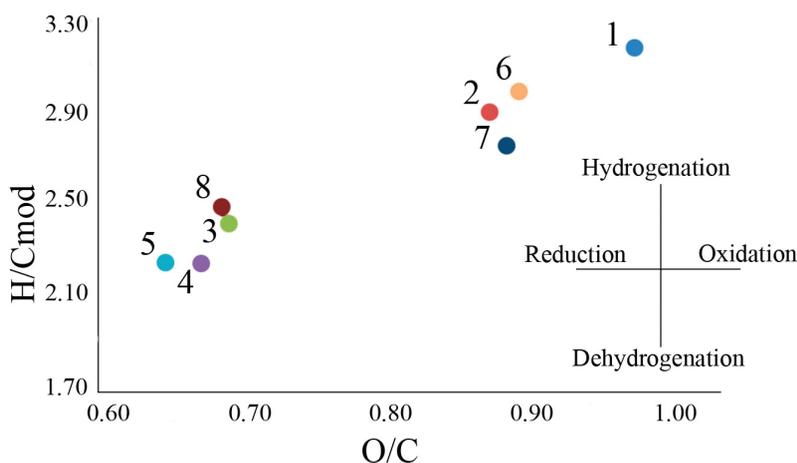


Fig. 4. H/Cmod and O/C atomic ratios of the elements in humic acids. H/C mod - The number of substituted hydrogen atoms in the humic acids, $(H/C) \text{ mod} = (H/C) + 2(O/C) \times 0.67$. Sample numbers correspond to Table 5

The degree of oxidation showed that almost all studied HAs were weakly reduced (from -0.20 to 0.05). The exception was the HAs of the first coastal bar, the degree of oxidation reaches $+0.17$. Weak reduction of preparations of HAs of organogenic horizons is determined by the constant flow of fresh organic residues and their weak humification.

Characterization of HAs by ^{13}C -NMR spectroscopy

Spectra's of the CP/MAS ^{13}C -NMR are given in Figure 5. Various molecular fragments were identified by CP/MAS ^{13}C -NMR spectroscopy (Table 6): carboxyl ($-\text{COOR}$); carbonyl ($-\text{C}=\text{O}$); CH_3- , CH_2- , CH -aliphatic; $-\text{C}-\text{OR}$ alcohols, esters and carbohydrates; phenolic ($\text{Ar}-\text{OH}$); quinone ($\text{Ar}=\text{O}$); aromatic ($\text{Ar}-$), which indicates the great complexity of the structure of HAs and the polyfunctional properties that cause their active participation in soil processes [48].

The presence of carboxyl, hydroxyl, and carbonyl groups in combination with aromatic structures ensures the ability of HAs to enter exchange and donor-acceptor interactions, formation of hydrogen bonds, and active participation in sorption processes.

Table 6

Chemical shifts of atoms of the ^{13}C molecular fragments of humic acids

Chemical shift, ppm	The type of molecular fragments
0-46	C, H-substituted aliphatic fragments
46-60	Methoxy and O, N-substituted aliphatic fragments
60-110	Aliphatic fragments doubly substituted by heteroatoms (including carbohydrate) and methine carbon of ethers and esters
110-160	C, H-substituted aromatic fragments; O, N-substituted aromatic fragments
160-185	Carboxyl groups, esters, amides and their derivatives
185-200	Quinone groups; Groups of aldehydes and ketones

The group's chemical shifts are given in Table 7. The aromatic group is calculated from the sum of the shifts of 110-185 ppm. Aliphatic fragments are calculated from the sum of the shifts of 0-110 ppm, 180-200 ppm. $\text{AL}_{h,r} + \text{AR}_{h,r}$ (total number of unoxidized carbon atoms) - the signals were summed over the regions 0-46 and 110-160 ppm. C, H-AL / O, N-AL. Signals from C, H-alkyls were summed in the range 0-47 ppm, O, N-alkyl at regions 46-60 and 60-110 ppm [48]. The presence of all peaks of the carbon species which are required for identification of the studied substances as humic acids was revealed. The most pronounced peaks were related to the aliphatic carbon groups. Also, the presence of evident peaks of aromatic and carboxylic areas was obvious as well. This indicates that the investigated powders could be identified as humic substances, namely, as humic acids.

From the obtained morphological data, we can conclude that the development of soils of the coastal bars proceeds through a podzolic type of soil formation with the accumulation of long aliphatic chains (fatty acids, phospholipids). They are dominated by oxygen-containing fragments, which can cause their high migration ability. They promote the mobilization of mineral compounds and their migration along the soil profiles. On different aged coastal bars, the accumulation of aromatic fragments of humic substances was discovered. On the fourth and first coastal bars, carboxyl groups accumulate (26-31%). Aliphatic groups accumulate on the second and third coastal bars, which is associated with excessive moisture and reduction of environmental conditions.

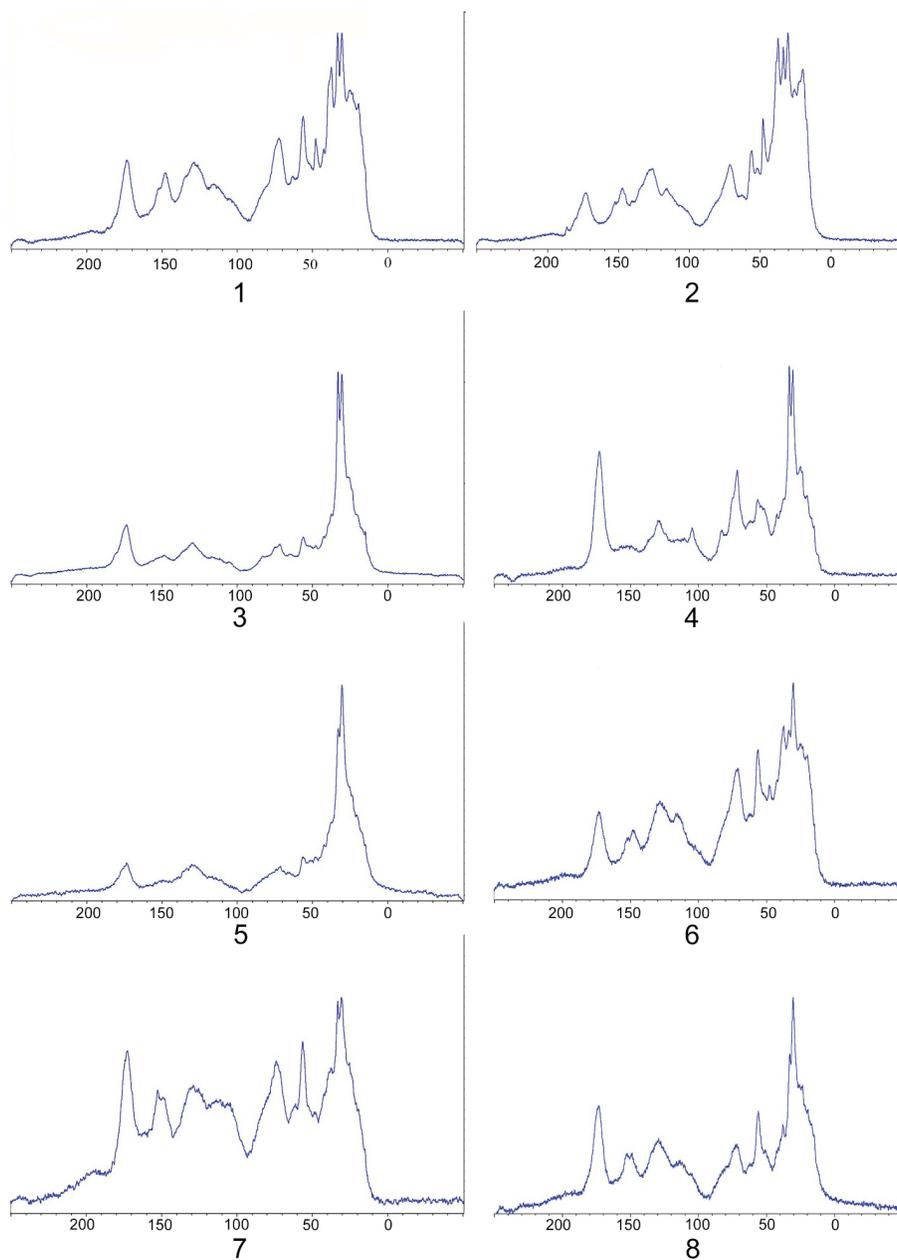


Fig. 5. CP/MAS ^{13}C -NMR spectra of soils from the coastal bars.
Number corresponds to Table 7;
Horizontal axis - Chemical shift, ppm,
Vertical axis - Relative intensity, dimensionless

Table 7

**Percentage of carbon in the main structural fragments of humic acids
from the studied surface soil horizons (according to CP/MAS ¹³C-NMR data)**

Sample No	Soil horizon	Chemical shifts, ppm						AR	AL	AR/ AL	AL h _r + AR h _r	C ₂ H-AL/ O ₂ N-AL
		0- 47	47- 60	60- 110	110- 160	160- 185	185- 200					
Folic Stagnic Podzol (a)												
1	O	40	9	23	19	7	2	26	74	0.35	59	1.23
Folic Stagnic Podzol (b)												
2	O	47	12	17	18	5	1	23	77	0.30	65	1.62
3	E	49	10	13	14	9	5	23	77	0.30	63	2.12
4	Bs	37	19	17	14	11	1	25	75	0.34	52	1.03
Folic Podzol												
5	E	59	6	14	13	6	3	19	81	0.23	71	2.96
Entic Podzol												
6	O	38	10	24	19	6	2	25	75	0.34	58	1.12
7	E	26	8	30	24	7	5	31	69	0.45	50	0.68
8	Bs	38	8	20	19	11	4	29	71	0.41	57	1.35

Note: *AR - Aromatic fraction; AL - Aliphatic fraction; AL_{h_r} + AR_{h_r} % - Hydrophobicity degree; C₂H-AL/O₂N-AL - The degree of decomposition of organic matter.

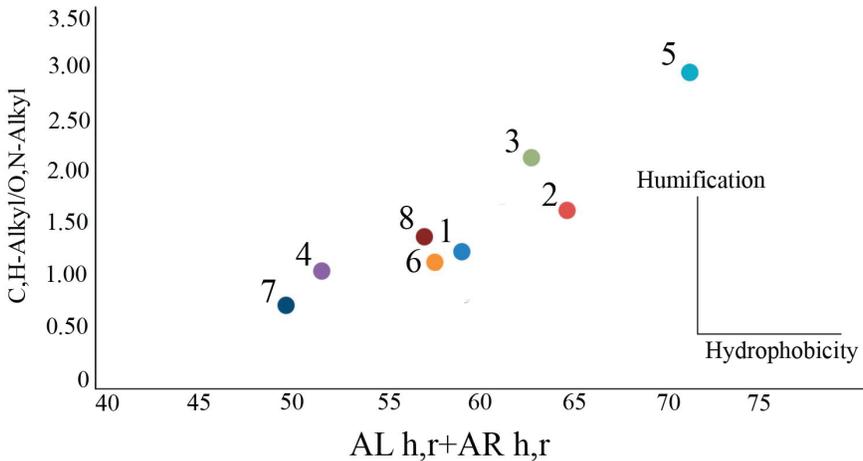


Fig. 6. The diagram of integrated indicators of the molecular composition of humic acids. Sample numbers correspond to Table 7; AL_{h_r} + AR_{h_r} indicates total number of unoxidized carbon atoms

For a numerical description of the structure of humic acids, we used the method of graphical representation of the data in the coordinates C₂H-alkyl/O₂N-alkyl – AL_{h_r} + AR_{h_r} (Fig. 6), which serves as a convenient technique to demonstrate the contribution of oxidation (humification) processes and hydrophobicity (sustainability).

HAs of the studied soils are represented by weakly oxidized compounds and are more resistant to environmental factors. Excessive moistening not only leads

to accumulation of humic substances, but also causes accumulation of humic substances in the hydromorphic soils enriched with aliphatic structures.

Discussion of the research

The investigations of chronoserries allow analyzing the dynamics of ecosystems in time and determining the trends of accumulation and transformation of organic material [1, 3, 10]. Time and spatial distribution of soils are the most important factors of soil formation, which provides the appearing of material and energy factors that are a necessary condition for the evolution of soils [1-2, 14].

There are many studies of chronoserries of anthropogenic landscape (post-mining areas, dumps). The development of Podzols occurs according to the zonal types of soil formation, the accumulation of organic material, microbiological activity increase and the stable microbial communities in old-age areas form. According to our data, the same dependence is revealed, young sites are characterized by low biomass stability and low microbiological activity [49-52].

The content of nitrogen and carbon in young natural ecosystems is higher than that in anthropogenic ecosystems. The ratio of carbon and nitrogen in natural ecosystems is higher. These factors develop due to the involvement of carbon and nitrogen pools in the natural cycle. Young ecosystems are most similar to the ecosystems of the Arctic and Antarctic regions affected by the alluvial factors due to poor development of the soil cover. It is also worth noting that research of technogenic postchronoserries can begin at the first stage of soil formation, whereas natural ecosystems are usually old-age systems, this article describes a chronoserries of four transgression bars with an age of 70 ± 25 to 1590 ± 25 years BP. This allows to study the processes of soil formation considering the time of their activity. The main parameter by which developing soils of regenerative biogeocoenoses of new lithogenic surfaces can be referred to models is the determined time of the beginning of soil formation in certain bioclimatic and lithologic-geomorphological conditions [18, 53-57].

To determine the age of the coastal bars, we used the method of radiocarbon dating, which made it possible to determine the age of the investigated soils with high accuracy. To determine the age of the coastal bars, we used the method of radiocarbon dating, which made it possible to estimate the age of the investigated soils with high accuracy [58-63]. The evolution of the humus state is clearly distinguished in the ranks of chronoserries of anthropogenic and natural landscapes. For natural ecosystems with stable microbial communities, organic matter is involved in the cycle, whereas on technogenic ones, accumulation occurs under conditions of a low microbial biomass content. The formation of Podzols is associated with a change in the chemical characteristics of fine texture soils. This is due to the weathering of the mineral part in the soil profile, expressed primarily in the decarbonatization of fine particles, which leads to a decrease in the pH of the aqueous suspension [64].

In general, the elemental composition of the HAs is comparable with previous data for soils of the boreal zone [35-36, 47-48, 65-66]. Features of HAs formed in cold conditions and, especially, in hydromorphic soils are characterized by a relatively high H content and a reduced O content compared to sub-boreal and polar soils [67-69]. The elemental composition of HAs is the most important indicator determining the progress of humification, oxidation and degree of condensation of HAs [66, 70]. The term hydrogenation refers to a chemical reaction involving the addition of a hydrogen molecule to an organic substance [71]. An increase in the hydrogen content of the humification products indicates that long aliphatic chains are formed or can be inherited from parent material. Excessive moistening not only leads to the accumulation of humic substances, but also affects their molecular composition, and causes the accumulation of humic substances in the studied soils enriched with aliphatic structures.

The molecular composition of HAs is also similar to HAs isolated from the boreal zone, the prevalence of the alkyl zone is noted, which is associated with a low degree of humification of the organic material [35-36, 47-48, 65-66]. Depending on the age, the molecular composition of the HAs from Podzol changes; more mature soils contain more aromatic fragments. In younger soils, the content of aromatic fragments decreases, while in the youngest studied Podzol, the content of aromatic fragments increases again. Such dynamics can be associated with precursors of humification, composition of plant residues, and hydrophobicity degree.

Conclusions

As a result of the study of the soil chronoserries of transgression bars, it was determined that all soils are of the Podzol group with varying degrees of profile development. The youngest soils (70 ± 25 years BP) are characterized by a thin profile with signs of podzolic horizon (Entic Podzols). As the thickness of the podzolic horizon increases, a powerful horizon with signs of Stagnic appears and anaerobic conditions near the entry of groundwater form. All investigated area is composed of sediments of Lake Ladoga and is well drained and aerated, the type of texture class is sandy, loamy sand and sandy loam. The formation of Podzols in waterlogged conditions leads to the leaching of organic carbon into Lake Ladoga, this is due to the light texture class and a high hydrogen content in HAs.

The content of carbon and nitrogen in the soil, the degree of enrichment of humus with nitrogen, and microbiological activity were determined. In chronoserries, the carbon content connects with the microbiological activity. Thus, as the age increases, carbon and nitrogen content decreases and microbiological activity increases. This is due to the high level of carbon involvement in the biological cycle of the ecosystem. The decrease in nitrogen content is associated with a change in vegetation on the coastal transgression. A high rate of stability of microbiological communities in the investigated areas was noted.

Analysis of the molecular composition of HAs showed that aliphatic groups

accumulate in the soils. This is due to the precursors of humification. Because of the increased oxidation, HAs molecules have a high migration ability. Due to evolution of Podzols, aliphatic groups and the accumulation of humic substances in the soil increased, with an increase of -OCH compounds in molecular composition of HAs; it makes HAs more aggressive and leads to increased migration ability. The molecular composition of HAs of young soils is enriched with aromatic fragments and oxygen-containing functional groups, which ensures their high thermodynamic stability.

References

1. Abakumov EV. Accumulation and transformation of organic matter in different-aged dumps from sand quarries. *Eurasian Soil Science*. 2008;8:988-963. doi: [10.1134/S1064229308080061](https://doi.org/10.1134/S1064229308080061)
2. Mokma DL, Yli-Halla M, Linfquist K. Podzol formation in sandy soils of Finland. *Geoderma*. 2004;120:259-272. doi: [10.1016/j.geoderma.2003.09.008](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2003.09.008)
3. Bronick CJ, Mokma DL. Podzolization in a sand pit in Northern Michigan. *Soil Science Society of America J*. 2005;69(6):1757-1760. doi: [10.2136/sssaj2004.0119](https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0119)
4. Abakumov EV, Lisitsyna OV, Gagarina EI. Samovosstanovleniye rastitel'nosti i nachal'nykh stadiy pochvoobrazovaniya v posttekhnogennykh mestorozhdeniyakh Maluksinskogo peschanogo kar'yera (Leningradskaya oblast') [Self-restoration of vegetation and initial stages of formation in the post-technogenic landscapes of the Maluka sand pit (Leningrad region)]. In: *Ekologiya i biologiya pochv* [Ecology and biology of soils]. Kazeev K and Kolesnikov S, editors. Rostov on Don: Tsentry valeologii vuzov Rossii Publications; 2004. pp. 3-7. In Russian
5. Aleksandrovskiy AL, Alexandrovskaya EI. Evolyutsiya pochv i geograficheskaya sreda [Evolution of soils and geographic environment]. Moscow: Nauka Publ.; 2005. 223 p. In Russian
6. Paton TR, Mitchell PB, Adamson D, Buchanan RA, Fox MD, Bowman G. Speed of podzolisation. *Nature*. 1996;260(5552):601-602. doi: [10.1038/260601a0](https://doi.org/10.1038/260601a0)
7. Abakumov EV, Gagarina EI, Popov AI. Humus formation and development of Podzol soil during primary succession of plant on mining-quarries complex in taiga zone (Leningrad Region). *Ecology and Future-Bulgarian Journal of Ecological Science*. 2003;3(4):22-25.
8. Dymov AA, Gabov DN. Pyrogenic alterations of Podzols at the North-East European part of Russia: Morphology, carbon pools, PAH content. *Geoderma*. 2015;241-242:230-237. doi: [10.1016/j.geoderma.2014.11.021](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.11.021)
9. Burges A, Drover DP. The rate of Podzol development in sands of the Woy Woy district, N.S.W. *Australian Journal of Botany*. 1953;1:83-94. doi: [10.1071/BT9530083](https://doi.org/10.1071/BT9530083)
10. Barrett LR, Schaetzl RJ. An examination of podsolization near Lake Michigan using chronofunctions. *Canadian J Soil Science*. 1992;72:527-541. doi: [10.4141/cjss92-044](https://doi.org/10.4141/cjss92-044)
11. Alexander EB, Burt R. Soil development on moraines of Mendenhall Glacier, southeast Alaska: 1. The moraines and soil morphology. *Geoderma*. 1996;72:1-17. doi: [10.1016/0016-7061\(96\)00021-3](https://doi.org/10.1016/0016-7061(96)00021-3)
12. Dickson BA, Crocker RL. A chronosequence of soils and vegetation near Mount Shasta, California: III. Some properties of the mineral soils. *J Soil Science*. 1954;5:173-191. doi: [10.1111/j.1365-2389.1954.tb02186.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1954.tb02186.x)
13. Jauhiainen E. Age and degree of podzolization of sand soils on the coastal plain of northwest Finland. *Soc. Sci. Fenn. Commentat. Biol*. 1973;68:1-32.
14. Emmer IM. *Humus form and soil development during a primary succession of monoculture Pinus sylvestris forests on poor sandy substrates*. PhD Thesis. Amsterdam: Universiteit van Amsterdam; 1995. 135 p.

15. Melkerud P-A, Bain DC, Jongmans AG, Tarvainen T. Chemical, mineralogical and morphological characterization of three podzols developed on glacial deposits in northern Europe. *Geoderma*. 2000;94:125-148. doi: [10.1016/S0016-7061\(99\)00043-9](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00043-9)
16. Gagarina EI, Shelemin AN. *Evolyutsionnyye aspekty pochvoobrazovaniya na zemlyanykh voyennykh ob'yektakh* [Evolutionary aspects of soil formation at land military sites]. In: *Problemy evolyutsii pochv* [Problems of the evolution of soils. Proceedings of the Russian Conf.]. Pushchino: Pushchino Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2003. pp. 157-160. In Russian
17. Cerli C, Celi L, Johansson M-B, Kogel-Knabner I, Rosenqvist L, Zanini E. Soil organic matter changes in a spruce chronosequence I. Carbon and lignin dynamics. *Soil Science*. 2006;171:837-849. doi: [10.1097/01.ss.0000228061.23334.98](https://doi.org/10.1097/01.ss.0000228061.23334.98)
18. Abakumov EV, Frouz J. Evolution of the soil humus status on the calcareous neogene clay dumps of the Sokolov quarry complex in the Czech Republic. *Eurasian Soil Science*. 2009;7:773-779.
19. Cerli C, Celi L, Kaiser K, Guggenberger G, Johansson M-B, Cignetti A, Zanini E. Changes in humic substances along an age sequence of Norway spruce stands planted on former agricultural land. *Organic Geochemistry*. 2008;39:1269-1280. doi: [10.1016/j.orggeochem.2008.06.001](https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2008.06.001)
20. Abakumov EV, Trubetskoy O, Demin D, Celi L, Cerli C, Trubetskaya O. Humic acid characteristics in podzol soil chronosequence. *Chem Ecol*. 2010;26:59-66. doi: [10.1080/02757540.2010.497758](https://doi.org/10.1080/02757540.2010.497758)
21. Nadporozhskaya MA, Mohren GMJ, Chertov OG, Komarov AS, Mikhailov AV. Soil organic matter dynamics at primary and secondary forest succession on sandy soils in the Netherlands: An application of soil organic matter model ROMUL. *Ecol. Model*. 2006;190(3/4):399-418. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2005.03.025](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.025)
22. Schaetzl RJ, Isard SA. The distribution of Spodosol soils in southern Michigan: A climatic interpretation. *Annals of the American Association of Geographers*. 1991;81:425-442. doi: [10.1111/j.1467-8306.1991.tb01703.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-8306.1991.tb01703.x)
23. Valerio MW, McDaniel PA, Gessler PE. Distribution and properties of podzolized soils in the northern rocky mountains. *Soil Science Society of America Journal*. 2016;80(5):1308-1316. doi: [10.2136/sssaj2016.04.0109](https://doi.org/10.2136/sssaj2016.04.0109)
24. Gerasimov DV, Subetto DA. History of lake Ladoga in the light of archaeological data. *Izvestia: Herzen University Journal of Humanities & Sciences*. 2009;106:37-49. In Russian
25. Subetto DA. The history of Ladoga lake forming and of it's connection to the Baltic sea. *Society. Environment. Development*. 2007;1:111-120. In Russian
26. Biske YS, Sumarev IV, Sheetov MV. Late Holocene paleoseismic event at southeastern coast of Lake Ladoga. I. Principles of research and deformation structures. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Seriya 7. Geologiya. Geografiya = Vestnik of Saint-Petersburg University. Earth Sciences*. 2009;7(1):3-25. In Russian
27. *Ladoga*. Rumyantseva VA and Kondratieva SA, editors. St. Petersburg: Nestor-History Publ.; 2013. 467 p. In Russian
28. Ludikova AV. Diatom evidences for the mid-Holocene Lake Ladoga transgression. *Izvestiya Russkogo Geograficheskogo Obshchestva*. 2015;147(4):38-51. In Russian
29. Sheetov MV, Biske YS, Sumarev IV. Late Holocene paleoseismic event at southeastern coast of Ladoga Lake. II. Parameters. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Seriya 7. Geologiya. Geografiya = Vestnik of Saint-Petersburg University. Earth Sciences*. 2010;7(3):18-28. In Russian
30. Sheetov MV, Biske YS, Pleshivtseva ES, Marakov AY. Late-Holocene water-level changes of the Volkhov river near Staraya Ladoga Late-Holocene water-level changes of the Volkhov River near Staraya Ladoga. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Seriya 7. Geologiya. Geografiya = Vestnik of Saint-Petersburg University. Earth Sciences*. 2005;7(4):3-16. In Russian

31. Versilin NN, Kleimenova GI. On the problem of comprehension of Ladoga transgression and origin of Neva River. *Izvestiya Russkogo Geograficheskogo Obshchestva*. 2012;144(4):33a-41. In Russian
32. Aleksandrovsii AL, Arslanov KA, Davydova NN, Doluchanov PM, Zaitseva GI, Kirpichnikov AN, Kuznetsov DD, Lavento M, Ludikova AV, Nosov EN, Savel'eva LA, Sapelko TV, Subetto DA. New data on the Ladoga transgression, the Neva River formation, and agricultural development of northwestern Russia. *Doklady Earth Sciences*. 2009;425:274-278. doi: [10.1134/S1028334X09020226](https://doi.org/10.1134/S1028334X09020226)
33. Lodygin ED, Beznosikov VA. The molecular structure and elemental composition of humic substances from Albeluvisols. *Chemistry and Ecology*. 2010;26:87-95. doi: [10.1080/02757540.2010.497759](https://doi.org/10.1080/02757540.2010.497759)
34. Ejarque E, Abakumov E. Stability and biodegradability of organic matter from Arctic soils of Western Siberia: Insights from ¹³C-NMR spectroscopy and elemental analysis. *Solid Earth*. 2016;7:153-165.
35. Lodygin E, Beznosikov V, Abakumov E. Humic substances elemental composition of selected taiga and tundra soils from Russian European North-East. *Polish Polar Research*. 2017;38:125-147.
36. Celi L, Schnitzer M, Nègre M. Analysis of carboxyl groups in soil humic acids by a wet chemical method, Fourier-transform infrared spectrophotometry, and solution state carbon-13 nuclear magnetic resonance. A comparative study. *Soil Science*. 1997;162:189-197. doi: [10.1097/00010694-199703000-00004](https://doi.org/10.1097/00010694-199703000-00004)
37. Ponomareva VV. Usloviya vodno-mineral'nogo pitaniya rasteniy kak glavnyy faktor fitotsenogeneza i pochvoobrazovaniya [Conditions of water-mineral nutrition of plants as the main factor of phytocoenogenesis and soil formation]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1984;8:29-38. In Russian
38. *IUSS Working Group WRB*. World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming and creating legends for soil maps World Soil Resources Reports 106. FAO. Rome; 2015. 203 p.
39. *Assessment methods for soil carbon*. Lal R, Kimble JM, Follet RF and Stewart BA, editors. USA: Lewis Publ.; 2001. 676 p.
40. Wentworth CK. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology*. 1922;30(5):377-392.
41. Rozhkov VA, Bondarev AG, Kuznetsova IV, Rakhmatulloev KR. Fizicheskie i vodno-fizicheskie svoystva pochv: Uchebno-metodicheskoe posobie [Physical and hydrophysical properties of soils. Manual]. Moscow: MGUL Publ.; 2002. 75 p. In Russian
42. Jenkinson DS, Powlson DS. The effects of biocidal treatment on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. *Soil Biology and Biochemistry*. 1976;8:209-213. doi: [10.1016/0038-0717\(76\)90005-5](https://doi.org/10.1016/0038-0717(76)90005-5)
43. Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS. An extraction method for measuring soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry*. 1987;6:703-707. doi: [10.1016/0038-0717\(87\)90052-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(87)90052-6)
44. Abakumov EV, Mukhametova N. Microbial biomass and basal respiration of selected Sub-Antarctic and Antarctic soils in the areas of some Russian polar stations. *Solid Earth*. 2014;5:705-712. doi: [10.5194/se-5-705-2014](https://doi.org/10.5194/se-5-705-2014)
45. Orlov DS. Khimiya pochv [Chemistry of soils]. Moscow: MSU Publishing House; 1981. 376 p. In Russian
46. Swift RS. Organic matter characterization. In: *Methods of soil analysis. Part 3. Chemical methods*. Sparks DL, editor. Bigham JM, editor-in-chief. Madison, Wisconsin, USA: Soil Science Society of America, Inc. and American Society of Agronomy, Inc.; 1996;5:1018-1020.
47. Vasilevich RS, Lodygin ED, Beznosikov VA. Molecular-mass distribution of tundra soils humic substances from the European northeast of Russia. *Vestnik of Saint-Petersburg State University. Seriya 3. Biologiya*. 2015;4:103-111. In Russian

48. Lodygin ED, Beznosikov VA, Vasilevich RS. Molecular composition of humic substances in tundra soils (¹³C-NMR spectroscopic study). *Eurasian Soil Science*. 2014;47:400-406. doi: [10.1134/S1064229314010074](https://doi.org/10.1134/S1064229314010074)
49. Olsson M, Melkerud P-A. Chemical and mineralogical changes during genesis of a Podzol from till in Southern Sweden. *Geoderma*. 1989;45(3-4):267-287. doi: [10.1016/0016-7061\(89\)90011-6](https://doi.org/10.1016/0016-7061(89)90011-6)
50. Nierop KG, Buurman P, de Leeuw JW. Effect of vegetation on chemical composition of H horizons in incipient podzols as characterized by NMR and pyrolysis-GC/MS. *Geoderma*. 1999;90(1-2):111-129. doi: [10.1016/S0016-7061\(98\)00095-0](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(98)00095-0)
51. Frouz J, Keplin B, Pižl V, Tajovský K, Starý J, Lukešová A, Nováková A, Balík V, Háněl L, Materna J, Düker C, Chalupský J, Rusek J, Heinkele T. Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. *Ecolog. Engineer*. 2001;17:275-284. doi: [10.1016/S0925-8574\(00\)00144-0](https://doi.org/10.1016/S0925-8574(00)00144-0)
52. Buurman P, Jongmans AG. Podzolisation and soil organic matter dynamics. *Geoderma*. 2005;125(1-2):71-83. doi: [10.1016/j.geoderma.2004.07.006](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.07.006)
53. Emmer IM, Sevink J. Temporal and vertical changes in the humus form profile during a primary succession of *Pinus sylvestris*. *Plant and Soils*. 1994;167:281-295.
54. Dai KH, Johnson CE. Applicability of solid-state ¹³C CP/MAS NMR analysis in Spodosols: chemical removal of magnetic materials. *Geoderma*. 1999;93:289-310. doi: [10.1016/S0016-7061\(99\)00072-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00072-5)
55. Parfitt RL, Yuan G, Theng BKG. A ¹³C-NMR study of the interactions of soil organic matter with aluminum and allophane in podzols. *European Journal of Soil Science*. 1999;50:695-700. doi: [10.1046/j.1365-2389.1999.00274.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.1999.00274.x)
56. Frouz J, Novakova A. Interactions between soil development, vegetation, and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites. *European Journal of Soil Biology*. 2004;44:109-121. doi: [10.1016/j.ejsobi.2007.09.002](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.09.002)
57. Bardy M, Fritsch E, Derenne S, Allard T, Nascimento NR, Bueno GT. Micromorphology and spectroscopic characteristics of organic matter in waterlogged podzols of the upper Amazon basin. *Geoderma*. 2008;145(3-4):222-230. doi: [10.1016/j.geoderma.2008.03.008](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.03.008)
58. Lentz H, Lademann HD, Ziechmann W. Proton resonance spectra of humic acids from the solum of a Podzol. *Geoderma*. 1973;18:325-328. doi: [10.1016/0016-7061\(77\)90040-4](https://doi.org/10.1016/0016-7061(77)90040-4)
59. Skjemstad JO, Waters AG, Hanna JV, Oades JM. Genesis of Podzols on coastal dunes in Southern Queensland. IV. Nature of the organic fraction as seen by ¹³C nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Australian Journal of Soil Research*. 1992;30:667-681. doi: [10.1071/SR9920667](https://doi.org/10.1071/SR9920667)
60. Wilcken H, Sorge C, Schulten H-R. Molecular composition and chemometric differentiation and classification of soil organic matter in Podzol B-horizons. *Geoderma*. 1997;76:193-219. doi: [10.1016/S0016-7061\(96\)00107-3](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(96)00107-3)
61. Reintam L, Elmar K., Rooma I. Development of soil organic matter under pine on quarry detritus of open-cast oil-shale mining. *Forest Ecology and Management*. 2002;171:191-198. doi: [10.1016/S0378-1127\(02\)00472-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00472-3)
62. Sauer D, Wagner S, Brukner H. Soil development on marine terraces near Metaponto (Gulf of Taranto, southern Italy). *Quaternary international*. 2010;222:48-63. doi: [10.1016/j.quaint.2009.09.030](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.09.030)
63. Abakumov EV. Chronology of primary soil ontogenesis: A problem review. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Seriya 3. Biologiya*. 2011;3:114-119. In Russian
64. Kurach V, Frouz I, Kurach M, Mako A, Shustr J, Chepek D, Romanov OV, Abakumov EV. Changes of some physical properties of soils in the chronoserry of the sites of self-emergence of the farm-department Sokol complex, Czech Republic. *Eurasian Soil Science*. 2012;3:309-316.

65. Dutta K, Schuur AG, Neff JC, Zimov SA. Potential carbon release from permafrost soils of Northeastern Siberia. *Global Change Biology*. 2006;12:2336-2351. doi: [10.1111/j.1365-2486.2006.01259.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01259.x)
66. Beznosikov VA, Lodygin ED. High-molecular organic substances in soils. *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. 2010;1:24-30. In Russian
67. Baldock JA, Preston CM. Chemistry of carbon decomposition processes in forests as revealed by solid-state carbon-13 nuclear magnetic resonance. In: *Carbon Forms and Functions in Forest Soils*. Kelly JM and McFee WW, editors. Madison, Wisconsin, USA: Soil Science Society of America Inc.; 1995. 89-117 pp.
68. Panettieri M, Knicker H, Murillo JM, Madejón E, Hatcher PG. Soil organic matter degradation in an agricultural chronosequence under different tillage regimes evaluated by organic matter pools, enzymatic activities and CPMAS ¹³C NMR. *Soil Biology and Biochemistry*. 2014;78:170-181. doi: [10.1016/j.soilbio.2014.07.021](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.07.021)
69. Xu J, Zhao B, Chu W, Mao J and Zhang J. Chemical nature of humic substances in two typical Chinese soils (upland vs paddy soil): A comparative advanced solid state NMR study. *Science of The Total Environment*. 2017;576:444-452. doi: [10.1016/j.scitotenv.2016.10.118](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.118)
70. Polyakov V, Abakumov E. Molecular composition of humic substances isolated from selected soils and cryconite of the Grønfyorden area, Spitsbergen. *Polish Polar Research*. 2019;40(2):105-120. doi: [10.24425/ppr.2019.128369](https://doi.org/10.24425/ppr.2019.128369)
71. Orlov DS. Pochvennaya khimiya: Uchebnik [Soil Chemistry: A Textbook]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1985. 376 p. In Russian

*Received 16 August 2019; Revised 27 November 2019;
Accepted 05 December 2019; Published 27 December 2019*

Author info:

Abakumov Evgeny V, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Applied Ecology, Saint Petersburg State University, 13B Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-5248-9018>

E-mail: e_abakumov@mail.ru

Polyakov Vyacheslav I, Engineer, Department of Applied Ecology, Faculty of Biology, Saint Petersburg State University, 13B Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-6171-3221>

E-mail: slavon6985@gmail.com

Orlova Ksenia S, Student, Department of Applied Ecology, Saint Petersburg State University, 13B Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-3063-0604>

E-mail: Orlkse@yandex.ru

For citation: Abakumov EV, Polyakov VI, Orlova KS. Podzol development on different aged coastal bars of Lake Ladoga. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:6-31. doi: [10.17223/19988591/48/1](https://doi.org/10.17223/19988591/48/1)

УДК 631.412:631.435:551.34 (234.851)

doi: 10.17223/19988591/48/2

В.В. Старцев, Ю.А. Дубровский, Е.В. Жангуров, А.А. Дымов

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар, респ. Коми, Россия

Пространственная неоднородность свойств почв в зоне распространения островной мерзлоты (Приполярный Урал)

Исследование выполнено при финансовой поддержке проекта РФФИ № 18-34-00618 «Особенности органического вещества почв Приполярного Урала» и комплексной программы фундаментальных научных исследований УрО РАН № 18-4-4-14 «Разнообразии основных компонентов экосистем в широтном и высотном градиентах западного макросклона Северного и Приполярного Урала».

Пространственная неоднородность свойств почв определяется различными почвенными комбинациями в пределах элементарных почвенных ареалов (ЭПА). Рассмотрены морфологические и физико-химические свойства почв горно-лесного и горно-тундрового поясов Приполярного Урала на примере двух траншей. Почвы горно-лесного пояса формируются в спорадически-пятнистом ЭПА, а почвы горно-тундрового пояса – в регулярно-циклическом ЭПА. Выявлено, что высокая гетерогенность напочвенного растительного покрова обуславливает специфичность формирования различных почвенных комбинаций, различающихся генетически и морфологически. В горно-лесном поясе формируются торфяно-перегнойно-криометаморфическая почва (Histic Cambi-Turbic Cryosol (Humic)), торфяно-криозём глеевый криогенно-ожелезнённый (Histic Cryosol (Turbic, Reductaquic)) и торфяно-криозём криогенно-ожелезнённый (Histic Cryosol). В горно-тундровом поясе формируются подбур глеевый глинисто-иллювирированный мерзлотный (Stagnic Entic Podzol (Skeletal, Turbic, Reductaquic)), подбур иллювиально-гумусовый глееватый мерзлотный (Folic Cryosol (Skeletal, Humic)) и подбур глинисто-иллювирированный (Stagnic Entic Podzol (Turbic, Skeletal)). По физико-химическим показателям выявлено, что увеличение содержания обменных катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} в органогенных горизонтах исследуемых почв определяется составом мохово-лишайникового яруса и сменой доминантов напочвенного покрова, которые маркируют различные условия увлажнения экосистемы. Содержание углерода и азота в минеральных горизонтах почв горно-тундрового пояса значительно выше, чем в почвах горно-лесного пояса, что обусловлено низкой биологической активностью почв горно-тундрового пояса из-за суровых климатических условий и большей консервацией органического вещества в минеральных горизонтах.

Ключевые слова: мерзлотные почвы; неоднородность свойств; многолетнемерзлые породы ММП; Cryosol; Podzol.

Введение

Пространственное варьирование морфологических, физико-химических и физических свойств почв определяется различными природными факто-

рами, изучение которых может привести к более глубокому пониманию почвы как природного тела и процесса почвообразования в целом. Структура почвенного покрова (СПП) той или иной территории характеризуется специфическими особенностями, и без ее изучения исследования не могут быть полноценными [1, 2].

Современному изучению различных аспектов почвенного покрова северных регионов, в том числе горных территорий, уделяется огромное внимание [3–6]. Территория Приполярного Урала относится к южному пределу распространения криолитозоны на европейском северо-востоке России, для которого характерна островная и редкоостровная мерзлота [7]. Влияние криогенных процессов проявляется в виде формирования льдистой мерзлоты, специфической структурной организации почвенных горизонтов, образования или разрушения почвенной структуры [8]. Структура почвенного покрова района исследования характеризуется значительной пестротой, обусловленной сочетанием контрастных экологических условий и широким рядом факторов: мозаичностью растительного покрова, характером почвообразующих пород и рельефа (крутизна и экспозиция склонов), наличием высотных растительных поясов и влияния криогенеза [9, 10]. Важность изучения горных экосистем подчеркивается их значимостью в поддержании биосферных функций и сохранении глобального биоразнообразия [11]. Отмечается важная роль почвенного покрова в формировании разнообразия наземных экосистем [12]. Исследования пространственного варьирования свойств почв позволят получить более достоверную информацию об особенностях почвенного покрова Приполярного Урала.

В связи с этим цель данного исследования – изучение пространственной неоднородности свойств почв Приполярного Урала.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены на территории национального парка «Югыд ва» (рис. 1). Согласно почвенно-географическому районированию территория исследования относится к округу Приполярного Урала горно-тундровых и горно-лесных глееподзолистых потёчно-гумусовых почв [13]. Почвообразующими породами служат элювий и элюво-делювий, которые представлены преимущественно метаморфическими сланцами и кварцито-песчаниками [14, 15]. Характерной чертой склонов Приполярного Урала является формирование крупноглыбовых образований – курумов, солифлюкционных террас, что типично для склонов с ледниковыми и с элювиальными и делювиальными образованиями. Согласно [16] почвы региона относятся к очень холодному подтипу длительно сезоннопромерзающего типа. Климат Приполярного Урала резко континентальный, суровый, с длительной морозной зимой и коротким прохладным летом. Среднегодовая температура воздуха равна $-3,2^{\circ}\text{C}$, абсолютная минимальная температура -55°C (январь)

и максимальная $+30^{\circ}\text{C}$ (июль) [17]. По проведенным ранее исследованиям [18] среднегодовая температура воздуха на высотах от 400 до 610 м изменялась от $-1,5$ до $-2,2^{\circ}\text{C}$, а появление устойчивых отрицательных температур воздуха происходит во второй половине октября. Глубина деятельного (сезонно-талого) слоя почв на период исследований (с 24 июля по 04 августа 2013 г.) составляла от 0,4 до 1 м.

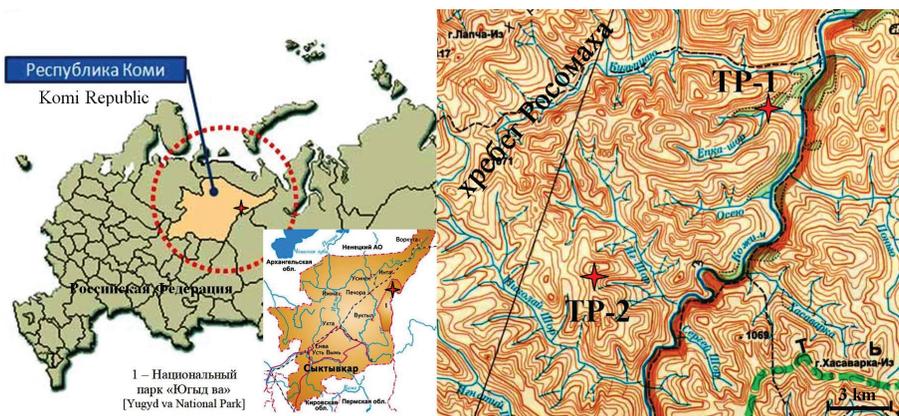


Рис. 1. Расположение объектов исследования. Обозначения: TP-1 – траншея в горно-лесном поясе; TP-2 – траншея в горно-тундровом поясе (фрагмент туристской карты масштаба 1:200 000, Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») [Fig. 1. Location of research objects. Designations: TP-1 - Trench in the mountain-forest belt, TP-2 - Trench in the alpine tundra belt]

Для определения неоднородности морфологических и физико-химических свойств мерзлотных почв использовали траншейный метод. Данный метод позволяет выявить особенности изменения свойств почв в пределах нескольких метров [19]. Траншея горно-лесного пояса (рис. 2, А) заложена в ельнике ерниково-зеленомошном на высоте 430 м над ур. м., длина траншеи составляет 3,8 м. Координаты расположения: $65^{\circ}08'12.5''\text{N}$, $60^{\circ}51'24.0''\text{E}$. Траншея горно-тундрового пояса (рис. 2, В) заложена перпендикулярно пологому склону северо-западной экспозиции хребта Росомаха (высота 961 м над ур. м.) протяженностью 4,1 м. Координаты расположения: $65^{\circ}02'06.3''\text{N}$, $60^{\circ}35'19.2''\text{E}$.

Для тундр и лесов северных регионов характерна мозаичность растительного покрова, обусловленная быстрой сменой в пространстве экологических условий, протекающими в почве криогенными процессами, микро-рельефом, пестротой микроклиматических условий [20]. Кроме этого, при закладке траншей выполнены многочисленные прикопки для определения типа элементарного почвенного ареала (ЭПА) исследуемой территории. Растительный покров описан с использованием стандартных геоботанических методов [21]. Траншеи разделены на три сегмента по смене доминан-

тов в напочвенном растительном покрове. Основная роль отведена описанию таких характеристик, как состав, общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов и проективное покрытие отдельных сегментов. В травяно-кустарничковом покрове описана вертикальная и горизонтальная структура, учитывали видовой состав и ОПП. Проективное покрытие каждого вида оценивали в составе яруса непосредственно на всей пробной площади. При описании напочвенного покрова регистрировали видовой состав, ОПП и степень господства видов. Сегменты траншей описывали отдельно. Параметры, характеризующие сообщество в целом, например сомкнутость крон и т.п., на этом этапе не учитывали.

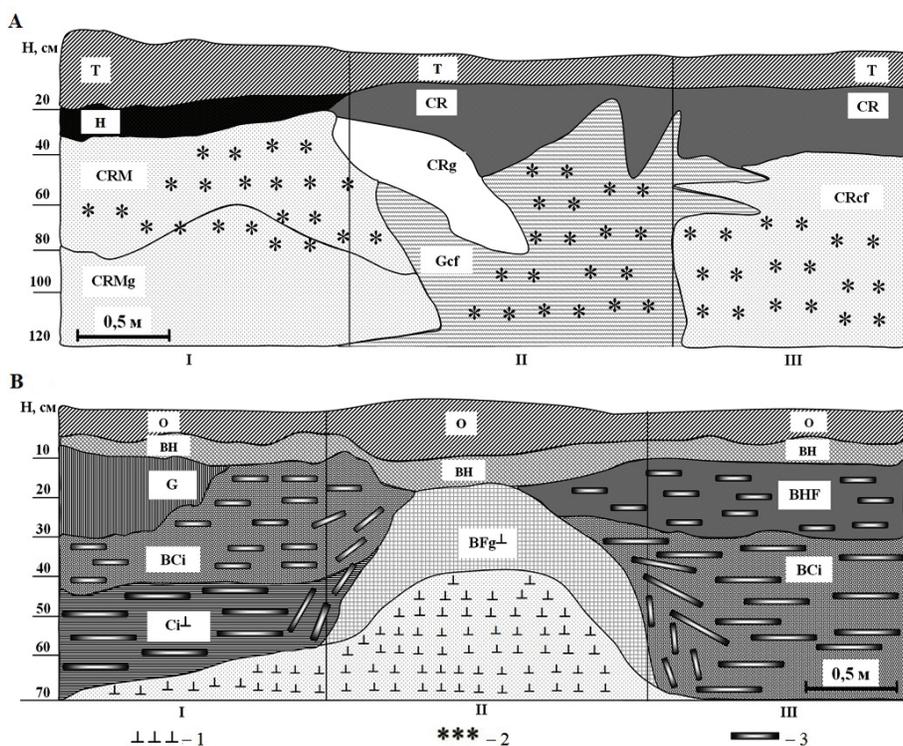


Рис. 2. Схемы исследованных траншей: А – траншея горно-лесного пояса; В – траншея горно-тундрового пояса. I, II, III – номера сегментов. 1 – подстиление многолетнемерзлыми породами, 2 – грунтовый лёд, 3 – обломки горных пород
[Fig. 2. Schemes of the investigated trenches. A - Trench of the mountain forest belt, B - Trench of the alpine tundra belt. I, II, III - Segment numbers. 1 - Permafrost, 2 - Ground ice, 3 - Fragments of rocks]

Почвенные образцы для химического анализа отобраны по горизонтам. Диагностику и классификационное положение почв осуществляли согласно

«Полевому определителю почв России» [22] и международной классификации почв WRB [23]. Для исследованных почв определяли основные физико-химические параметры: кислотность, валовое содержание углерода, азота, обменные формы кальция и магния, содержание железа и алюминия [24]. Содержание углерода и азота определяли на элементном анализаторе EA-1110 (Carlo Erba, Италия) в ЦКП «Хроматография» Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН [25]. Определение pH – потенциометрически со стеклянным электродом (Аквилон И-500, Россия) с соотношением почва:раствор (для органогенных горизонтов – 1:25, для минеральных – 1:2,5). Гранулометрический состав определяли по методу Качинского [26]. Содержание оксалаторастворимых форм железа и алюминия, растворимых в кислом растворе оксалата аммония, диагностировали методом атомно-эмиссионной спектрометрии. Для извлечения из почвы дитиониторастворимых форм соединений железа вне зависимости от степени окристаллизованности использовали метод Мера–Джексона, критерий Швертмана рассчитывали по формуле ($K_{ш} = Fe_{ox} / Fe_{dith}$) [27].

Результаты исследования и обсуждение

Морфологические свойства исследуемых почв

Горно-лесной пояс (рис. 3, А)

Кочковатый микрорельеф в горно-лесном поясе характеризует появление спорадически-пятнистых ЭПА, обусловленных специфическими процессами биологической природы – предельно структурными элементами (ПСЭ) [28]. К таким элементам можно отнести приствольные повышения, межкроновые западины и моховые кочки, которые определяют различия в напочвенном покрове. В траншее горно-лесного пояса по сегментам наблюдается смена доминантов мохово-лишайникового яруса. В первом сегменте, расположенном в приствольном пространстве, доминируют сфагновые мхи. Во втором сегменте доминантами являются политриховые мхи, в третьем – зеленые мхи. Известно, что такие изменения в составе напочвенного покрова свидетельствуют о снижении степени увлажнения почв [29]. Таким образом, напочвенный покров и морфологическое строение почв в пределах отдельных сегментов имеют ряд отличий.

I сегмент – сфагновый

Кустарники: Сомкнутость 0,1–0,2. *Betula nana* L. высотой до 0,6 м.

Травяно-кустарничковый ярус: ОПП 20–30%. Доминирует *Carex vaginata* Tausch. До 20% приходится на *Vaccinium vitis-idaea* L., 5–10% – *Rubus chamaemorus* L.

Мохово-лишайниковый ярус: ОПП 95%. Доминант (более 80%) – *Sphagnum girgensohnii* Russow. 10–20% приходится на *Polytrichum commune* Hedw.

Под представленной растительностью формируется торфяно-переходно-криометаморфическая почва (*Histic Cambi-Turbic Cryosol* (Hu-

mic)) (рис. 3, А-I). Строение профиля: Т (0–20 см) – Н (20–30 см) – CRM (30–80 см) – CRMg (80–120 см). Характерной особенностью криометаморфической почвы является рассыпчатая пластинчато-плитчатая структура горизонта CRM, формирующаяся под влиянием сезонных процессов промерзания/оттаивания [30]. В профиле почвы встречается сезонная мерзлота несливающегося типа, которая образуется в местах накопления снега в зимний период и хорошего дренажа в летний. Кроме этого, следует подчеркнуть вероятное влияние ели, на приствольном возвышении которой сформировались моховая подушка и перегнойный горизонт Н.

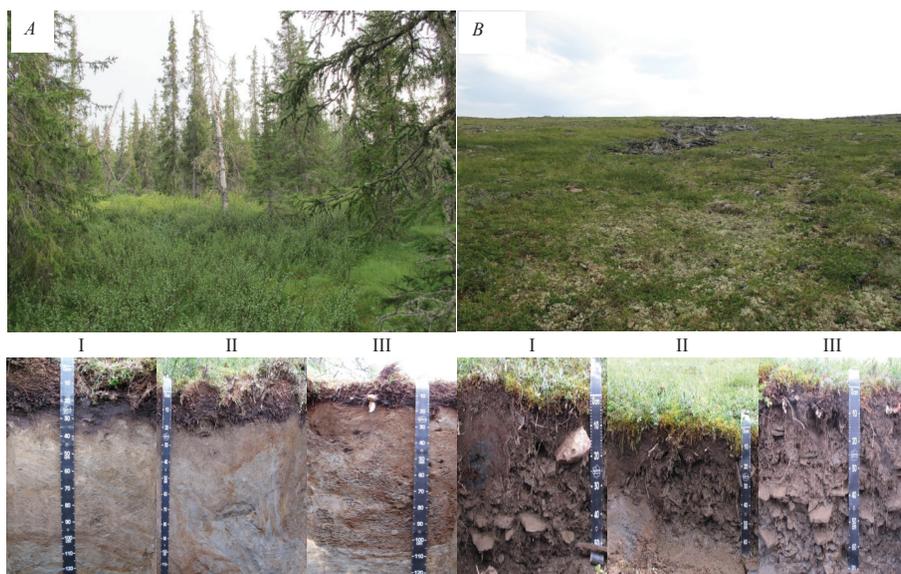


Рис. 3. Растительность и почвы исследованных траншей:

A – траншея горно-лесного пояса; *B* – траншея горно-тундрового пояса.

I, II, III – номера сегментов. Автор фото А.А. Дымов

[Fig. 3. The vegetation and soil of the investigated trenches. *A* - Trench of the mountain forest belt, *B* - Trench of the alpine tundra belt. I, II, III - Segment numbers. Photos by AA Dymov]

II сегмент – долгомошный

Кустарники: Сомкнутость 0,2–0,3. *V. nana* высотой до 0,7 м.

Травяно-кустарничковый ярус: ОПП 30%. Три вида. Доминирует *C. vaginata*. До 10% *R. chamaemorus*. Единично *V. vitis-idaea*.

Мохово-лишайниковый ярус: ОПП 90%. Три вида. Доминант (более 70%) – *P. commune*. До 25% *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Доля *S. girgensohnii* не превышает 2–3%.

Почва представлена торфяно-криозёмом глеевым криогенно-ожелезнённым (*Histic Cryosol (Turbic, Reguistaquic)*) (рис. 3А-II). Строение профиля: Т (0–15 см) – CR (15–50 см) – CRg (25–80 см) – Gcf (20–120 см). Глеевый

горизонт Gcf имеет вихреобразный рисунок, что является отличительной чертой почв криогенного отдела. Признаком криогенного влияния для почв гумидных областей является миграция закисных форм оксида железа к фронтам промерзания. Профиль торфяно-криозёма содержит охристые микрогоризонты, где оксиды железа пропитывают структурные агрегаты, также концентрируясь в мелкие конкреции или ржавые пятна, что дает основание для выделения криогенно-ожелезнённого подтипа [31].

III сегмент – зеленомошно-долгомошный

Кустарники: Сомкнутость 0,1–0,2. *V. nana* высотой до 0,6 м.

Травяно-кустарничковый ярус: ОПП 30%. Согосподствуют два вида: *C. vaginata* и *V. vitis-idaea*.

Мохово-лишайниковый ярус: ОПП 90%. Согосподствуют два вида: *P. commune* и *P. schreberi*.

Почва сегмента III – торфяно-криозём криогенно-ожелезнённый (*Histic Cryosol*) (рис. 3, А-III). Строение профиля: Т (0–14 см) – CR (14–40 см) – CRcf (40–120 см). Однако в профиле отсутствуют криогенный вихревой рисунок и признаки оглеения. Нижележащий горизонт CRcf характеризуется отсутствием ярко выраженной структуры, большим количеством горизонтальных прослоек грунтового льда (линзы льда) и трубчатых железистых конкреционных новообразований.

Предельные структурные элементы играют важную роль в формировании СПП. Высокая гетерогенность напочвенного покрова обуславливает специфичность формирования различных почвенных комбинаций [1]. Таким образом, показано, что в пределах нескольких метров почвы, формирующиеся под различными ПСЭ элементарного почвенного ареала, могут быть тесно связаны между собой, но и иметь хорошо диагностируемые генетические отличия. Для горно-лесного пояса Приполярного Урала нами впервые был выделен тип криоземов криогенно-ожелезнённых. Ранее тип криоземов был отмечен только для горно-тундрового пояса [32]. Однако схожие криоземы встречаются в горных лесах Хэнтэйского нагорья в Монголии [33], в структуре почвенного покрова горных экосистем Красноярского края 9% от всей площади почв составляют криоземы с комбинациями палеокриоземов [34].

Горно-тундровый пояс (рис. 3, В)

В горно-тундровом поясе формируются регулярно-циклические ЭПА. Они характеризуются «пятнами» почв, обусловленных периодическим пучением и растрескиванием почвенной толщи в результате замерзания и оттаивания, что характерно для мерзлотных почв Приполярного Урала. Профиль траншеи горно-тундрового пояса содержит большое количество обломков горных пород, составляющих примерно 50–70% от объема. Важной характеристикой микрорельефа является расположение траншеи перпендикулярно куруму, располагающемуся в 15 м, что обуславливает проявление такого явления, как криогенная десерпция. Многолетнемерзлые породы в траншее появляются на глубине 40–60 см. Согласно многочисленным прикопкам ме-

зоструктуру почвенного покрова можно определить как сочетания-мозаики [3]. Почвы горно-тундрового пояса характеризуются хорошо выраженным иллювиально-гумусовым горизонтом и представлены несколькими подтипами подбуров.

I сегмент – зеленомошный

Кустарники: Сомкнутость 0,3. Число видов – три. Преобладает *B. nana*. Единично *Salix glauca* L. и *S. recurvigemmis* A.K. Skvortsov.

Травяно-кустарничковый ярус: ОПП 10%. Доминант (более 90% ОПП) – *C. arctisibirica* (Jurtzev) Czerep., единично *Hierochloe alpina* (Sw.) Roem. & Schult. и *Pedicularis compacta* Stephan.

Мохово-лишайниковый ярус: ОПП 98%. Более 50% – *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwägr. *P. schreberi* – до 35%. Лишайники 5–7%: *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. Единично *Dicranum scoparium* Hedw.

Профиль *подбура глеевого глинисто-иллювирированного мерзлотного (Stagnic Entic Podzol (Skeletal, Turbic, Reductaquic))* (рис. 3, B-I) в сегменте I характеризуется маломощной грубогумусированной подстилкой и подстилкой ММП с глубины 60 см (рис. 2, B). Строение: О (0–5 см) – ВН (5–11 см) – G (11–30 см) – BCi (11(30)–40(45) см) – Ci[⊥] (40(45)–60 см). Процесс оглеения наиболее контрастно проявляется в горизонте G, который характеризуется наибольшим количеством мелкозема в профиле почвы. На верхней поверхности обломков пород присутствуют глинистые пленки мощностью до 1–2 мм. Кровля ММП залегает на глубине 40 см и представляет собой высокольдистый слой с примесью мелкозема. Предположительно это разновидность гольцового подземного льда, который образует отдельные пласты до 3 м мощности, заполняет промежутки между обломками горных пород.

Травяно-кустарничковый ярус: ОПП 10–15%. Доминант (более 90%) *C. arctisibirica*. До 5% приходится на *Dryas octopetala* L., единично отмечены *Lagotis minor* (Willd.) Standl. и *V. vitis-idaea*.

Мохово-лишайниковый ярус: ОПП 98%. Более 80% приходится на *P. schreberi*. Проективное покрытие *Aulacomnium turgidum* до 5%. Единично – *C. arbuscula*, *Polytrichum juniperinum* Hedw. и *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm.

Во II сегменте формируется *подбур иллювиально-гумусовый глееватый мерзлотный (Folic Cryosol (Skeletal, Humic))* (см. рис. 3, B-II). Строение: О (0–10(13) см) – ВН (10(13)–20 см) – BFg[⊥] (20–40(70) см). Отличительной чертой II сегмента является отсутствие обломков горных пород в профиле, которые вытеснены в стороны и «поставлены на ребро». Вероятно, это связано с криогенной десерпцией (приподыманием) обломков в результате образования льда в промежутках между ними, что является основным механизмом движения курумов. В нашем случае в сегменте II произошло вытеснение ММП к поверхности и рассортировка обломочного щебнистого материала в противоположные стороны от мерзлоты.

III сегмент – лишайниковый

Кустарники: Сомкнутость 0,4–0,5. Содоминируют *B. nana* и *S. glauca*. Отмечена *S. recurvigemis*.

Травяно-кустарничковый ярус: ОПП 10%. Доминант (более 90% ОПП) *C. arctisibirica*. 5% *V. vitis-idaea*, единично *H. alpina* и *Bistorta vivipara*.

Мохово-лишайниковый ярус: ОПП 98%. Более 50% покрытия – *C. islandica*. До 20% *P. schreberi*.

Третий сегмент траншеи представлен *подбуром глинисто-иллювирированным (Stagnic Entic Podzol (Skeletal, Turbic))* (рис. 3, В-III). Строение: О (0–7 см) – ВН (7–9(13) см) – ВНf (9(13)–30 см) – ВСi (30–70 см). С глубины 70 см почва характеризуется обильным подстилением обломками горных пород, обуславливающим минимальное количество мелкозема и хороший почвенный дренаж, который, в свою очередь, препятствует застою влаги и образованию условия для процессов оглеения. Аналогично сегменту I с глубины 30 см на верхней поверхности горизонтальных граней обломков пород появляются глинистые пленки мощностью до 2 мм.

Таким образом, в результате воздействия криогенеза в почвах горно-тундрового пояса происходящие изменения в выраженности морфологических почвенных признаков (наличие оглеения, образование криогенной структуры, ожелезнение) приводят к значительному разнообразию почв в пространстве. Почвенные комбинации траншей горно-лесного и горно-тундрового поясов, состоящие из трех почв в пределах одной траншеи, сложно включить в рамки существующих норм при почвенном картировании, в которых рассматриваются преобладающие ЭПА [35], особенно для почв труднодоступных горных территорий [36].

Свойства исследуемых почв

Анализ гранулометрического состава (таблица) исследованных почв горно-лесного пояса показал, что почвы характеризуются высоким содержанием фракции физической глины. Согласно классификации Качинского [25], по суммарному содержанию частиц физической глины (<0,01) можно сказать, что торфяно-перегнойно-криометаморфическая почва (сегмент I) развивается на легких/средних суглинках. Максимальное суммарное содержание частиц <0,01 составляет 34% в средней части профиля. Криоземы (сегменты II и III) формируются на средних суглинках. Содержание частиц физической глины для торфяно-криозема глеевого криогенно-ожелезненного максимально – 38%, а для торфяно-криозема криогенно-ожелезненного – 41%. Несмотря на существенное пространственное варьирование морфологических признаков между сравниваемыми сегментами, распределение фракции физической глины не имеет четко выраженной дифференциации по профилю.

Для почв горно-тундрового пояса выявлено преобладание крупных фракций мелкозема. Из анализа гранулометрического состава почв траншеи горно-тундрового пояса следует, что подбур глееватый глинисто-иллювири-

рованный мерзлотный развивается на легких высокощелочистых суглинках. Содержание частиц <0,01 варьирует от 8 до 30%.

Физико-химические и физические свойства исследованных почв
[Physical and chemical properties of soils]

No	Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	pH		Обменные катионы [Exchangeable cations]		Содержание фракций [Content of fractions]	
			H ₂ O _{water}	KCl _{salt}	Ca ²⁺	Mg ²⁺	<0,001	<0,01
					ммоль/100 г [mmol/100 g]		%	
Траншея горно-лесного пояса [Trench of the mountain-forest belt]								
I	T	0–20	4,4	3,4	10,5	5,3		
	H	20–30	4,7	3,7	5,9	0,5		
	CRM	30–80	5,4	3,6	8,4	2,5	17	34
	CRMg	80–120	5,9	4,0	10,1	3,2	17	33
II	T	0–15	4,4	3,3	8,8	4,4		
	CR	15–50	4,9	3,6	4,2	1,5	18	38
	CRg	25–80	5,8	3,9	10,9	3,6	19	38
	Gcf	20–120	5,9	4,1	11,5	3,8	22	36
III	T	0–14	4,4	3,4	14,7	4,8		
	CR	14–40	5,1	3,6	5,4	2,4	19	37
	CRcf	40–120	5,8	4,0	8,8	3,8	25	41
Траншея горно-тундрового пояса [Trench of the alpine tundra belt]								
I	O	0–5	5,2	4,1	14,8	4,3		
	BH	5–11	5,0	3,6	5,3	1,3	10	20
	G	11–30	4,7	3,6	1,7	0,5	11	30
	BCi	11(30)–40(45)	5,6	3,8	2,1	3,5	6	15
	C ₁	40(45)–60	5,7	3,3	2,5	4,7	4	8
II	O	0–10(13)	5,1	4,1	21,8	5,8		
	BH	10(13)–20	5,1	3,6	5,8	1,3	10	26
	BFG ₁	20–40(70)	4,9	3,6	1,5	0,4	12	31
III	O	0–7	5,1	4,0	23,2	4,7		
	BH	7–9(13)	4,7	3,7	6,1	1,0	13	21
	BHF	9(13)–30	5,4	3,6	0,7	0,3	7	11
	BCi	30–70	5,7	3,7	2,4	0,6	4	10

Подбур иллювиально-гумусовый глееватый мерзлотный – на средних суглинках (31% частиц <0,01 мм). Подбур глинисто-иллювирированный – от легких суглинков до супеси (до 21% частиц физической глины). Полученные результаты подтверждаются литературными данными [37, 38], в которых показано, что в условиях криогенеза в почвообразующих породах легко-среднесуглинистого состава происходит накопление частиц крупнопылеватого размера. В нижней части профиля альфегумусовых почв увеличивается содержание среднего и мелкого песка, а утяжеление гранулометрического состава оказывает влияние на почвенный дренаж, в результате чего образуются условия для восстановительного процесса и почвенного

оглеения. Учитывая суровые климатические условия горно-тундрового пояса, близкое залегание многолетнемерзлых пород и высокую щебнистость по всему профилю в рассматриваемых горных почвах Приполярного Урала, важную роль в соотношении гранулометрических фракций играют криогенные процессы [39].

Почвы исследованных траншей имеют слабокислую реакцию среды как водной, так и солевой вытяжек (см. таблицу). Органогенные горизонты обладают наибольшей кислотностью. Показано, что моховые органогенные горизонты почв горно-лесной траншеи несколько более кислые (рН 4,4), чем маломощные грубогумусированные подстилки почв горно-тундрового пояса (рН 5,1). В минеральных горизонтах происходит плавное уменьшение кислотности с глубиной до близких к нейтральным значениям. Значения рН водной вытяжки минеральных горизонтов достигали в почвах горно-лесного пояса 5,9 ед. рН, для почв горно-тундрового пояса – 5,7 ед. рН. Полученные данные соотносятся с результатами по криоземам, развивающимся в лиственничниках Средней Сибири, где рН в подстилке достигал 4,7, а в минеральных горизонтах – 6,1 [40], и данными для криогенных почв Западной Антарктики, в которых величина рН также изменяется от слабокислой в органогенных горизонтах до нейтральной в нижних минеральной части профиля [41]. Это говорит о сродстве климатических условий, характере растительности между сравниваемыми регионами, в результате чего формируются схожие типы почв с подобными химическими показателями. В целом тенденция уменьшения кислотности с глубиной сохраняется для всех исследованных почв.

В результате биогенного накопления наибольшие концентрации обменных форм кальция и магния как для почв траншеи горно-лесного, так и горно-тундрового пояса наблюдаются в органогенных горизонтах. В составе обменных катионов преобладает Ca^{2+} . Происходит заметное варьирование содержания обменных катионов в горизонтальном направлении от сегмента I до сегмента III, которое, вероятно, определяется характером напочвенной растительности. В почвах горно-лесного пояса содержание Ca^{2+} изменялось от 8,8 до 14,7 ммоль/100 г при уменьшении в напочвенном покрове доли сфагновых и увеличении доли зеленых мхов, что характерно для лесных почв с низкой степенью насыщенности оснований [42]. В почвах горно-тундрового пояса содержание Ca^{2+} составляет от 14,7 до 23,2 ммоль/100 г и коррелирует с возрастанием в напочвенном покрове доли лишайников и уменьшением доли мхов. Вероятно, что при уменьшении увлажненности условий формирования органогенного горизонта происходит увеличение содержания обменных оснований. Содержание Mg^{2+} в подстилках почв обеих траншей близкое: от 4,4 до 5,3 ммоль/100 г в горно-лесном поясе и от 4,2 до 5,7 ммоль/100 г в горно-тундровом. Для минеральных горизонтов почв горно-лесного пояса характерно элювиально-иллювиальное распределение Ca^{2+} и Mg^{2+} , для почв горно-тундрового пояса – аккумулятивное.

Анализ содержания дитионито- (по Джексону) и оксалаторастворимых (по Тамму) форм железа и алюминия показал значительные различия между почвами в траншее горно-лесного пояса (рис. 4).

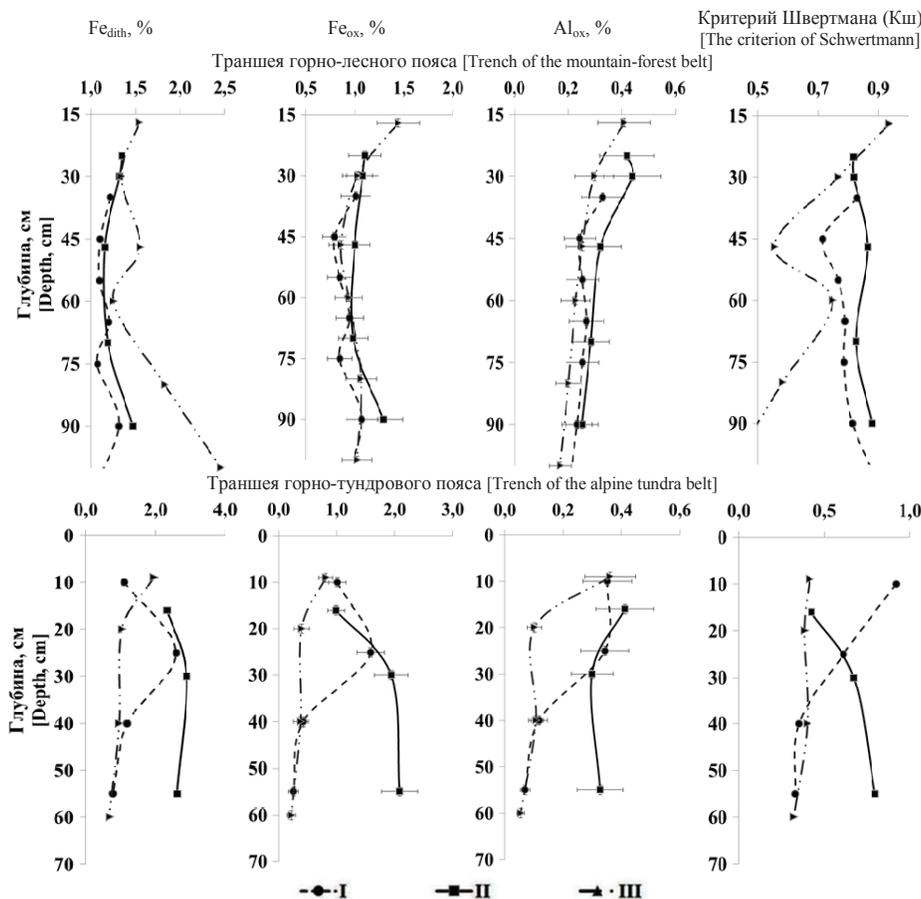


Рис. 4. Профильное распределение содержания дитиониторастворимых (Fe_{dith}) форм железа и оксалаторастворимых форм железа (Fe_{ox}) и алюминия (Al_{ox}) и критерия Швертмана в минеральных горизонтах исследуемых почв.

Обозначения: I, II, III – номера сегментов

[Fig. 4. Profile the distribution of Fe_{ox} and Fe_{dith} forms of iron and forms of aluminium Al_{ox} and the criterion of Schwertmann in the studied soils. Designations: I, II, III - Numbers of segments]

От первого к третьему сегменту наблюдается увеличение содержания форм железа в криозёмах. Максимальное содержание Fe_{ox} увеличивается от 0,84% в сегменте I до 1,44% в сегменте III. Накопление Fe_{dith} от первого до третьего сегмента варьирует от 0,91 до 2,46%. Для почв горно-тундрового пояса высокие концентрации соединений железа характерны для горизонтов

с признаками оглеения. В горизонте G сегмента I содержание оксалаторастворимых форм составляло 1,59%, а дитионитрастворимых – 2,59%. В горизонте BFg – 2,01 и 2,75% соответственно. Согласно критерию Швертмана (Кш), полученные для почв горно-лесного пояса значения (до 0,88) свидетельствуют о высокой степени застойного увлажнения исследуемых почв (см. рис. 4) [43]. Кроме того, согласно исследованиям, направленным на изучение различных форм соединений железа [44–46], высокие значения Кш при застойном увлажнении указывают на увеличение размеров кристаллов гидроксида железа в мелкозем и конкрециях, что согласуется с полученными нами данными. Более низкие значения Кш, выявленные для почв горно-тундрового пояса, вероятно, характеризуют процессы промывного водного режима.

По основным физико-химическим параметрам почвы горно-лесного пояса близки к таежным почвам, которые формируются на равнинных территориях [31, 47]. Полученные результаты также сопоставимы с данными [32, 48] для мерзлотных почв Сибири.

Согласно литературным данным [49, 50], высокие концентрации органического углерода характерны для почв северных регионов. В результате проведенных исследований обнаружено, что распределение углерода и азота в исследованных почвах Приполярного Урала носит регрессивно-аккумулятивный характер с максимальным накоплением в органогенных горизонтах. С глубиной концентрации углерода и азота значительно снижаются. Содержание углерода в подстилке почв горно-лесного пояса достигает 43,3%, азота – 1,5%. В подстилках почв горной тундры содержится до 42,3% углерода и до 1,3% азота соответственно. Однако значительный интерес представляют минеральные горизонты почв исследованных траншей. В почвах горно-тундрового пояса содержание углерода и азота значительно выше, чем в почвах горно-лесного пояса (рис. 5), что, вероятно, можно объяснить близким залеганием к поверхности ММП и высокой щебнистостью почвенного профиля, которые способствуют перемещению (криотурбация) растительных остатков вниз по профилю к минеральным горизонтам, тем самым увеличивая содержание органического вещества в них.

Высокие концентрации углерода выявлены в верхних минеральных горизонтах почв горно-тундрового пояса для первого и второго сегментов, характеризующихся близким подстиланием ММП, которые служат «барьером» и способствуют аккумуляции органического вещества в надмерзлотных горизонтах. Максимальные концентрации углерода наблюдаются в иллювиально-гумусовых горизонтах (ВН), которые характеризуются большей пропиткой органическим веществом – от 5,5% в сегменте I до 9,1% в сегменте III. Пределы варьирования содержания азота в почвах горно-тундрового пояса от 0,03 до 0,67%. В почвах горно-лесного пояса содержание углерода в минеральных горизонтах значительно ниже и изменяется от 0,38 до 1,49%, азота – от 0,05 до 0,17%. Это дает основание предполагать, что мобильность органического вещества в почвах горных тундр выше, чем в горно-лесном поясе.

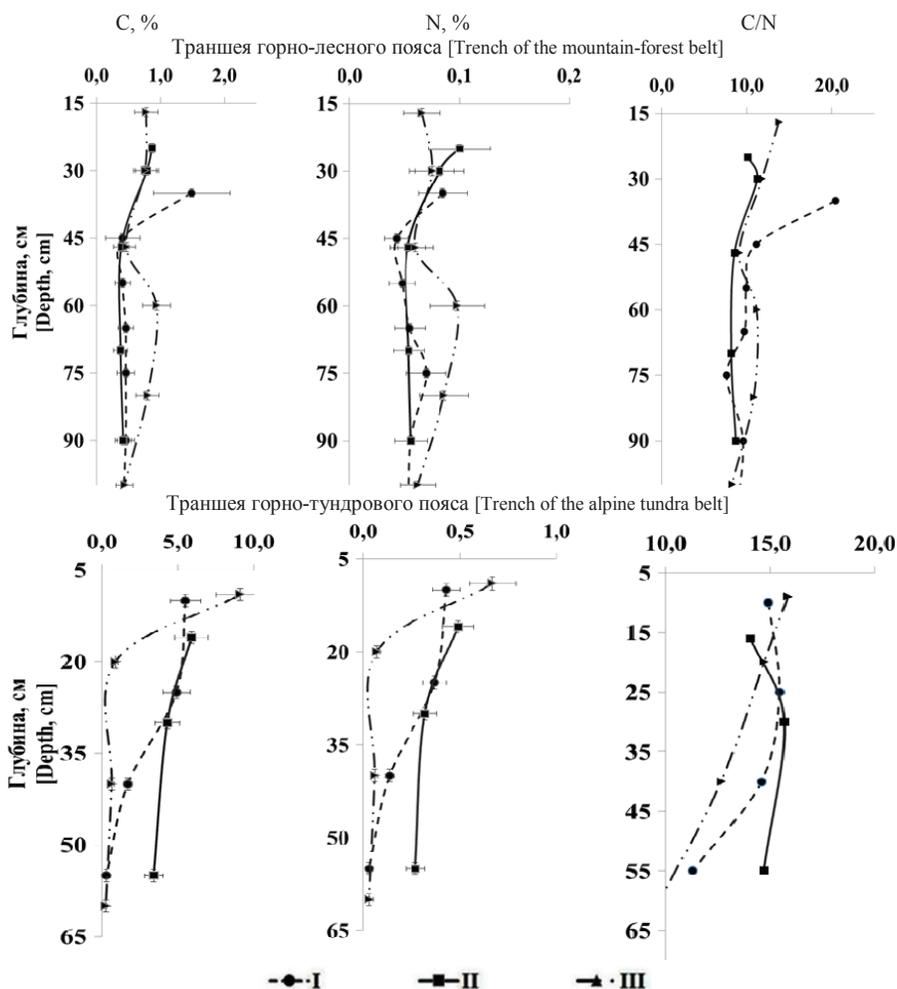


Рис. 5. Профильное распределение содержания углерода, азота и C/N в минеральных горизонтах исследуемых почв. Обозначения: I, II, III – номера сегментов.
[Fig. 5. Profile distribution of carbon, nitrogen and C/N content in mineral horizons. Designations: I, II, III - Numbers of segments]

Кроме этого, промерзание маломощных почвенных профилей горно-тундрового пояса оказывает большое влияние на интенсивность почвенных процессов, при этом сокращается активный период почвообразования, тогда как формирующиеся под мощными органомными горизонтами почвы горно-лесного пояса более «защищены» от промерзания. Проведённые ранее исследования показали [18], что почвы горно-тундрового пояса Приполярного Урала формируются в более суровых климатических условиях и характеризуются замедленной трансформацией и, вероятно, лучшей консервацией органического вещества в верхних горизонтах почв [51–53].

Заключение

Таким образом, изучение неоднородности морфологических, физико-химических и физических свойств почв Приполярного Урала позволило выявить существенные различия не только между почвами, расположенными в разных высотных поясах, но и между почвами в пределах одной траншеи. Показано, что исследованные почвы формируются в разных элементарных почвенных ареалах: в горно-лесном поясе – в спорадически-пятнистом; горно-тундровом – в регулярно-циклическом ЭПА.

В результате выявлено, что для исследуемых почв характерно значительное варьирование морфологических признаков, на основе которых диагностируются разные типы и подтипы почв на протяжении нескольких метров. Показано, что именно они в первую очередь служат классификационной основой как в пределах одной траншеи, так и в разных высотных поясах, в то время как другие показатели имеют более консервативный характер и служат как уточняющая аналитическая характеристика.

На основе физико-химических показателей установлено, что увеличение содержания обменных форм кальция и магния определяется сменой доминантов напочвенного покрова, которые маркируют различные условия увлажнения экосистемы. Основные различия между почвами разных высотных растительных поясов наблюдаются в минеральных горизонтах. Выявлено, что в средней части профиля почв горно-тундрового пояса из-за более суровых климатических условий, высокой доли обломков коренных пород в профиле, близкого подстилания многолетнемерзлых пород лучше сохраняются и аккумулируются органический углерод и азот, чем в почвах горно-лесного пояса.

Литература

1. Фридланд В.М. О структуре (строении) почвенного покрова // Почвоведение. 1965. № 4. С. 15–28.
2. Лойко С.В., Герасько Л.И., Кулижский С.П., Амелин И.И., Истигечев Г.И. Строение почвенного покрова северной части ареала черневой тайги юго-востока Западной Сибири // Почвоведение. 2015. № 4. С. 410–423. doi: [10.7868/S0032180X15040061](https://doi.org/10.7868/S0032180X15040061)
3. Горячкин С.В. Почвенный покров Севера (структура, генезис, экология, эволюция). М.: ГЕОС, 2010. 414 с.
4. Kneisel C., Emmert A., Polich P., Zollinger B., Egli M. Soil geomorphology and frozen ground conditions at a subalpine talus slope having permafrost in the eastern Swiss Alps // Catena. 2015. № 133. PP. 107–118. doi: [10.1016/j.catena.2015.05.005](https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.05.005)
5. Mu C., Zhang T., Zhang X., Cao B., Peng X., Cao L., Su H. Pedogenesis and physicochemical parameters influencing soil carbon and nitrogen of alpine meadows in permafrost regions in the northeastern Qinghai-Tibetan Plateau // Catena. 2016. № 141. PP. 85–91. doi: [10.1016/j.catena.2016.02.020](https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.02.020)
6. Лойко С.В., Раудина Т.В., Кулижский С.П., Покровский О.С. Гидрохимические параметры растворов торфяных почв вдоль широтного градиента криолитозоны Западной Сибири // Современные проблемы науки и образования. 2017. № 4. С. 177–187. doi: [10.17513/spno.26599](https://doi.org/10.17513/spno.26599)

7. Оберман Н.Г. Геокриологические условия Европейской территории СССР и Урала. Геокриология СССР. М. : Недра, 1988.
8. Макеев О.В. Криогенные почвы // Криогенные почвы и их рациональное использование / ред. О.В. Макеев. М. : Наука, 1977. С. 5–13.
9. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорий Урала. М. : Наука, 1975. 248 с.
10. Жангуров Е.В., Дубровский Ю.А., Дымов А.А. Характеристика почв и растительного покрова высотных поясов хребта Малдыньрд (Приполярный Урал) // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2012. № 4. С. 46–52.
11. Кудряшова С.Я., Дитц Л.Ю., Чичулин А.В., Чумбаев А.С., Миллер Г.Ф., Безбородова А.А. Эколого-географические аспекты выделения типов комплексов почв на плоскогорье Укок с использованием дистанционных исследований // Сибирский экологический журнал. 2012. № 5. С. 703–710. doi: [10.1134/S1995425512050046](https://doi.org/10.1134/S1995425512050046)
12. World Soil Resources Reports // Biological management of soil ecosystems for sustainable agriculture. Brazil : Londrina, 2002. 107 p.
13. Добровольский Г.В., Урусевская И.С. География почв. М. : КолосС, 2004. 460 с.
14. Дымов А.А., Жангуров Е.В., Старцев В.В. Почвы северной части Приполярного Урала: морфология, физико-химические свойства, запасы углерода и азота // Почвоведение. 2013. № 5. С. 507–516. doi: [10.7868/S0032180X1305002X](https://doi.org/10.7868/S0032180X1305002X)
15. Старцев В.В., Жангуров Е.В., Дымов А.А. Характеристика почв высотных поясов хребта Яптыкнырд (Приполярный Урал) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 6–27. doi: [10.17223/19988591/38/1](https://doi.org/10.17223/19988591/38/1)
16. Димо В.Н. Тепловой режим почв СССР. М. : Колос, 1972. 360 с.
17. Атлас по климату и гидрологии Республики Коми / под ред. А.И. Таскаева. М. : Дрофа, 1997. 116 с.
18. Старцев В.В., Жангуров Е.В., Дымов А.А. Годовая динамика температур органогенных горизонтов почв Приполярного Урала // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2016. № 2 (26). С. 28–35.
19. Дмитриев Е.А. Некоторые методологические аспекты изучения почв // Вестник Московского университета. Сер. 17: Почвоведение. 1997. № 2. С. 3–9.
20. Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв // Лесоведение. 2011. № 6. С. 39–48.
21. Ипатов В.С., Мирин Д.М. Описание фитоценоза. Методические рекомендации : учеб.-метод. пособие. СПб., 2008. 71 с.
22. Полевой определитель почв России. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
23. IUSS Working Group WRB. World reference base for soil resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome : FAO, 2015.
24. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
25. Методика выполнения измерений содержания углерода и азота в твердых объектах методом газовой хроматографии на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS-O): свидетельство об аттестации методики измерений / под ред. Б.М. Кондратенка, Е.В. Ванчиковой, А.Г. Естафьевой ; Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. № 88-17641-94-2009 (ФР.1.31.2014.17663).
26. Теории и методы физики почв / под ред. Е.В. Шеина, Л.О. Карпачевского. М. : Гриф и К, 2007. 616 с.
27. Mehra O.P., Jackson M.L. Iron oxide removal from soils and clays by a dithionite–citrate system buffered with sodium bicarbonate // Clay Clay Miner. 1960. № 7. PP. 317–327.
28. Почвенные комбинации и их генезис / под ред. В.М. Фридланда. М. : Наука, 1972. 216 с.

29. Сукачѳв В.Н. Избранные труды : в 3 т. Проблемы фитоценологии / под ред. Е.М. Лавренко. Л. : Наука, 1975. Т. 3. 542 с.
30. Мудров Ю.В. Мерзлотные явления в криолитозоне равнин и гор. Основные понятия и определения. Иллюстрированный энциклопедический справочник. М. : Научный мир, 2007. 316 с.
31. Тонконогов В.Д. Автоморфное почвообразование в тундровой и таѳжной зонах Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2010. 304 с.
32. Старцев В.В., Дымов А.А., Прокушкин А.С. Почвы постпирогенных лиственничников Средней Сибири: морфология, физико-химические свойства и особенности почвенного органического вещества // Почвоведение. 2017. № 8. С. 912–925. doi: 10.7868/S0032180X17080111.
33. Краснощѳков Ю.Н. Структура почвенного покрова горных лесов Хэнтэйского нагорья в Монголии // Вестник Крас ГАУ. 2013. № 12. С. 77–82.
34. Ершов Ю.И., Москалев А.К., Степень Р.А. Земельные и лесные ресурсы Красноярского края, проблемы их рационального использования. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2001. 114 с.
35. Почвенное картирование: учеб.-метод. пособие / под ред. Б.Ф. Апарина, Г.А. Касаткиной. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2012. 128 с.
36. Ананко Т.В., Герасимова М.И., Конюшков Д.Е. Почвы горных территорий в классификации почв России // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2018. № 92. С. 122–146. doi: 10.19047/0136-1694-2018-92-122-146
37. Конищев В.Н. Формирование состава дисперсных пород в криолитосфере / под ред. А.И. Попова. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1981. 197 с.
38. Раудина Т.В., Кулижский С.П., Спирина В.З. Влияние криогенных процессов на формирование профиля почв центральной части Тазовского полуострова // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2015. Т. 1, № 1 (1). С. 33–44.
39. Egli M., Poulenard J. Soils of Mountainous Landscapes. In The International Encyclopedia of Geography: People, the Earth, Environment, and Technology / eds. by D. Richardson, N. Castree, M.F. Goodchild, A. Kobayashi, W. Liu, R.A. Marston. New York, NY : Wiley, 2017.
40. Gentsch N. Landscape controls of organic carbon content and fraction composition in permafrost soils, Central Siberia // Diploma Thesis. 2010. University Leipzig. Faculty for Physics and Geo Science Institute for Geography. 105 p.
41. Лупачев А.В., Абакумов Е.В. Почвы Земли Мэри Бэрд (Западная Антарктика) // Почвоведение. 2013. № 10. С. 1167–1180. doi: 10.7868/S0032180X13100079
42. Valtera M., Šamonil P. Soil organic carbon stocks and related soil properties in a primary *Picea abies* (L.) Karst. volcanic-mountain forest // Catena. 2018. № 165. PP. 217–227. doi: 10.1016/j.catena.2018.01.034.
43. Водяницкий Ю.Н., Шоба С.А. Дискуссионные вопросы интерпретации результатов химической экстракции соединений железа из почв // Почвоведение. 2014. № 6. С. 697–704. doi: 10.7868/S0032180X14060112
44. Munch J.C., Ottow J.C.G. Preferential reduction of amorphous to crystalline iron oxides by bacterial activity // Soil Science 1980. № 129. PP. 15–21.
45. Бабанин В.Ф., Трухин В.И., Карпачевский Л.О., Иванов А.В., Морозов В.В. Магнетизм почв / под ред. В.В. Морозова. М. : Ярославль, 1995. 222 с.
46. Roden E.E., Zachara J.M. Microbial reduction of crystalline Fe (III) oxides: influence of oxide surface area and potential for cell growth // Environ. Sci. Technol. 1996. № 30. PP. 1618–1628.
47. Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР / под ред. И.П. Герасимова. Сыктывкар : Коми кн. изд-во, 1975. 344 с.

48. Лупачев А.В., Губин С.В. Органогенные надмерзлотно-аккумулятивные горизонты криозёмов тундр севера Якутии // Почвоведение. 2012. № 1. С. 57–68. doi: [10.1134/S1064229312010115](https://doi.org/10.1134/S1064229312010115)
49. Dutta K., Schuur E.A.G., Neff J.C., Zimov S.A. Potential carbon release from permafrost soils of northeastern Siberia // Glob. Chang. Biol. 2006. № 12 (12). PP. 2336–2351. doi: [10.1111/j.1365-2486.2006.01259.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01259.x)
50. Koven C., Friedlingstein P., Ciais P., Khvorostyanov D., Krinner G., Tarnocai C. On the formation of high-latitude soil carbon stocks: effects of cryoturbation and insulation by organic matter in a land surface model // Geophys. Res. Lett. 2009. № 36. L21501. PP. 1–5. doi: [10.1029/2009GL040150](https://doi.org/10.1029/2009GL040150)
51. White D.M., Garland D.S., Ping C.L., Michaelson G., Characterizing soil organic matter quality in arctic soil by cover type and depth // Cold Reg. Sci. Technol. 2004. № 38. PP. 63–73. doi: [10.1016/j.coldregions.2003.08.001](https://doi.org/10.1016/j.coldregions.2003.08.001)
52. Dymov A.A., Zhangurov E.V., Hagedorn F. Soil organic matter composition along altitudinal gradients in permafrost affected soils of the Subpolar Ural Mountains // Catena. 2015. № 131. PP. 140–148. doi: [10.1016/j.catena.2015.03.020](https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.03.020)
53. Henkner J., Scholten T., Kühn P. Soil organic carbon stocks in permafrost-affected soils in West Greenland // Geoderma. 2016. № 282. PP. 147–159. doi: [10.1016/j.geoderma.2016.06.021](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.06.021)

*Поступила в редакцию 24.06.2019 г.; повторно 13.09.2019 г.;
принята 25.09.2019 г.; опубликована 27.12.2019 г.*

Авторский коллектив:

Старцев Виктор Викторович – аспирант отдела почвоведения, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167000, Респ. Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6425-6502>

E-mail: vik.startsev@gmail.com

Дубровский Юрий Александрович – канд. биол. наук, н.с. отдела флоры и растительности Севера, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167000, Респ. Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7219-054X>

E-mail: dubrovsky@ib.komisc.ru

Жангуров Егор Васильевич – канд. сел.-хоз. наук, н.с. отдела почвоведения, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167000, Респ. Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4297-7536>

E-mail: zhan.e@mail.ru

Дымов Алексей Александрович – д-р биол. наук, в.н.с. отдела почвоведения, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167000, Респ. Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1284-082X>

E-mail: aadymov@gmail.com

For citation: Startsev VV, Dubrovsky YuA, Zhangurov EV, Dymov AA. Spatial heterogeneity of soil properties in the zone of sporadic distribution of permafrost (Subpolar Urals). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:32-55. doi: [10.17223/19988591/47/2](https://doi.org/10.17223/19988591/47/2) In Russian, English Summary

Viktor V. Startsev, Yuri A. Dubrovsky, Egor V. Zhangurov, Alexey A. Dymov

Institute of Biology of the Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation

**Spatial heterogeneity of soil properties in the zone
of sporadic distribution of permafrost (Subpolar Urals)**

The structure of the soil cover of the Subpolar Urals is characterized by diversity due to the combination of contrasting environmental conditions: a mosaic of vegetation, character of soil-forming rocks and topography. The study of the spatial variation of soil

properties will provide more accurate information about the features of the soil cover of the Subpolar Urals. The aim of this research was to study the spatial heterogeneity of the morphological and physical-chemical properties of soils of the polar Urals.

We carried out studies on the territory of "Yugyd va" National Park (63°59' N, 59°13' E) in the northern part of the Subpolar Urals (See Fig. 1). We examined morphological and physical-chemical properties of soils of the mountain-forest and mountain-tundra belts of the Subpolar Urals using the example of two trenches (See Fig. 2). The first trench was located in the mountain-forest belt (See Fig. 3A). Coordinates: 65°08'12.5"N, 60°51'24.0"E. The second trench was located in the alpine-tundra belt (See Fig. 3B). Coordinates: 65°02'06.3"N, 60°35'19.2"E. The trenches were divided into three segments. Diagnostics and position classification of soils was carried out in accordance with "Field guide of Russian soils" (2008) and the World Reference Base of Soil Resources, version 2015 (IUSS Working Group WRB, 2015). For the studied soils, we determined the main physical-chemical parameters: acidity, total contents of C and N, exchangeable cations – Ca^{2+} and Mg^{2+} , as well as the content of Fe_{ox} , Al_{ox} and Fe_{dith} (Vorob'eva LA, 2006). The contents of carbon and nitrogen were determined using elemental analyzer EA 1110 (Carlo Erba, Italy). Granulometric composition was determined according to the method of Kachinsky (Shein EV and Karpachevskii LO, 2007).

We showed that the heterogeneity of morphological properties may determine differences between soils within a few meters. We revealed that for the studied trenches the variation of morphological features determines major differences between soils. It is demonstrated that differences in the intensity of soil processes lead to a wide soil diversity. Thus, several types and subtypes of permafrost soils were identified. In the mountain forest belt are formed: Histic Cambi-Turbic Cryosol (Humic) in the first segment, Histic Cryosol (Turbic, Reductaquic) in the second segment, and Histic Cryosol in the third segment. In the alpine tundra belt are formed: Stagnic Entic Podzol (Skeletal, Turbic, Reductaquic) in the first segment, Follic Cryosol (Skeletal, Humic) in the second segment, and Stagnic Entic Podzol (Turbic, Skeletic) in the third segment. The analysis of granulometric composition of the studied soils of the mountain-forest belt showed that the soils are characterized by a high content of fraction of physical clay. For soils of the mountain tundra belt, we revealed the predominance of large fractions of physical sand (See Table. 1). The soils of the investigated trenches have a slightly acidic reaction medium. Organogenic horizons have the highest acidity. In mineral horizons, there is a smooth decrease in acidity with depth until close to slightly acidic values. We established that soils of the mountain-forest belt are more acidic (pH 4.4-5.7) than soils in the mountain tundra belt (pH 5.1-5.9). The result of biogenic accumulation of the largest concentration of exchange forms of Ca^{2+} and Mg^{2+} , like the trench of the mountain-forest and mountain tundra belt, was observed in organogenic horizons. In the soils of the mountain forest belt, the Ca^{2+} content ranged from 8.8 to 14.7 mmol/100 g with a decrease in sphagnum mosses in the vegetation cover and an increase in green mosses. In the soils of the tundra mountain belt, the Ca^{2+} content is from 14.7 to 23.2 mmol/100 g and correlates with an increase in lichens and a decrease in mosses in the vegetation cover. The analysis of iron compounds revealed that in the mountain forest belt zones the maximum Fe_{ox} content increases from 0.84 in segment I to 1.44% in segment III. Fe_{dith} accumulation from the first to the third segment varies from 0.91 to 2.46% (See Fig. 4). For soils of the mountain-tundra belt, high concentrations of iron compounds are characteristic of horizons with signs of overmoistening. In horizon G of segment I, the content of oxalation-soluble forms was 1.59%, and that of dithion-insoluble forms was 2.59%. In the BFG horizon, it was 2.01 and 2.75%. As a result of the studies, we showed that the distribution of carbon and nitrogen in the studied soils of the Subpolar Urals gradually decreases along the profile (See Fig. 5). The carbon

content in the soil litter of the mountain forest belt reaches 43.3%, and that of nitrogen - 1.5%. The litter of soils of the mountain tundra contains up to 42.3% carbon and up to 1.3% nitrogen, respectively. However, in the mineral horizons of soils of the mountain-tundra belt, the content of carbon and nitrogen is much higher than in soils of the mountain-forest belt, which can be explained by the low biological activity of soils of mountain-tundra plant communities.

Thus, we illustrated that it is the morphological characters that primarily serve as the basis for determining the type of soil, both within the same trench and in different altitudinal zones, while the physicochemical parameters are more conservative and serve as a clarifying analytical characteristic. We found out that the increase in the content of Ca^{2+} and Mg^{2+} for both trenches is determined by the composition of the moss-lichen layer and a decrease in the moisture organic horizon. The content of C and N in the mineral horizons of soils of the mountain-tundra belt is much higher than in the soils of the mountain-forest belt. We showed that in the mineral horizons of soils of the mountain-tundra belt, due to more severe climatic conditions, a high proportion of bedrock fragments in the profile, and close occurrence of permafrost, organic carbon and nitrogen are better accumulated and preserved than in the soils of the mountain-forest belt.

The paper contains 5 Figures, 1 Table and 53 References.

Key words: Subpolar Urals; permafrost-affected soils; heterogeneity of properties; Cryosol; Stagnic Entic Podzol.

Funding: The study was carried out with the financial support of the RFBR Project No 18-34-00618 "Features of organic matter of soils of the polar Urals" and the Program of Fundamental Research No 18-4-4-14 "Diversity of the main components of ecosystems in the latitudinal and altitudinal gradients of the western macro-slope of the Northern and Subpolar Urals».

The authors declare no conflict of interest.

References

1. Fridland VM. O strukture (stroenii) pochvennogo pokrova [On the structure of soil cover]. *Eurasian Soil Science*. 1965;4:15-28. In Russian
2. Loyko SV, Geras'ko LI, Kulizhskiy SP, Amelin II, Istigechev GI. Soil cover patterns in the northern part of the area of aspen-fir taiga in the southeast of Western Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(4):359-372. doi: [10.7868/S0032180X15040061](https://doi.org/10.7868/S0032180X15040061)
3. Goryachkin SV. Pochvennyy pokrov Severa (struktura, genezis, ekologiya, evolyutsiya) [The soil cover of the North (Structure, genesis, ecology, evolution)]. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 414 p. In Russian
4. Kneisel C, Emmert A, Polich P, Zollinger B, Egli M. Soil geomorphology and frozen ground conditions at a subalpine talus slope having permafrost in the eastern Swiss Alps. *Catena*. 2015;133:107-118. doi: [10.1016/j.catena.2015.05.005](https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.05.005)
5. Mu C, Zhang T, Zhang X, Cao B, Peng X, Cao L, Su H. Pedogenesis and physicochemical parameters influencing soil carbon and nitrogen of alpine meadows in permafrost regions in the northeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Catena*. 2016;141:85-91. doi: [10.1016/j.catena.2016.02.020](https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.02.020)
6. Loyko SV, Raudina TV, Kulizhskiy SP, Pokrovskiy OS. Gidrokhimicheskie parametry rastvorov torfyanykh pochv vdol' shirotnogo gradienta kriolitozony Zapadnoy Sibiri [Hydrochemical parameters of solutions of peat soils along the latitudinal gradient of permafrost zone of Western Siberia]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education*. 2017;4:177-187. doi: [10.17513/spno.26599](https://doi.org/10.17513/spno.26599)
In Russian

7. Oberman NG. Geokriologicheskie usloviya Evropeyskoy territorii SSSR i Urala [Permafrost conditions of the European territory of the USSR and the Urals]. In: *Geokriologiya SSSR* [Geocryology of the USSR]. Ershov ED, editor. Moscow: Nedra Publ.; 1988. 454 p. In Russian
8. Makeev OV. Kriogennye pochvy [Cryogenic soil]. In: *Kriogennye pochvy i ikh ratsional'noe ispol'zovanie* [Cryogenic soils and their rational use]. Makeev OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1977. pp. 5-13. In Russian
9. Gorchakovskiy PL. Rastitel'nyy mir vysokogoriy Urala [The flora of high mountains of the Urals]. Isaev EK, Litvak SA, Pokusaev VP and Zhmurkina IN, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 248 p. In Russian
10. Zhangurov EV, Dubrovskiy YuA, Dymov AA. Characteristics of soil and vegetation cover of the altitudinal belts of Maldy-nyrd ridge (Sub-polar Urals). *Izvestiya Komi Nauchnogo Tsentra URO RAN*. 2012;4:46-52. In Russian
11. Kudryashova SYa, Ditts LYu, Chichulin AV, Chumbaev AS, Miller GF, Bezborodova AA. Ecological-geographical aspects of soil complex types allocation at the Ukok Plateau using remote sensing studies. *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5(5):516-521. doi: [10.1134/S1995425512050046](https://doi.org/10.1134/S1995425512050046)
12. *World Soil Resources Reports. Biological management of soil ecosystems for sustainable agriculture*. Brazil: Londrina Publ.; 2002. 107 p.
13. Dobrovol'skiy GV, Urusevskaya IS. Geografiya pochv [Geography of soils]. Moscow: KolosS Publ.; 2004. 460 p. In Russian
14. Dymov AA, Zhangurov EV, Startsev VV. Soils of the northern part of the Subpolar Urals: Morphology, physicochemical properties, and carbon and nitrogen pools. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(5):459-467. doi: [10.1134/S1064229313050025](https://doi.org/10.1134/S1064229313050025)
15. Startsev VV, Zhangurov EV, Dymov AA. Characteristics of soils in altitudinal belts of the Yaptiknyrd ridge (Subpolar Urals). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:6-27. doi: [10.17223/19988591/38/1](https://doi.org/10.17223/19988591/38/1) In Russian, English Summary
16. Dimo VN. Teplovoy rezhim pochv [The thermal regime of soils of the USSR]. Moscow: Kolos Publ.; 1972. 360 p. In Russian
17. *Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii* [Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology]. Taskaev AI editor. Moscow: DiK. Drofa Publ.; 1997. 116 p. In Russian
18. Startsev VV, Zhangurov EV, Dymov AA. The annual temperature dynamics of soil organogenic horizons of the Subpolar Urals. *Izvestiya Komi Nauchnogo Tsentra URO RAN*. 2016;2(26):28-35. In Russian, English Summary
19. Dmitriev EA. Nekotorye metodologicheskie aspekty izucheniya pochv [Some methodological aspects of the study of soils]. *Vestn. Mosk. Un-ta. Ser. 17. Pochvovedenie = Moscow University Soil Science Bulletin*. 1997;2:3-9. In Russian
20. Orlova MA, Lukina NV, Kamaev IO, Smirnov VE, Kravchenko TV. Forest ecosystem mosaics and soil fertility. *Lesovedenie = Russian J Forest Science*. 2011;6:39-48. In Russian
21. Ipatov VS, Mirin DM. Opisanie fitotsenoza. Metodicheskie rekomendatsii. Uchebno-metodicheskoe posobie [Description of phytocenosis. Methodical recommendations]. Saint Petersburg: Saint Petersburg State Univ. Publ.; 2008. 71 p. Available at: http://geobotany.bio.spbu.ru/publish%20dep/Ip%20Mir2008_phytocendescription.pdf (accessed 21.05.2019). In Russian
22. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field guide of soils in Russia]. Moscow: Pochvennyy institut im V.V. Dokuchaeva Publ.; 2008. 182 p. Available at: http://soils.narod.ru/download/field_guide_int.pdf (accessed 11.04.2017). In Russian
23. *IUSS Working Group WRB. 2015. World reference base for soil resources 2014, update 2015*. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO; 2015. 192 p.
24. *Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv* [Theory and practice of soils chemical analysis]. Vorob'eva LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian

25. Kondratenok BM, Vanchikova EV, Estaf'eva AG. Metodika vypolneniya izmereniy sodержaniya ugleroda i azota v tverdykh ob'ektakh metodom gazovoy khromatografii na elementnom analizatore EA 1110 (CHNS-O): Svidetel'stvo ob attestatsii metodiki izmereniy № 88-17641-94-2009 [The method of measuring carbon and nitrogen in solid objects by gas chromatography in the elemental analyzer EA 1110 (CHNS-O): Certificate of attestation of measurement procedures No 88-17641-94-2009]. Syktyvkar: Institute of Biology of the KSC Publ.; 2006. 12 p. In Russian
26. *Teorii i metody fiziki pochv* [Theory and methods of soil physics]. Shein EV, Karpachevskii LO editors. Moscow: Grif i K Publ.; 2007. 616 p. In Russian
27. Mehra OP, Jackson ML. Iron oxide removal from soils and clays by a dithionite-citrate system buffered with sodium bicarbonate. *Clay Clay Miner.* 1960;7:317-327.
28. *Pochvennye kombinatsii i ikh genezis* [Soil combinations and their genesis]. Fridland VM, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1972. 216 p. In Russian
29. Sukachev VN. Izbrannye trudy v 3-kh tomakh. T. 3. Problemy fitotsenologii [Selected works in 3 volumes. Vol. 3. Problems of phytocenology]. Lavrenko EM, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. 542 p. In Russian
30. Mudrov YuV. Merzlotnye yavleniya v kriolitozone ravnin i gor. Osnovnye ponyatiya i opredeleniya. Illyustrirovannyi entsiklopedichskiy spravochnik [Permafrost phenomena in cryolithozone of plains and mountains. Basic concepts and definitions. Illustrated encyclopedic Reference]. Moscow: Nauchnyy Mir Publ.; 2007. 316 p. In Russian
31. Tonkonogov VD. Avtomorfnoe pochvoobrazovanie v tundrovoy i taezhnoy zonakh Vostochno-Evropeyskoy i Zapadno-Sibirskoy ravnin [Automorphic soil formation in the tundra and taiga zones of the East European and West Siberian plains]. Moscow: Pochvennyy in-t im. VV Dokuchaeva Publ.; 2010. 304 p. In Russian
32. Startsev VV, Dymov AA, Prokushkin AS. Soils of postpyrogenic larch stands in Central Siberia: Morphology, physicochemical properties, and specificity of soil organic matter. *Eurasian Soil Science.* 2017;50(8):885-897. doi: [10.7868/S0032180X17080111](https://doi.org/10.7868/S0032180X17080111)
33. Krasnoshchekov YuN. Struktura pochvennogo pokrova gornykh lesov Khenteyskogo nagor'ya v Mongolii [Mountain forest soil cover structure of Khenteisk plateau in Mongolia]. *Vestnik Kras GAU = The Bulletin of KrasGAU.* 2013;12:77-82. In Russian, English Summary
34. Ershov YuI, Moskalev AK, Stepen' RA. Zemel'nye i lesnye resursy Krasnoyarskogo kraya, problemy ikh ratsional'nogo ispol'zovaniya [Land and forest resources of Krasnoyarsk Krai and problems of their rational use]. Novosibirsk: SO RAN Publ.; 2001. 114 p. In Russian
35. *Pochvennoe kartirovanie: uchebno-metodicheskoe posobie* [Soil mapping. A textbook]. Aparin BF and Kasatkina GA, editors. Saint Petersburg: Saint Petersburg State Univ. Publ.; 2012. 128 p. In Russian
36. Ananko TV, Gerasimova MI, Konyushkov DE. The soils of mountainous territories (in the Russian). *Dokuchaev Soil Bulletin.* 2018;92:122-146. doi: [10.19047/0136-1694-2018-92-122-146](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2018-92-122-146) In Russian
37. Konishchev VN. Formirovanie sostava dispersnykh porod v kriolitosfere [The formation of the dispersed species in cryolithosphere]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1981. 197 p. In Russian
38. Raudina TV, Kulizhskiy SP, Spirina VZ. Influence of cryogenic processes on the soil profile formation in the central part of the Tazovskiy peninsula. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya i prirodopol'zovanie = Tyumen State University Herald. Natural Resource Use and Ecology.* 2015;1(1):33-44. In Russian
39. Egli M, Poulernard J. Soils of Mountainous Landscapes. In: *The International Encyclopedia of Geography: People, the Earth, Environment, and Technology.* Richardson D, Castree N, Goodchild MF, Kobayashi A, Liu W and Marston RA, editors. doi: [10.1002/9781118786352.wbieg0197](https://doi.org/10.1002/9781118786352.wbieg0197)

40. Gentsch N. Landscape controls of organic carbon content and fraction composition in permafrost soils, Central Siberia. *Diploma Thesis*. University Leipzig: Faculty for Physics and Geo Science Institute for Geography; 2010. 105 p.
41. Lupachev AV, Abakumov EV. Soils of Marie Byrd Land, West Antarctica. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(10):994-1006. doi: [10.7868/S0032180X13100079](https://doi.org/10.7868/S0032180X13100079)
42. Valtera M, Šamonil P. Soil organic carbon stocks and related soil properties in a primary *Picea abies* (L.) Karst. volcanic-mountain forest. *Catena*. 2018;165:217-227. doi: [10.1016/j.catena.2018.01.034](https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.01.034)
43. Vodyanitskiy YuN, Shoba SA. Disputable issues in interpreting the results of chemical extraction of iron compounds from soils. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(6):573-580. doi: [10.7868/S0032180X14060112](https://doi.org/10.7868/S0032180X14060112)
44. Munch JC, Ottow JCG. Preferential reduction of amorphous to crystalline iron oxides by bacterial activity. *Soil Science*. 1980;129:15-21.
45. Babanin VF, Trukhin VI, Karpachevskiy LO, Ivanov AV, Morozov VV. Magnetizm pochv [Magnetism of soils]. Moscow: Yaroslav' Publ., 1995. 222 p. In Russian
46. Roden EE, Zachara JM. Microbial reduction of crystalline Fe (III) oxides: influence of oxide surface area and potential for cell growth. *Environ. Sci. Technol*. 1996;30:1618-1628.
47. Zaboeva IV. Pochvy i zemel'nye resursy Komi ASSR [Soils and land resources of the Komi ASSR]. Syktyvkar: Komi Publ.; 1975. In Russian
48. Lupachev AV, Gubin SV. Suprapermafrost organic-accumulative horizons in the tundra cryozems of northern Yakutia. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(1):45-55. doi: [10.1134/S1064229312010115](https://doi.org/10.1134/S1064229312010115)
49. Dutta K, Schuur EAG, Neff JC, Zimov SA. Potential carbon release from permafrost soils of northeastern Siberia. *Glob. Chang. Biol*. 2006;12(12):2336-2351. doi: [10.1111/j.1365-2486.2006.01259.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01259.x)
50. Koven C, Friedlingstein P, Ciais P, Khvorostyanov D, Krinner G, Tarnocai C. On the formation of high-latitude soil carbon stocks: Effects of cryoturbation and insulation by organic matter in a land surface model. *Geophys. Res. Lett*. 2009;36:1-5. doi: [10.1029/2009GL040150](https://doi.org/10.1029/2009GL040150)
51. White DM, Garland DS, Ping CL, Michaelson G. Characterizing soil organic matter quality in arctic soil by cover type and depth. *Cold Reg. Sci. Technol*. 2004;3863-73. doi: [10.1016/j.coldregions.2003.08.001](https://doi.org/10.1016/j.coldregions.2003.08.001)
52. Dymov AA, Zhangurov EV, Hagedorn F. Soil organic matter composition along altitudinal gradients in permafrost affected soils of the Subpolar Ural Mountains. *Catena*. 2015;131:140-148. doi: [10.1016/j.catena.2015.03.020](https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.03.020)
53. Henkner J, Scholten T, Kühn P. Soil organic carbon stocks in permafrost-affected soils in West Greenland. *Geoderma*. 2016;282:147-159. doi: [10.1016/j.geoderma.2016.06.021](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.06.021)

Received 24 June 2019; Revised 13 September 2019;

Accepted 25 September 2019; Published 27 December 2019

Author info:

Startsev Viktor V, Postgraduate student, Department of Soil Science, Federal State Budget Organization of Science Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Division RAS, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167000, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6425-6502>

E-mail: vik.startsev@gmail.com

Dubrovsky Yuri A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Department of Flora and Vegetation of the North, Federal State Budget Organization of Science Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Division RAS, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167000, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7219-054X>

E-mail: dubrovsky@ib.komisc.ru

Zhangurov Egor V, Cand. Sci. (Agric.), Researcher, Department of Soil Science, Federal State Budget Organization of Science Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Division RAS, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167000, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4297-7536>

E-mail: zhan.e@mail.ru

Dymov Alexey A, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Department of Soil Science, Federal State Budget Organization of Science Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Division RAS, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167000, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1284-082X>

E-mail: aadymov@gmail.com

БОТАНИКА

УДК 582.579.2:581.55
doi: 10.17223/19988591/48/3

Л.М. Абрамова¹, П.С. Широких², Я.М. Голованов¹,
А.Н. Мустафина¹, А.В. Крюкова¹

¹ Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное
структурное подразделение Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, г. Уфа, Россия

² Уфимский институт биологии – обособленное структурное подразделение
Уфимского федерального исследовательского центра РАН, г. Уфа, Россия

К экологии редких степных видов рода *Iris* на Южном Урале

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ мол_а № 18-34-00022, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России», а также в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН по теме АААА-А18-118011990151-7 и УИБ УФИЦ РАН № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6.

Проведена оценка разнообразия сообществ и экологического диапазона 3 редких степных видов рода *Iris* L. Южного Урала: *I. pumila* L., *I. scariosa* Willd. ex Link, *I. humilis* Georgi – с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова. При ординации растительных сообществ применен DCA метод, реализованный в программном приложении CANOCO 4.5. Средневзвешенные значения экологических факторов рассчитывались в интегрированной геоботанической системе IBIS. Выявлено, что степные виды рода *Iris* произрастают в 5 ассоциациях и 2 сообществах класса степной растительности **Festuco-Brometea** Vr.-Bl. et Tiihen ex Soó 1947. Они являются растениями открытых местообитаний, поэтому условия освещенности (*Lc*) являются для них критическими. К критически значимым факторам среды также можно отнести переменность увлажнения (*fH*) и суровость зимнего периода (*Cr*). Установлена низкая экологическая амплитуда *I. pumila* и *I. scariosa* для ряда климатогенных факторов среды, таких как аридность-гумидность (*Om*) и связанные с ним увлажнение (*Hd*) и количество поступающего тепла (*Tm*), это обуславливает их приуроченность преимущественно к степной зоне региона. Значения фактора континентальности климата (*Kл*) находятся в более широких границах, особенно для *I. scariosa*. По результатам исследования определено, что все редкие степные виды ирисов имеют довольно узкую экологическую амплитуду, т.е. являются стенотопными видами, что в значительной степени обуславливает их природную редкость в регионе Южного Урала.

Ключевые слова: Iridaceae; редкие виды; экологические шкалы; DCA-ординация; Республика Башкортостан; Оренбургская область.

Введение

В XX и начале XXI в. в результате возрастания антропогенных нагрузок на биосферу планеты наметилась тенденция к снижению биоразнообразия. Главные причины исчезновения и снижения численности видов – рост населения, хозяйственная деятельность человека, приводящая к уничтожению и изменению биотопов, усиленная эксплуатация ресурсных растений, а также общее загрязнение среды обитания [1–4]. При этом антропогенный пресс постоянно усиливается, что приводит к ускорению темпов разрушения экосистем и дальнейшему снижению их разнообразия. Это требует срочного принятия мер по обеспечению выживания растений, их сообществ и местообитаний и разработки национальных стратегий по сохранению биоразнообразия [5].

На видовом уровне сохранение биоразнообразия предполагает мониторинг основных объектов охраны – популяций краснокнижных видов. Для разработки мер по сохранению редких видов растений важное значение имеет исследование биологических, экологических и генетических особенностей видов, позволяющих определить коренные причины их редкости. В популяционной экологии к наиболее важным экологическим факторам, определяющим жизнедеятельность растений, относят климатические (солнечная радиация, температура, осадки и т.д.) и факторы местообитания (физический и химический состав почвы, ее увлажненность и пр.). Расчёт их воздействия на отдельные популяции растений и виды дает возможность провести количественную оценку экологической толерантности видов, анализ их экологических предпочтений, рассмотреть экологические механизмы устойчивости.

При изучении экологии видов возможно как прямое изучение условий среды, так и использование разнообразных экологических шкал, которые позволяют судить о потребностях растений и их экологических позициях в конкретных местообитаниях. Наиболее полно экотоп характеризуют геоботанические описания фитоценоза, так как они представляют совокупность входящих в него растений, отражающих сумму рассматриваемых факторов, т.е. фитоценоз выступает в данном случае как индикатор экологических условий местообитаний [6].

В данном исследовании показан опыт оценки разнообразия сообществ и экологии 3 редких степных видов рода *Iris* L. Южного Урала с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова [7]. Для характеристики экологии сообществ с участием редких видов использована непрямая ординация, которая позволяет выявить важные экологические закономерности распространения вида и дать экологическую интерпретацию синтаксономических единиц.

Род *Iris* относится к семейству *Iridaceae* Juss. (Ирисовые, или Касатиковые) и включает около 300 таксонов, распространенных в большей части Северного полушария [8]. Наибольшее число видов приходится на страны Средиземноморья, Юго-Западную и Среднюю Азию [9]. В России встреча-

ется 38 видов, из которых 25 видов ирисов флоры России имеют статус объектов охраны [10]. На Южном Урале и в Приуралье род представлен 5 видами, из которых 3 вида: *I. pumila* L. (ирис карликовый), *I. scariosa* Willd. ex Link (и. кожистый), *I. humilis* Georgi (и. низкий) – распространены в степной и лесостепной зонах региона и внесены в Красную книгу РБ [11], а первые два и в Красную книгу РФ [12]. Биология и экология этих видов изучается нами в последние годы [13–15].

Материалы и методики исследования

Для характеристики фитоценотической приуроченности и экологии редких степных видов рода *Iris* выполнено 28 полных геоботанических описаний растительных сообществ, в пределах изученных ценопопуляций на Южном Урале (преимущественно в Предуралье и Зауралье Республики Башкортостан, а также прилегающих районах Челябинской и Оренбургской областей) (рис. 1). Размер площадок составлял 64–100 м². Описания площадок и классификация выполнены по методике Браун-Бланке [16, 17]. Названия видов сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова [18].

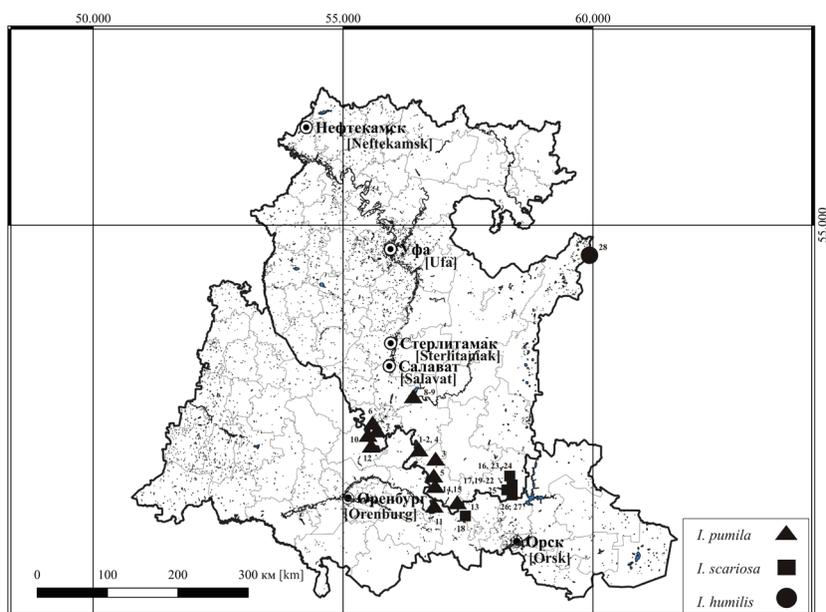


Рис. 1. Локалитеты геоботанических описаний с участием редких степных видов рода *Iris* (цифрами указаны порядковые номера описаний)

[Fig. 1. Localities of relevés with participation of rare steppe species of the genus *Iris* (figures specify sequence numbers of relevés)]

Оценка воздействия комплексных градиентов экологических факторов выполнена в программе CANOCO 4.5 с помощью DCA-ординации [19]. Для

оценки экологических параметров местообитаний применена откорректированная для Южно-Уральского региона шкала Д.Н. Цыганова [20]. Подсчет средневзвешенных значений экологических факторов произведен в интегрированной ботанической информационной системе IBIS [21].

Результаты исследования и обсуждение

Ценозы с участием редких степных ирисов на Южном Урале относятся к классу *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tüxen ex Soó 1947, объединяющему в целом зональную степную растительность Южной Украины и России [22, 23], на территории Южного Урала представлены 5 ассоциациями и 2 сообществами.

Продромус сообществ с участием редких степных видов рода *Iris* на Южном Урале.

Класс *FESTUCO-BROMETEA* Br.-Bl. et Tüxen ex Soó 1947

Порядок *Helictotricho-Stipetalia* Toman 1969

Союз *Carici supinae-Stipion zaleskii* Korolyuk 2017

Ассоциация *Astragalo austriacae-Stipetum pulcherrimae* Martynenko et al. 2018

Ассоциация *Scorzonero austriacae-Stipetum lessingiana* Yamalov 2011 prov.

Союз *Helictotricho desertorum-Orostachyion spinosae* Korolyuk 2017

Ассоциация *Diantho acicularis-Orostachetum spinosae* Schubert et al. 1981

Ассоциация *Silene altaici-Elytrigietum pruiniferae* Yamalov 2018 prov.

Сообщество *Festuca pseudovina* [*Helictotricho-Stipetalia*]

Базальное сообщество *Stipa capillata* [*Festuco-Brometea*]

Союз *Amygdalion nanae* Golub 2011

Ассоциация *Spiraeo hypericifoliae-Amygdaletum nanae* Solomeshch et al. 1994

I. pumila в большинстве случаев произрастает на степных склонах различных экспозиций в составе богатовидовых красивейшековыльных степей ассоциации *Astragalo austriacae-Stipetum pulcherrimae*, являющейся зональным типом степей Предуралья Республики Башкортостан [24]. Общее проективное покрытие травостоя варьирует от 65 до 90%. Ценофлора ассоциации насчитывает от 38 до 49 видов на площадке, в среднем 42 вида. *I. pumila* отмечен на всех пробных площадях с обилием от 1 до 5%. Флористический состав ассоциации наряду с типичными степными видами богат петрофитно-степными видами настоящих степей (*Artemisia marschalliana* Spreng., *Galatella villosa* (L.) Rchb.f., *Koeleria sclerophylla* P.A.Smirn., *Stipa pulcherrima* K. Koch).

Помимо сообществ вышеназванной ассоциации, *I. pumila* нередко произрастает в ценозах с участием ковыля-волосатика – в базальном сообще-

стве *Stipa capillata* [*Festuco-Brometea*], которые распространены преимущественно на плакорных и склоновых местообитаниях южной экспозиции. Сообщество объединяет слабодegradированные степные пастбища, широко распространенные в лесостепной зоне Южного Урала, и представляет начальную стадию пастбищной дигрессии [20]. Проективное покрытие травостоя составляет 70–85%. Ценофлора сообщества насчитывает от 26 до 45 видов на площадке, в среднем 36 видов. *I. pumila* отмечен на всех площадках с обилием 1–20%. Для данного сообщества, наряду с видами настоящих степей (*Agropyron pectinatum* (M.Bieb.) P. Beauv., *Androsace maxima* L., *Galium octonarium* (Klokov) Pobed., *Hieracium echioides* Lumn., *Scorzonera austriaca* Willd. и др.), высока роль петрофитно-степных видов (*Artemisia marshalliana*, *Eremogone koriniana* (Fisch. ex Fenzl) Ikonn., *Gypsophila altissima* L., *Potentilla glaucescens* Willd. ex Schldl. и др.).

Также *I. pumila* произрастает в сообществах ассоциации ***Scorzonero austriacae-Stipetum lessingianae***, представляющих собой лессингоковильные степи южных районов Башкортостана [24]. Общее проективное покрытие колеблется от 75 до 90%. Ценофлора ассоциации варьирует от 34 до 40 видов на площадке, в среднем 36 видов. *I. pumila* отмечен на всех площадках с обилием 1–20%. Для флористического состава всех отмеченных сообществ характерна высокая роль петрофитных видов (*Artemisia marshalliana*, *Ephedra distachya* L., *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb., *Koeleria sclerophylla*, *Tanacetum kittaryanum* (С.А.Мей.) Tzvelev и др.).

Среди наиболее редких вариантов сообществ с участием *I. pumila* являются ценозы ассоциации кустарниковых степей ***Spiraeo hypericifoliae-Amygdaletum nanae***, встречающиеся преимущественно по восточным и юго-восточным склонам хребтов на каменистых субстратах в Зианчуринском р-не РБ. *I. pumila* отмечался среди разреженных зарослей *Spiraea hypericifolia* L. в верхней части склона, по известняковым осыпям. Общее проективное покрытие в них варьирует от 50 до 65%. Ценофлора ассоциации насчитывает 25 видов на площадке. *I. pumila* встречался на всех площадках с обилием 1–5%.

Сообщества с участием *I. humilis* по флористическому составу наиболее близки к ассоциации ***Diantho acicularis-Orostachetum spinosae***. Данные сообщества являются наиболее типичными ценозами петрофитных степей Зауралья [24]. Общее проективное покрытие – 65%. Ценофлора ассоциации насчитывает 34 вида. *I. humilis* отмечен на всех площадках с обилием 1–5%. В ценофлоре ассоциации велика роль таких видов, как *Carex pediformis* С.А. Мей., *Centaurea sibirica* L., *Orostachys spinosa* (L.) С.А. Мей., *Scabiosa isetensis* L., *Stipa zalesskii* Wilensky. Сообщества ассоциации занимают нижнюю треть склонов гор северо-западной экспозиции.

I. scariosa отмечен в ценозах ассоциации ***Silene altaici-Elytrigietum pruiniferae***. Данные сообщества характерны для обнажений изверженных пород и встречаются на термофильных склонах с уклоном 3–25°. Характер-

ной чертой подобных сообществ является отсутствие многих типичных кальцефильных видов, характерных для петрофитных степей Предуралья Республики. Общее проективное покрытие более низкое и составляет 20–70%. Флористический состав насчитывает 15–34 вида, в среднем 24 вида. *I. scariosa* отмечен с достаточно высоким обилием – 1–20%. Во флористическом составе велика роль петрофитно-степных видов растений (*Elytrigia pruiniifera* Nevski, *Thymus guberlinensis* Iljin, *Silene altaica* Pers. и др.).

Изредка *I. scariosa* отмечается в сообществах *Festuca pseudovina* [*Helictotricho-Stipetalia*], приуроченных к выположенным склонам гор 3–5°. Флористический состав насчитывает 24–31 вид, в среднем 27 видов. Общее проективное покрытие составляет 50–75%. *I. scariosa* отмечен с обилием 5–20%. Во флористическом составе велика роль как петрофитно-степных видов растений (*Allium rubens* Schrad. ex Willd., *Astragalus helmii* Fisch., *Centaurea turgaica* Klok., *Orostachys spinosa*, *Thymus guberlinensis* и др.), так и видов настоящих степей (*Agropyron pectinatum*, *S. capillata* L., *S. lessingiana* Trin. et Rupr. и др.).

DCA-ординация сообществ с участием степных видов рода *Iris* показала, что они хорошо обособлены в пространстве двух первых осей (рис. 2). Нагрузки на оси: Axis 1 – 0,64; Axis 2 – 0,38. В данном случае показаны только ведущие экологические факторы.

Главная ось 1 DCA-ординации интерпретируется как комплексный градиент переменности увлажнения-засоления. Данный факт во многом связан с особенностями географического расположения описанных сообществ. Так, справа налево происходит смена растительных сообществ от наиболее сухих гиперпетрофитных степей юга Зауралья со стабильно низким и относительно постоянным режимом увлажнения к более увлажненным настоящим степям Предуралья, расположенным в предгорьях Южного Урала с более переменным режимом увлажнения. В правой части рисунка сосредоточены все сообщества с участием *I. scariosa*, с диапазоном значений $fN = 6,47–6,63$ и $Nd = 7,95–8,34$ (таблица), что свидетельствует о приуроченности данного вида к наиболее сухим местообитаниям со стабильным увлажнением. В левой части рисунка сосредоточены ценозы с участием *I. pumila* более влажных местообитаний, представленные сообществами настоящих и петрофитизированных степей порядка *Helictotricho-Stipetalia* в условиях более неустойчивого режима увлажнения. Диапазоны значений $fN = 6,60–6,75$ и $Nd = 7,99–8,55$.

Помимо характера увлажнения, слева направо происходит увеличение засоленности субстрата. В большей степени минеральными солями богаты субстраты сообществ Зауралья РБ с участием *I. scariosa*, что может быть связано также и с характером подстилающих пород, не свойственных Предуралью. Значения $Tg = 7,79–8,31$. В то же время для сообществ с участием *I. pumila* характерны значения $Tg = 7,71–8,20$.

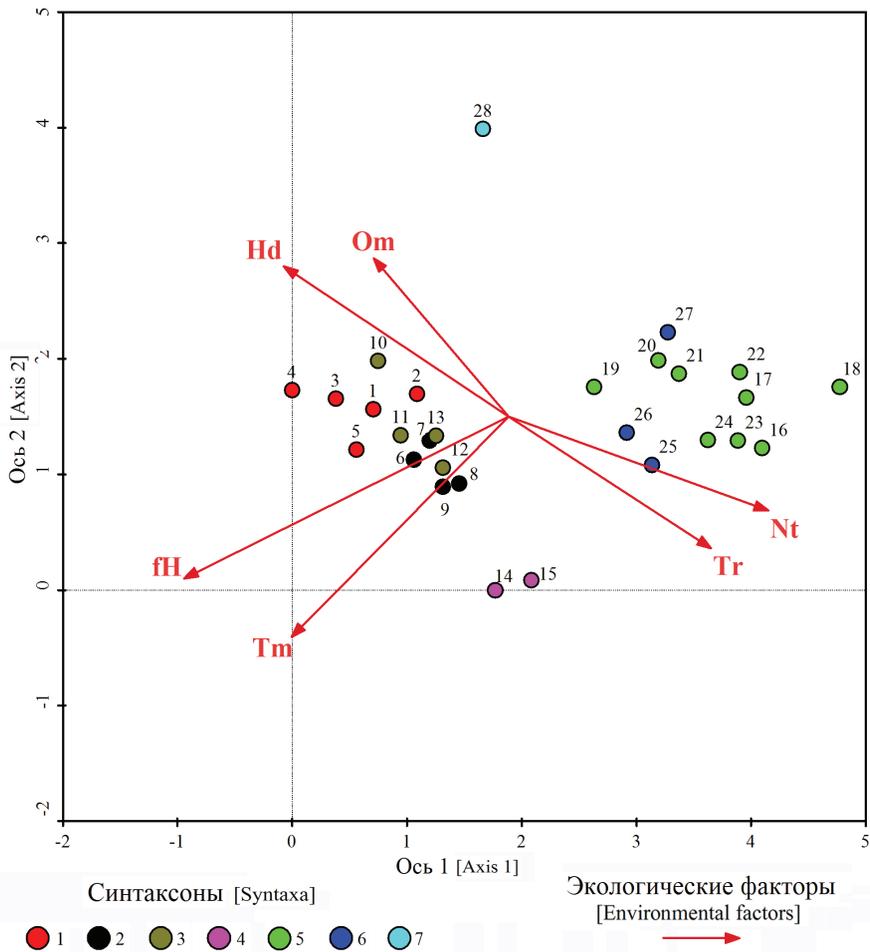


Рис. 2. Ординация сообществ с участием степных видов рода *Iris*

[Fig. 2. Ordination of communities with participation of steppe species of the genus *Iris*]

Различными символами обозначены синтаксоны [Various symbols designate syntaxa]:

1 – асс. [association] *Astragalo austriacae-Stipetum pulcherrimae*; 2 – асс. [association] *Scorzonero austriacae-Stipetum lessingiana*; 3 – Базальное сообщество [basal community] *Stipa capillata* [*Festuco-Brometea*]; 4 – асс. [association] *Spiraeo hypericifoliae-Amygdaletum nanae*; 5 – асс. [association] *Silene altaici-Elytrigietum pruiniferae*; 6 – сообщество [community] *Festuca pseudovina* [*Helictotricho-Stipetalia*]; 7 – асс. [association] *Diantho acicularis-Orostachetum spinosae*. Экологические факторы [environmental factors]:

Tm – термоклиматический фактор [temperature], Om – аридность-гумидность [Aridity-Humidity], Hd – увлажнение [Soil moisture], Tr – солевой режим почв [Salt regime of soils], fH – переменность увлажнения [Variability of moisture], Nt – богатство почв азотом [Soil richness in nitrogen].

1–28 – номера описаний, соответствуют таблице

[Number of relevés, corresponding to Table]

**Оценка сообществ с участием редких видов рода *Iris* с использованием
модифицированных экологических шкал Д.Н. Цыганова
[Assessment of communities with participation of rare species
of the genus *Iris* using DN Tsyganov's modified environmental scales]**

Порядковый номер описания [Number of releve]	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	fH	Lc
Сообщества с участием <i>I. pumila</i> [Communities with participation of <i>I. pumila</i>]										
1	8,59	10,07	7,02	7,27	8,20	7,91	9,04	4,41	6,68	2,49
2	8,53	10,28	7,06	7,20	8,26	7,83	9,04	4,37	6,65	2,50
3	8,49	10,61	7,13	7,18	8,50	7,71	9,03	4,40	6,62	2,57
4	8,51	10,30	7,13	7,17	8,46	7,71	8,99	4,38	6,62	2,55
5	8,47	10,37	7,12	7,18	8,55	7,73	8,97	4,47	6,60	2,62
6	8,53	10,14	7,03	7,22	8,23	8,01	8,98	4,45	6,65	2,52
7	8,54	10,21	7,00	7,24	8,12	8,05	9,00	4,49	6,69	2,50
8	8,46	9,96	7,07	7,18	8,23	7,93	9,05	4,43	6,67	2,51
9	8,39	10,08	7,10	7,13	8,34	7,80	8,99	4,39	6,62	2,54
10	8,52	10,67	7,01	7,18	8,20	7,88	9,06	4,36	6,66	2,48
11	8,58	10,18	6,95	7,25	8,07	7,98	9,06	4,38	6,68	2,47
12	8,64	10,47	6,90	7,28	7,99	8,19	9,13	4,50	6,75	2,47
13	8,61	10,81	6,89	7,28	7,99	8,20	9,02	4,47	6,72	2,50
14	8,51	10,65	6,95	7,19	8,09	7,95	9,01	4,45	6,67	2,53
15	8,51	10,54	7,03	7,25	8,31	7,96	8,84	4,61	6,68	2,53
Сообщества с участием <i>I. scariosa</i> [Communities with participation of <i>I. scariosa</i>]										
16	8,41	10,49	6,99	7,17	8,02	8,05	8,57	4,37	6,51	2,45
17	8,39	9,41	7,13	7,13	8,34	7,79	8,67	4,59	6,54	2,55
18	8,48	9,58	7,05	7,21	8,12	7,96	8,32	4,77	6,56	2,44
19	8,50	10,64	6,91	7,17	7,97	8,31	8,94	4,53	6,63	2,48
20	8,44	10,45	7,00	7,15	8,05	8,22	8,88	4,56	6,48	2,49
21	8,50	10,07	6,93	7,18	7,95	8,19	8,94	4,50	6,47	2,46
22	8,42	9,96	7,02	7,12	8,06	7,90	8,72	4,66	6,53	2,55
23	8,44	10,96	6,94	7,16	8,02	8,09	8,62	4,37	6,52	2,46
24	8,42	10,94	6,98	7,13	8,16	7,94	8,61	4,41	6,54	2,50
25	8,45	10,34	7,01	7,18	8,16	8,13	8,85	4,51	6,53	2,50
26	8,52	10,25	6,92	7,21	7,96	8,30	9,04	4,40	6,59	2,47
27	8,32	10,56	7,03	7,07	8,25	8,01	8,84	4,44	6,57	2,56
Сообщества с участием <i>I. humilis</i> [Communities with participation of <i>I. humilis</i>]										
28	8,31	10,79	7,14	7,03	8,55	7,69	8,92	4,36	6,57	2,60

Примечание. Экологические факторы: Tm – термоклиматический, Kn – континентальность климата, Om – аридность-гумидность, Cr – суровость зимнего периода, Hd – увлажнение, Tr – солевой режим почв, Rc – кислотность почв, Nt – богатство почв азотом, fH – переменность увлажнения, Lc – освещенность.

[Note. Environmental factors: Tm - Temperature, Kn - Continentality of climate, Om - Aridity-Humidity, Cr - Severity of the winter period, Hd - Soil moisture, Tr - Salt regime of soils, Rc - Soil acidity, Nt - Soil richness in nitrogen, fH - Variability of moisture, Lc - Lighting].

Вторую ось DCA-ординации можно интерпретировать как градиент аридности-гумидности. Так, в нижней части графика сосредоточены со-

общества с участием *I. pumila* и *I. scariosa*, приуроченные к более аридным территориям (степной и южно-лесостепной зонам), показатели Om варьируют от 6,91 до 7,13 (см. таблицу).

Ценозы ассоциации *Diantho acicularis-Orostachetum spinosae* с участием *I. humilis* занимают крайне верхнее положение в пространстве экологических факторов (описание 28) и расположены в более гумидных условиях северной части лесостепной зоны (Om = 7,14).

Отдельную группу образовали кустарниковые сообщества ассоциации *Spiraeo hypericifoliae-Amygdaletum nanae*, встречающиеся на щебнистых осыпях (описания 14–15).

Также нами оценена экологическая амплитуда редких видов рода *Iris* (рис. 3–5). Изученные виды рода *Iris* являются растениями открытых местообитаний (степей, лугов, берегов рек), следовательно, условия освещенности (Lc) являются для них критическими. Для степных видов рода к критически значимым факторам среды также можно отнести переменность увлажнения (fH) и суровость зимнего периода (Cr). Низкая экологическая амплитуда *I. pumila* и *I. scariosa* для ряда климатогенных факторов среды, таких как аридность-гумидность (Om) и связанные с ним увлажнение (Hd) и количество поступающего тепла (Tm), обуславливает их приуроченность преимущественно к степной зоне региона.

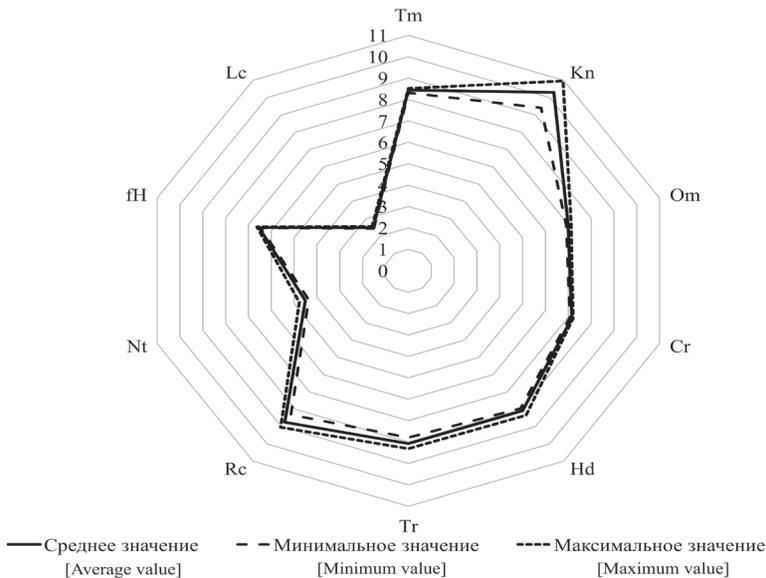


Рис. 3. Значимость экологических факторов для сообществ с участием *Iris scariosa*
 [Fig. 3. The importance of environmental factors for communities with participation of *Iris scariosa*]



Рис. 4. Значимость экологических факторов для сообществ с участием *Iris pumila*
 [Fig. 4. The importance of environmental factors for communities with participation of *Iris pumila*]

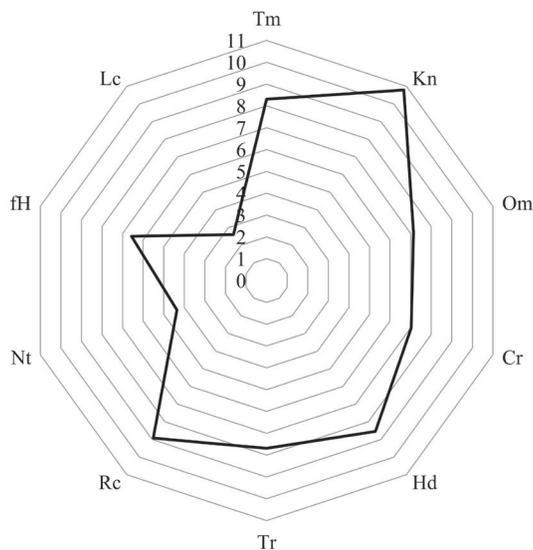


Рис. 5. Значимость экологических факторов для сообществ с участием *Iris humilis*
 [Fig. 5. The importance of environmental factors for communities with participation of *Iris humilis*]

В то же время значения фактора континентальности климата (Кп) находятся в более широких границах, особенно для *I. scariosa*. Поскольку для *I. humilis* невозможно собрать репрезентативный объем геоботанических описаний (на Южном Урале известна всего лишь одна точка местонахождения небольшой площади), то рассчитать экологическую амплитуду и выявить лимитирующие факторы не удалось. Однако, учитывая результаты, полученные для видов *I. pumila* и *I. scariosa*, схожесть их биологии и местообитаний, можно предположить, что данный вид будет иметь близкие характеристики.

Заключение

Таким образом, несмотря на то, что редкие степные виды ирисов на Южном Урале довольно близки по экологическому диапазону, результаты ординационного анализа показали, что по комплексу экологических факторов каждый вид занимает свою экологическую нишу. Поэтому и в природе изученные виды ирисов крайне редко встречаются в одних и тех же местообитаниях и сообществах. Согласно приведенным значениям экологических факторов среды *Iris pumila*, *I. scariosa* и *I. humilis* на Южном Урале имеют довольно узкую экологическую амплитуду, т.е. являются стенотопными видами, что в значительной степени обуславливает их природную редкость в регионе Южного Урала.

Литература

1. Butchart S.H., Walpole M., Collen B., van Strien A., Scharlemann J.P., Almond R.E., Baillie J.E., Bomhard B., Brown C., Bruno J., Carpenter K.E., Carr G.M., Chanson J., Chenery A.M., Csirke J., Davidson N.C., Dentener F., Foster M., Galli A., Galloway J.N., Genovesi P., Gregory R.D., Hockings M., Kapos V., Lamarque J.F., Leverington F., Loh J., McGeoch M.A., McRae L., Minasyan A., Hernández Morcillo M., Oldfield T.E., Pauly D., Quader S., Revenga C., Sauer J.R., Skolnik B., Spear D., Stanwell-Smith D., Stuart S.N., Symes A., Tierney M., Tyrrell T.D., Vié J.C., Watson R. Global biodiversity: indicators of recent declines // Science. 2010. Vol. 328, № 5982. PP. 1164–1168. doi: 10.1126/science.1187512
2. Dirzo R., Raven P.H. Global state of biodiversity and loss // Ann. Rev. Environment and Resources. 2003. Vol. 28. PP. 137–167. doi: 10.1146/annurev.energy.28.050302.105532
3. The Convention on Biological Diversity Plant Conservation Report: A Review of Progress in Implementing the Global Strategy of Plant Conservation (GSPC). Montreal, Canada: Secretariat of the Convention on Biological Diversity; 2009. 48 p. Available at: <https://www.cbd.int/doc/publications/plant-conservation-report-en.pdf> (дата обращения: 15.04.2019).
4. Злобин Ю.А. Редкие виды растений: флористический, фитоценотический и популяционный подход // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 422–435.
5. Баишева Э.З., Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мартыненко В.Б., Широких П.С. Биологическое разнообразие экосистем: подходы к изучению и охране // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 5. С. 456–466.

6. Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 2010. 368 с.
7. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 198 с.
8. Mathew V. The *Iris*. Portland : Oregon Timber Press, 1996. 206 p.
9. Алексеева Н.Б. Род *Iris* L. (Iridaceae) в России // Turczaninowia. 2008. Т. 11, № 2. С. 5–70.
10. Алексеева Н.Б. Виды рода *Iris* L. во флоре России. Проблемы охраны в природе и интродукции : дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2005. 229 с.
11. Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1: Растения и грибы / под ред. Б.М. Миркина. Уфа : МедиаПринт, 2011. 384 с.
12. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / под ред. Ю.П. Трутнева и др. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
13. Крюкова А.В., Мулдашев А.А., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Распространение и фитоценотическая приуроченность редких видов рода *Iris* на Южном Урале (Республика Башкортостан) // Научные ведомости Белгородского университета. Сер. Естественные науки. 2014. Вып. 29, № 23 (194). С. 5–11.
14. Крюкова А.В., Абрамова Л.М. Редкие виды рода *Iris* L. в Республике Башкортостан // Материалы III Московского международного симпозиума по роду Ирис «Iris-2016». М., 2016. С. 102–107.
15. Крюкова А.В., Абрамова Л.М., Мустафина А.Н. К биологии и экологии редких ирисов в степях Южного Урала // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, № 4 (1). С. 271–275. doi: 10.24411/2073-1035-2018-10126
16. Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach / ed. R.H. Whittaker // Classification of plant communities The Hague : Junk, 1978. PP. 287–399.
17. Braun-Blanquet J. Pflanzsoziologie Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien ; New York : Springer Verlag, 1964. 865 S.
18. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 991 с.
19. Ter Braak C.J.F., Smilauer P. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca : Microcomputer Power, 2002. 500 p.
20. Широких П.С., Зверев А.А. Некоторые результаты коррекции экологических шкал в системе Д.Н. Цыганова для Южно-Уральского региона // Сборник статей и лекций IV Всероссийской школы-конференции «Актуальные проблемы геоботаники». Уфа : МедиаПринт, 2012. С. 551–556.
21. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
22. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Dengler J., Carni A., Šumberová K., Raus T., Di Pietro R., Gavilan García R., Chytrý M., Iakushenko D., Schaminée J.H.J., Bergmeier E., Santos Guerra A., Daniëls F.J.A., Ermakov N., Valachovic M., Pignatti S., Rodwell J.S., Pallas J., Capelo J., Weber H.E., Lysenko T., Solomesh A., Dimopolous P., Aguiar C., Freitag H., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of plant, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. 2016. Vol. 19 (suppl. 1). PP. 3–264. doi: 10.1111/avsc.12257
23. Willner W., Roleček J., Korolyuk A., Dengler J., Chytrý M., Janišová M., Lengyel A., Acíć S., Becker T., Čuk M., Demina O., Jandt U., Kački Z., Kuzemko A., Kropf M., Lebedeva M., Semenishchenkov Y., Šilc U., Stančić Z., Staudinger M., Vassilev K., Yamalov S. Formalized classification of semi-dry grasslands in central and eastern Europe // Preslia. 2019. Vol. 91 (1). PP. 25–49. doi: 10.23855/preslia.2019.025

24. Абдуллин Ш.Р., Багмет В.Б., Баишева Э.З., Бикбаев И.Г., Валуев В.А., Волков А.М., Галеева А.Х., Зернов Д.А., Журавкова М.М., Ильясов Д.В., Маркина А.В., Мартыненко В.Б., Мигранов М.Г., Мулдашев А.А., Островская Ю.В., Позднякова Э.П., Сирин А.А., Суворов Г.Г., Успенская О.Н., Хабибуллин В.Ф., Широких П.С., Ямалов С.М. Природные условия и биота Природного парка «Аслы-Куль». Уфа : Башк. энцикл. 456 с.

Поступила в редакцию 16.04.2019 г.; повторно 07.10.2019 г.;
принята 23.10.2019 г.; опубликована 27.12.2019 г.

Авторский коллектив:

Абрамова Лариса Михайловна – проф., д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений, Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра РАН (Россия, 450080, г. Уфа, ул. Менделеева, д. 195/3).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3196-2080>

E-mail: abramova.lm@mail.ru

Широких Павел Сергеевич – канд. биол. наук., с.н.с. лаборатории геоботаники и растительных ресурсов, Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН (Россия, 450054, г. Уфа, пр. Октября, д. 69).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1864-4878>

E-mail: shirpa@mail.ru

Голованов Ярослав Михайлович – канд. биол. наук., с.н.с. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений, Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра РАН (450080, г. Уфа, ул. Менделеева, д. 195/3).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4790-8900>

E-mail: jaro1986@mail.ru

Мустафина Альфия Науфалевна – канд. биол. наук., с.н.с. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений, Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра РАН (Россия, 450080, г. Уфа, ул. Менделеева, д. 195/3).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9163-177X>

E-mail: alfverta@mail.ru

Крюкова Анастасия Владимировна – м.н.с. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений, Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра РАН (Россия, 450080, г. Уфа, ул. Менделеева, д. 195/3).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3788-1879>

E-mail: anastasiya.ufa@bk.ru

For citation: Abramova LM, Shirokikh PS, Golovanov YaM, Mustafina AN, Kryukova AV. On the ecology of rare steppe species of the genus *Iris* in the Southern Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:56-72. doi: 10.17223/19988591/47/3 In Russian, English Summary

**Larisa M. Abramova¹, Pavel S. Shirokikh², Yaroslav M. Golovanov¹,
Alfiya N. Mustafina¹, Anastasiya V. Kryukova¹**

¹ South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation

² Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation

On the ecology of rare steppe species of the genus *Iris* in the Southern Urals

The research presents the experience of assessing the diversity of communities and ecology of 3 rare steppe species of the genus *Iris* L. in the Southern Urals: *I. pumila* L., *I. scariosa* Willd. ex Link and *I. humilis* Georgi which are distributed in the steppe

and forest-steppe zones of the region and listed in the Red Data Book of Bashkortostan Republic (Krasnaya kniga..., 2011) and the Russian Federation (Krasnaya kniga..., 2008). We analyzed the ecology of communities with participation of rare species using indirect ordination, which makes it possible to identify important ecological patterns of species distribution and to give an ecological interpretation of syntaxonomic units. Totally, we collected 28 geobotanical relevés within the studied coenopopulations in the Southern Urals (mainly, in the Urals and Transurals of the Republic of Bashkortostan, as well as adjacent areas of Chelyabinsk and Orenburg regions) to characterize the phytocenotic localization and ecology of rare steppe species of the genus *Iris*. Localities of the studied species are presented on the map (See Fig. 1).

The size of the relevés was 64-100 m². Relevés descriptions and classification were performed using the Braun-Blanquet approach (Westhoff and van der Maarel, 1978; Braun-Blanquet, 1964). The names of vascular plants species are given according to Cherepanov (1995). The impact assessment of complex environmental factor gradients was performed using DCA-ordination in the CANOCO 4.5 program (Ter Braak and Smilauer, 2002). DN Tsyganov's scale which was adjusted for the Southern Urals region (Shirokikh and Zverev, 2012) was applied to estimate the environmental factors of habitats. The weighted average of environmental factors was calculated in the IBIS software (Zverev, 2007).

We revealed that the phytocenosis with participation of rare steppe irises in the Southern Urals belongs to the class ***Festuco-Brometea*** Br.-Bl. et Tüxen ex Soó 1947, which unites the steppe vegetation of Southern Ukraine and Russia and includes 5 associations and 2 communities. *I. pumila* grows mainly on the steppe slopes of various expositions as part of the steppes of association ***Astragalo austriacae-Stipetum pulcherrimae*** Martynenko et al. 2018, which is a zonal type of the Pre-Ural steppe of the Republic of Bashkortostan. *I. pumila* also grows in the communities of the association ***Scorzonero austriacae-Stipetum lessingiana*** Yamalov 2011 prov., which is steppes with dominating *Stipa lessingiana* of the southern regions of Bashkortostan and in the basal community ***Stipa capillata [Festuco-Brometea]*** combining low-degraded steppe pastures, which are distributed mainly in the upland and slope habitats of the southern expositions. Among the rarest communities with participation of *I. pumila*, there are phytocoenoses of shrub steppes of association ***Spiraeo hypericifoliae-Amygdaletum nanae*** Solomeshch et al. 1994, which are distributed mainly across the eastern and southeastern slopes of the ranges on stony substrates. *I. scariosa* was found in the phytocoenosis of the association ***Silene altaici-Elytrigietum pruiniferae*** Yamalov 2018 prov., characteristic of outcrops of igneous rocks on thermophilic slopes. Occasionally, *I. scariosa* is observed in the communities of ***Festuca pseudovina [Helictotricho-Stipetalia]***, distributed to the flattened mountain slopes. Communities with *I. humilis* occur in the Southern Urals quite rarely and belong, according to their floristic composition, to the association ***Diantho acicularis-Orostachetum spinosae*** Schubert et al. 1981. The floristic composition of all noted communities is characterized by a high role of petrophytic species (*Artemisia marshalliana*, *Astragalus helmii*, *Centaurea turgaica*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum argyrophyllum*, *Koeleria sclerophylla*, *Orostachys spinosa*, *Tanacetum kittaryanum* *Thymus guberlinensis* etc.).

DCA-ordination of communities with participation of steppe species of the genus *Iris* showed that they are well separated in the space of the first two axes (See Fig. 2). The main axis is interpreted as a complex gradient of moisture-salinity variability. The second axis can be interpreted as the aridity-humidity gradient. The studied species of the genus *Iris* are plants of open habitats (steppes, meadows, river banks), therefore the lighting conditions (Lc) are critical for them (See Fig. 3-5). The critically important environmental factors also include the variability of moisture (fH) and the severity

of the winter period (Cr). The low ecological amplitude of *I. pumila* and *I. scariosa* for a number of climatogenic environmental factors, such as aridity-humidity (Om) and associated soil moisture (Hd), and the amount of incoming heat (Tm) causes their confinement mainly to the steppe zone of the region. At the same time, the values of the continentality of climate factors (Kn) are in wider boundaries, especially for *I. scariosa*.

Ordination analysis showed that, according to a complex of environmental factors, each species of the genus *Iris* occupies its own ecological niche. Therefore, in nature, the studied species are extremely rare in the same habitats and communities. According to the given values of ecological factors of the environment (See Table), *I. pumila*, *I. scariosa* and *I. humilis* in the Southern Urals have a rather narrow ecological amplitude, i.e. they are stenotopes, which largely determines their natural rarity in the region of the Southern Urals.

The paper contains 5 Figures, 1 Table and 24 References.

Key words: Iridaceae; rare species; environmental scales; DCA-ordination; Bashkortostan Republic; Orenburg region.

Funding: This research was carried out in the frame of the government projects (No AAAA-A18-118011990151-7 and No AAAA-A18-118022190060-6) and partially financially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 18-34-00022 мол_a).

The authors declare no conflict of interest.

References

1. Butchart SH, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JP, Almond RE, Baillie JE, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter KE, Carr GM, Chanson J, Chenery AM, Csirke J, Davidson NC, Dentener F, Foster M, Galli A, Galloway JN, Genovesi P, Gregory RD, Hockings M, Kapos V, Lamarque JF, Leverington F, Loh J, McGeoch MA, McRae L, Minasyan A, Hernández Morcillo M, Oldfield TE, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer JR, Skolnik B, Spear D, Stanwell-Smith D, Stuart SN, Symes A, Tierney M, Tyrrell TD, Vié JC, Watson R. Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*. 2010;328(5982):1164-1168. doi: 10.1126/science.1187512
2. Dirzo R, Raven PH. Global state of biodiversity and loss. *Ann. Rev. Environment and Resources*. 2003;28:137-167. doi: 10.1146/annurev.energy.28.050302.105532
3. *The Convention on Biological Diversity Plant Conservation Report: A Review of Progress in Implementing the Global Strategy of Plant Conservation (GSPC)*. Montreal, Canada: Secretariat of the Convention on Biological Diversity; 2009. 48 p. [Electronic resource]. Available at: <https://www.cbd.int/doc/publications/plant-conservation-report-en.pdf> (access 15.04.2019)
4. Zlobin YuA. Rare plant species: Floristic, phytocoenotic, and population approach. *Zhurnal obshchey biologii = Biology Bulletin Reviews*. 2011;72(6):422-435. In Russian, English Summary
5. Baisheva EZ, Mirkin BM, Naumova LG., Martynenko VB, Shirokikh PS. Biological diversity of ecosystems: Approaches to investigation and protection. *Biology Bulletin Reviews*. 2015;5(2):138-147. doi: 10.1134/S2079086415020036
6. Zhukova LA, Dorogova YuA, Turmukhametova NV, Gavrilova MN, Polyanskaya TA. Ekologicheskie shkaly i metody analiza ekologicheskogo raznoobraziya rasteniy [Ecological scales and methods for analyzing the ecological diversity of plants]. Yoshkar-Ola: Mari State University Publ.; 2010. 368 p. In Russian
7. Tsyganov DN. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynoshirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 198 p. In Russian

8. Mathew B. The *Iris*. Portland: Oregon Timber Press; 1996. 206 p.
9. Alekseeva NB. Genus *Iris* L. (Iridaceae) in the Russia. *Turczaninowia*. 2008;11(2):5-70. In Russian, English Summary
10. Alekseeva NB. *Vidy roda Iris L. vo flore Rossii. Problemy okhrany v prirode i introduktsii* [Species of the genus *Iris* L. in the flora of Russia. Problems of protection in nature and introduction. CandSci. Dissertation, Biology]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences; 2005. 229 p. In Russian
11. *Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. Rasteniya i griby* [The Red Date Book of the Republic of Bashkortostan. Plants and Mushrooms]. Vol. 1. Mirkin BM, editor. Ufa: MediaPrint Publ.; 2011. 384 p. In Russian
12. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Date Book of the Russian Federation (Plants and Mushrooms)]. Trutnev YuP, editor. Moscow: KMK Publishing House; 2008. 855 p. In Russian
13. Kryukova AV, Muldashev AA, Golovanov YaM, Abramova LM. Distribution and phytocoenotic confinedness of rare species of genus *Iris* L. in the South Urals (Bashkortostan Republic). *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo universiteta. Ser. Estestvennyye nauki = Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural Sciences*. 2014;23(194);29:5-11. In Russian
14. Kryukova AV, Abramova LM. Rare species of the genus *Iris* L. in the Republic of Bashkortostan. In: "*Iris-2016*" *Materialy III Moskovskogo mezhunarodnogo simpoziuma po rodu Iris* ["*Iris-2016*". Proceedings of the III Moscow Int. Symposium on the genus *Iris* (Moscow, Russia, June 15-18, 2016)]. Moscow: MAKSPress; 2016. pp. 102-107. In Russian
15. Kryukova AV, Abramova LM, Mustafina AN. To the biology and ecology of rare species of *Iris* genus in the steppe of South Urals. *Samarskaya Luka: Problemy regional'noy i global'noy ekologii*. 2018;27(4-1):271-275. doi: [10.24411/2073-1035-2018-10126](https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10126) In Russian
16. Westhoff V, van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach. In: *Classification of plant communities*. Whittaker RH, editor. The Hague: Junk Publ.; 1978. pp. 287-399.
17. Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie Grundzüge der Vegetationskunde*. 3 Aufl. Wien. New York: Springer Verlag; 1964. 865 p. In German
18. Cherepanov SK. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopedel'nyh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR)* [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
19. Ter Braak CJE, Smilauer P. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for canonical community ordination (Version 4.5)*. Ithaca: Microcomputer Power Publ.; 2002. 500 p.
20. Shirokikh PS, Zverev AA. Nekotorye rezul'taty korrektsii ekologicheskikh shkal v sisteme D.N. Tsyganova dlya Yuzhno-Ural'skogo regiona [Some results of correction of DN Tsyganov ecological scales for the South Ural region]. In: *Aktual'nye problemy geobotaniki. Sbornik statey i lektsiy IV Vseros. shkoly-konf.* [Actual problems of geobotany. Proceedings of the IV All-Russian School-Conf]. Ufa: MediaPrint Publ.; 2012. pp. 551-556. In Russian
21. Zverev AA. *Informatsionnyye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie* [Information technologies in studies of vegetation: Text-book]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
22. Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat J-P, Dengler J, Carni A, Šumberová K, Raus T, Di Pietro R, Gavilan García R, Chytrý M, Iakushenko D, Schaminée JHJ, Bergmeier E, Santos Guerra A, Daniëls FJA, Ermakov N, Valachovic M, Pignatti S, Rodwell JS, Pallas J, Capelo J, Weber HE, Lysenko T, Solomeshch A, Dimopolous P, Aguiar C, Freitag H, Hennekens SM, Tichý L. *Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system*

- of plant, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 2016;19(1):3-264. doi: 10.1111/avsc.12257
23. Willner W, Roleček J, Korolyuk A, Dengler J, Chytrý M, Janišová M, Lengyel A, Ačić S, Becker T, Čuk M, Demina O, Jandt U, Kački Z, Kuzemko A, Kropf M, Lebedeva M, Semenishchenkov Y, Šilc U, Stančić Z, Staudinger M, Vassilev K, Yamalov S. Formalized classification of semi-dry grasslands in central and eastern Europe. *Preslia*. 2019;91(1):25-49. doi: 10.23855/preslia.2019.025
24. Abdullin ShR, Bagmet VB, Baisheva JeZ, Bikbaev IG, Valuev VA, Volkov AM, Galeeva AH, Zernov DA, Zhuravkova MM, Il'yasov DV, Markina AV, Martynenko VB, Migranov MG, Muldashev AA, Ostrovskaya YuV, Pozdnyakova EP, Sirin AA, Suvorov GG, Uspenskaya ON, Khabibullin VF, Shirokih PS, Yamalov SM. Prirodnye usloviya i biota Prirodnogo parka «Asly-Kul'» [Natural conditions and biota of Asly-Kul Natural Park]. Ufa: Bashkir encyclopedia Publ.; 2017. 456 p. In Russian

*Received 16 April 2019; Revised 07 October 2019;
Accepted 23 October 2019; Published 27 December 2019*

Author info:

Abramova Larisa M, Professor, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Wild-growing Flora and Introduction of Herb Plants, South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendeleeva Str., Ufa 450080, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3196-2080>

E-mail: abramova.lm@mail.ru

Shirokikh Pavel S, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Geobotany and Plant Resources, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 69 October Ave., Ufa 450054, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1864-4878>

E-mail: shirpa@mail.ru

Golovanov Yaroslav M, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Wild-growing Flora and Introduction of Herb Plants, South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendeleeva Str., Ufa 450080, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4790-8900>

E-mail: jaro1986@mail.ru

Mustafina Alfiya N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Wild-growing Flora and Introduction of Herb Plants, South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendeleeva Str., Ufa 450080, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9163-177X>

E-mail: alfverta@mail.ru

Kryukova Anastasiya V, Junior Researcher, Laboratory of Wild-growing Flora and Introduction of Herb Plants, South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendeleeva Str., Ufa 450080, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3788-1879>

E-mail: anastasiya.ufa@bk.ru

ЗООЛОГИЯ

УДК [57.082.114:599.323]:81'373.6

doi: 10.17223/19988591/48/4

О.В. Толкачёв

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

Этимология некоторых названий ловушек, применяемых в исследованиях мелких млекопитающих

Исследование выполнено в рамках государственного контракта

Института экологии растений и животных УрО РАН.

Отлов мелких млекопитающих (мышевидных грызунов и землероек) – основной способ их изучения в зоологических и экологических исследованиях. Часто применяются летальные мышеловки различных конструкций и наименований. Вопросы сопутствующей терминологии остаются неизученными и неурегулированными. В данной работе проанализированы происхождение и особенности употребления русскоязычных названий механических летальных ловушек для мелких млекопитающих. Выявлены параллели в эволюции конструкции мышеловок в России и других странах. Обнаружены факты заимствования и русификации англоязычных названий. Сделаны выводы, направленные на унификацию терминов и конструкций ловушек, применяемых в российских зоологических работах. Для обозначения летального самолловного механического устройства с пружиной, смонтированного на плоской основе, рекомендуется использовать название давилка с уточнением – траповая или крючковая. Распространенное в настоящее время название «ловушка Геро» применять нецелесообразно.

Ключевые слова: мышеловка; давилка; плашка; гильотинка; ловушка Геро; мелкие млекопитающие; грызуны.

Введение

Мышевидные грызуны и землеройки принадлежат к числу традиционных объектов в зоологических и экологических исследованиях. Такие работы часто подразумевают отлов животных, который может проводиться многими методами, но по типу используемых орудий можно выделить всего три основных: конусы (цилиндры), живоловки, давилки. В последнем случае применяются мышеловки различных конструкций, убивающие зверьков. Этот способ хоть и не лишен недостатков, однако широко применяется из-за его простоты и доступности. В науке он используется уже более века, по-

этому к настоящему времени разработано много вариантов давилок. Существуют и разные термины для их обозначения. Разнообразие инструментов и их обозначений не способствует стандартизации метода и сравнимости результатов, получаемых разными авторами.

Цель данного исследования – выяснение этимологии русскоязычных названий и истории развития летальных ловушек для мелких грызунов и землероек в зоологических исследованиях.

Результаты исследования и обсуждение

Работа основана на анализе научной литературы на русском и английском языках. Для оценки распространенности русскоязычных терминов использованы электронные поисковые системы (НЭБ eLIBRARY.RU, Google Scholar).

Результаты изложены по разделам, каждый из которых посвящен одному из названий ловушек. Хотя цель работы состояла в выяснении происхождения русскоязычных терминов, их анализ в отрыве от остального мира оказался совершенно невозможным. Достаточно сказать, что первый случай применения летальных механических мышеловок для строго научных целей (с целью систематического изучения, а не истребления) обнаружен в работе Фреда Брукса [1]. Поэтому результаты включают как русскоязычные, так и связанные с ними англоязычные слова: мышеловка, плашка, давилка, гильотинка, ловушка Геро, коридорчик, *deadfall trap*, *guillotine*, *flat snap trap*, *museum special*, *choker*.

Мышеловка. В биологической литературе на русском языке первое известное упоминание слова мышеловка найдено в научно-популярной книге Альфреда Брема «Жизнь животных» [2]. В то время было известно множество разновидностей мышеловок [3, 4]. К сожалению, из текста Брема не ясно, о какой конструкции идет речь. В доступных базах удалось найти не более 15 релевантных работ. Слово мышеловка в них употреблялось по отношению к давилкам, живоловкам и даже конусам [5–7]. Термин оказался слишком размытым и поэтому почти не встречается в современных зоологических работах.

Плашка. В книге Эдуарда Эверсмана «Естественная история Оренбургского края» [8] впервые описана, но не названа плашка на куньих: «Западни эти состоят обыкновенно из двух гладких прямых поленьев, толщиной в ногу. Они кладутся горизонтально одно над другим, и верхнее, когда сторожок будет спущен, падая на нижнее, прижимает куницу». В книге С.А. Кукулина [9] можно найти изображение этого устройства (рис. 1). Подобные ловушки были широко распространены по всему миру и известны с древних времен [10]. На английском они называются *deadfall traps*, т.е. ловушка, убивающая падением тяжелого предмета на жертву. Хотя такие конструкции можно использовать для истребления грызунов, в научных целях они не

применяются. Первое известное употребление слова плашка по отношению к классическим пружинным мышеловкам обнаружено в работе Г.Н. Гассовского [11]. Описание, данное Э. Эверсманом, и рисунок С.А. Куклина наводят на мысль о родстве слов плашка и плоский. Есть и другой вариант объяснения – в той же работе Г.Н. Гассовского говорится: «ловушка-палач (плашка)». Но плаха все равно имеет тот же корень, что и плоский [12]. Кроме того, плашкой раньше называли полено [12], что правдоподобнее всего объясняет название ловушки для белки. Поэтому плашками должны называться мышеловки с плоским основанием (в противоположность, например, дуговым капканам, которые также могут использоваться для отлова мелких млекопитающих). В настоящее время термин употребляется ([13–15]; всего более 80 релевантных ссылок). При этом всегда имеется в виду самоловное механическое (в отличие от конусов) орудие с пружиной (в отличие от примитивных падающих плашек), убивающее зверька ударом металлической рамки. Современные ловушки для добычи белок, конструктивно аналогичные пружинным мышеловкам, также называют плашками (сообщение анонимного рецензента).

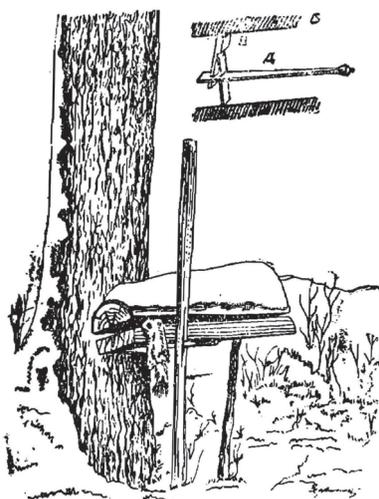


Рис. 1. Плашка для отлова мелких пушных зверей.

Рисунок из книги С.А. Куклина (1938)

[Fig. 1. Deadfall trap for catching small fur animals.

The picture is from the book by SA Kuklin (1938)]

Давилка. Первое известное упоминание этого термина встречается в работе А.А. Бялыницкого-Бирули [16]. Непонятно, однако, является ли слово давилка синонимом мышеловки или альтернативным орудием. Это становится ясно из работы [17]: «Для хорьков и куниц рекомендуются, кроме обыкновенных капканов, также ловушки-давилки». Следовательно, автор в обеих работах под словом давилка подразумевал примитивную плашку для

отлова мелких пушных зверей. Очевидно, для указанных авторов плашка и давилка являлись синонимами, только первое слово указывало на форму рабочей поверхности орудия, а второе – на механизм его действия. Такая давилка по смыслу является полным аналогом deadfall trap. По отношению к мышеловкам название «давилка» впервые употребляется в работе Б.С. Виноградова и С.И. Оболенского [18]. Прилагается и рисунок (рис. 2).

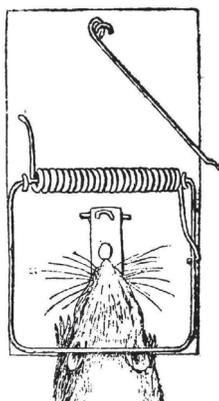


Рис. 2. Рисунок давилки из работы Б.С. Виноградова и С.И. Оболенского (1932)
[Fig. 2. Drawing of a snap trap from the work of BS Vinogradov and SI Obolensky (1932)]

Именно так выглядела давилка для мышей при первом употреблении этого слова в таком значении. Ловушка снабжена трапом и срабатывает от нажатия. Существует также вариант с крючком, на который насаживается приманка. Чтобы такая ловушка сработала, зверек должен потянуть приманку так, чтобы сторожок выскочил из проволочной петли на крючке. Очевидно, что такая модификация менее чувствительна. Тем не менее в зоологических исследованиях применяются давилки с обеими системами срабатывания. Сейчас термин «давилка» активно употребляется в биологических работах ([19–21]; всего более 700 ссылок). Во всех случаях имеется в виду самоловное механическое орудие с пружиной, убивающее зверька ударом металлической рамки. Интересно, что давилка и плашка по-прежнему обычно употребляются как синонимы (но не всегда; см. раздел «Стульчик»), несмотря на смену объекта (мышевидные грызуны и землеройки вместо пушных зверей), цели (сбор научного материала вместо утилитарного промысла) и значительные изменения в конструкции. Англоязычным аналогом является snap trap (шелкающая и / или цапающая ловушка).

Гильотинка. Это необычное название ловушек встречается очень редко [22–26]. Впервые в 1932 г., а последний раз в 1947 г. Фамилий здесь всего четыре. Ни один из авторов не дает пояснений по поводу происхождения названия, но можно предположить, что это заимствование от англоязычных

коллег. Доказательством может служить тот факт, что в английском термин и появился, и исчез раньше, чем в русском, да и работ, и авторов тут больше [27–37]. Впервые название *guillotine* встречается в работе Дэвида Эрнеста Лэнца «Экономическое исследование полевой мыши» [27]. Для истребления грызунов он рекомендует две ловушки, которые называет гильотинными (рис. 3).

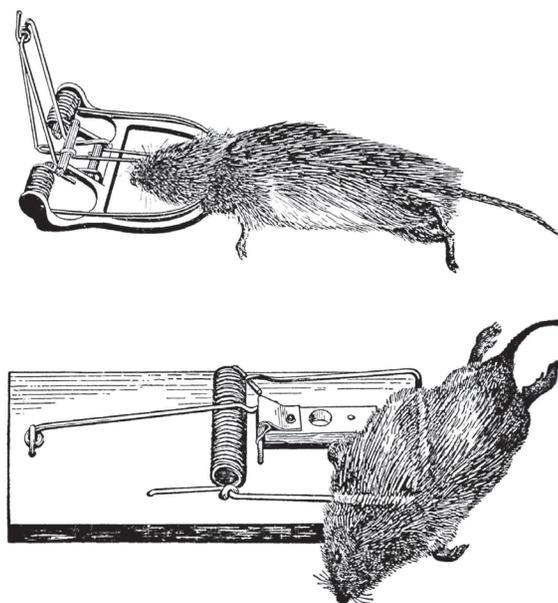


Рис. 3. Ловушки из работы Д.Э. Лэнца «Экономическое исследование полевой мыши», которые он ошибочно называет *guillotine trap* (1907)
[Fig. 3. Traps from the work of DE Lentz “An economic study of field mice”, which he mistakenly calls “guillotine traps” (1907)]

Публикационная активность этого автора была довольно интенсивной, и, вероятно, в связи с этим предложенные им давилки получили официальный статус в Департаменте сельского хозяйства США на период, по крайней мере, до 30-х годов XX в. Не ясно, почему Д. Лэнц назвал эти ловушки гильотинными, ведь нож гильотины ходит в одной плоскости, а рамка давилок движется по дуге. В книге Дэвида Драммонда «Британские мышеловки и их производители» [4] описан тип гильотинных ловушек (рис. 4). Как видно, здесь аналогия с гильотиной очевидна, поскольку главная деталь ходит вверх и вниз в одной плоскости. Интересно, что Ю.М. Ралль в 1947 г. [26], судя по описанию и контексту, употребляет название гильотинка не по отношению к плашкам, а как раз к настоящим гильотинным ловушкам. По-видимому, Д. Лэнц ошибался, применяя действительно существовавшее название к неверному объекту. Все остальные перечисленные выше англоязычные авторы

либо прямо ссылаются на Д. Лэнца, либо были аффилированы с Департаментом сельского хозяйства США. В итоге в отношении давилок-плашек термин «гильотинка [guillotine]» не прижился ни в английском, ни в русском языке. Настоящие гильотинные ловушки сейчас можно встретить только в музеях или у коллекционеров. Для зоологических целей они не применяются.

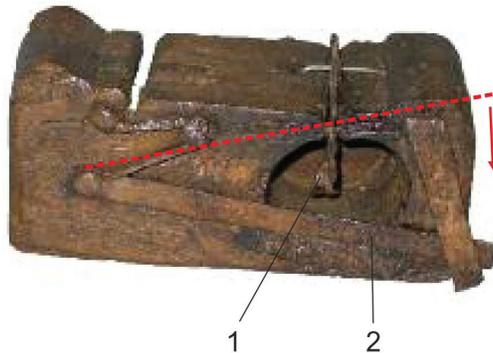


Рис. 4. Гильотинная ловушка в сработавшем состоянии. Произведена не позднее XIX в. Иллюстрация из «British mouse traps and their makers» (Drummond, 2008) с изменениями. Обозначения: 1 – крючок для приманки, связанный со сторожком, на кончик которого ставится лезвие при взведении механизма; 2 – лезвие
[Fig. 4. Guillotine trap in the after action state. Produced no later than in the 19th century. Illustration from “British mouse traps and their makers” by D Drummond (2008), with changes. Designations: 1 - A hook for the bait connected with the locking bar, on the tip of which a blade is placed when cocking the mechanism; 2 - Blade]

Museum special. Ловушки данного типа широко используются по всему миру, кроме того, они оказали большое влияние на мышеловки, применяемые в зоологических исследованиях в России, поэтому их истории нужно уделить особое внимание.

В 1894 г. Вильям Хукер (William C. Hooker) из города Абингдон, штат Иллинойс, США, получил патент на мышеловку знакомой всему миру конструкции (рис. 5). В 1895 г. основанная Хукером компания Animal Trap Company (ATC) на основе патента выпустила в продажу ловушки «Out O` sight», что можно перевести как «с глаз долой». Именно тогда и появились классические давилки, или плашки «flat snap traps» [10].

Последнее словосочетание употребляется, в основном, среди коллекционеров и историков, а в зоологических работах используют краткий вариант – snap trap. Именно такую мышеловку использовал Д. Лэнц в 1907 г. (см. рис. 3). Ему же принадлежит первое упоминание названия «snap trap» в научной литературе [31]. В этой наиболее поздней работе Д. Лэнца по данной теме он отождествляет guillotine и snap trap. Активная пропаганда с его стороны при поддержке правительства США в совокупности с удачной конструкцией ловушки привели к широкому распространению мышеловок типа «Out O` sight» в быту.

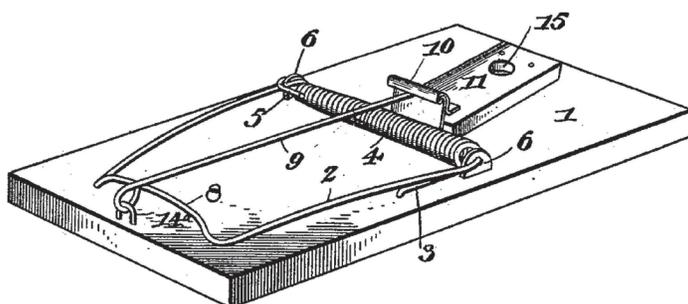


Рис. 5. Ловушка, запатентованная Вильямом Хукером в 1894 г. (US Patent № 528,671)
 [Fig. 5. The trap patented by William Hooker in 1894 (US Patent 528,671)]

Их адаптация для научных целей привела к появлению особой модификации «Museum special» (специальная музейная). Это произошло в несколько этапов. В 1918 г. в работе Дейтона Стонера [33] появляется изображение новой ловушки, предоставленное Департаментом сельского хозяйства США (рис. 6, *a*). Конструкция отличается усеченными углами деревянного основания. Можно предположить, что это сделано для снижения веса устройства. Аналогичную ловушку можно найти среди тех, которые выпускались компанией АТС (рис. 6, *b*). Название по-прежнему «Out O' Sight». Очевидно, что это одна и та же конструкция. Интересно, что деревянный трап у этой модели был пропитан запахом, привлекающим грызунов, на что указывает надпись «Autobaited» («Самоприманочная»).

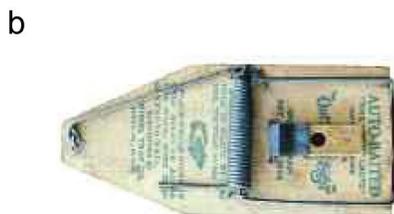
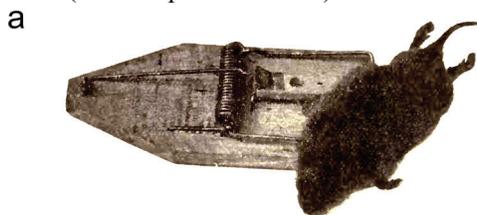


Рис. 6. Изображения прототипа ловушки типа «Museum special»: *a* – из работы Д. Стонера (1918) с изменениями; *b* – из работы Д. Драммонда с соавт. (2013) с изменениями

[Fig. 6. Images of the prototype of the “Museum special” trap: *a* - from the work of D Stoner (1918), with changes; *b* - from the work of D Drummond and colleagues (2013), with changes]

В 1927 г. выходит работа Уильяма Генри Берта, в которой он называет такую же ловушку «правительственная Out O' Sight» и поясняет, что она больше обычной [38]. На следующем этапе АТС поместила на такие ловуш-

ки надпись «Museum special» [39]. Не известно, когда именно это произошло. Первое упоминание названия «Museum special» в научной литературе удалось найти только в статьях за 1938 г. [40, 41]. От обычных «Out O' Sight» ловушки «Museum special» отличаются, во-первых, размером, как отметил У. Берт в 1927 г. Считается, что такой размер оптимален для учета максимально широкого спектра видов грызунов. Второе отличие – увеличенное расстояние между бьющей рамкой и передним краем трапа. Это нужно для сохранения целостности черепов. Передний край трапа обычно не пересекает середину длины бьющей рамки. Данное усовершенствование не упоминается в тексте и отсутствует на рисунке в работе У. Берта, а значит, появилось позже 1927 г. (рис. 7, а). Интересно, что задолго до появления «Museum special» в работе Б.С. Виноградова [42], уже была предложена модификация мышеловки с укороченным трапом, чтобы рамка не была грызунов по голове (рис. 7, б). Вероятно, этот случай является примером конвергенции научно-технических идей. Вопрос сохранности черепов при использовании давилок остаётся актуальным до сих пор [43]. Существует много разновидностей «Museum special», которые немного отличаются конструкцией и материалом трапа, формой основания и другими незначительными деталями. Сейчас АТС не существует как самостоятельное предприятие, являясь частью корпорации Woodstream™. В настоящее время зоологами по всему миру (кроме России) применяются исключительно или почти исключительно «Museum special» и более мелкие «Victor» (рис. 8). Обе ловушки принадлежат к типу «flat snap trap», оснащены трапом и выпускаются одним производителем – Woodstream™. Прототипом обеих является «Out O' Sight» 1895 г. Таким образом, ловушки «Museum special» являются подгруппой специализированных мышеловок, принадлежащих к более общему типу «snap trap». Поэтому нельзя согласиться с мнением Б.И. Шефтеля [43], который считает «Museum special» и «snap trap» синонимами.

Ловушка Геро. В литературе это слово всегда пишется с большой буквы и чаще всего в кавычках. Вероятно, поэтому многие российские зоологи считают, что Геро – это фамилия автора. Ловушки Геро сейчас, как правило, относятся авторами к давилкам, и / или плашкам (например, [13, 19, 43–45]). Для того чтобы прояснить происхождение этого названия, потребуется небольшой исторический экскурс.

По воспоминаниям В.Н. Шнитникова, которому приписывается авторство методики ловушко-линий, в 1882 г. у него были разные виды мышеловок [46]. В период 1907–1912 г. Зоологический музей снабдил В.Н. Шнитникова «целой кучей самых разнообразных и хитроумных систем» для тестирования. Лучшими оказались «обыкновеннейшие деревянные с проволочной дужкой мышеловки». Судя по присутствию в отловах землероек, в том числе крошечной, речь, вероятно, идет о варианте с трапом.

Интересно, что Зоологический музей занимался тестированием мышеловок.

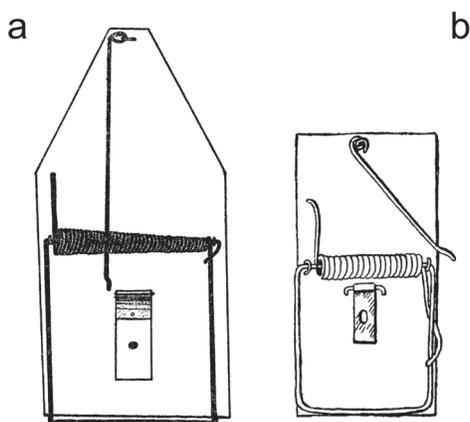


Рис. 7. Давилки, модифицированные для сбора зоологического материала: *a* – из работы У. Берга (1927) с изменениями; *b* – из работы Б.С. Виноградова (1921) с изменениями. Ловушки масштабированы относительно друг друга в соответствии с их реальными размерами [Fig. 7. Traps modified to collect zoological material: *a* - from the work of WH Burt (1927), with changes; *b* - from the work of BS Vinogradov (1921), with changes. Traps are scaled relative to each other according to their actual size]

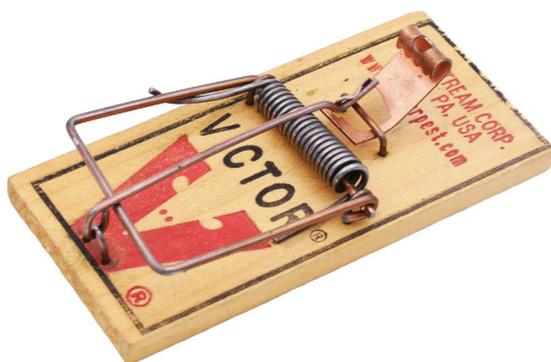


Рис. 8. Ловушка с тратом марки «Victor» производства корпорации Woodstream™ (фото: И.Ю. Толкачёва) [Fig. 8. Trap with a treadle of brand “Victor” produced by Woodstream™ corp. (Photo by IYu Tolkacheva)]

Надо полагать, что до этого систематические сборы мелких млекопитающих в России не проводились. Впрочем, как и в США и Великобритании. Примерно в то же время вышла «Инструкция для собирания млекопитающих», в которой авторы пишут: «Для ловли в поле и лесу более пригодны капканчики, особенно такие, которые убивают зверька падающей проволочной рамой; из них можно особенно рекомендовать те, у которых рама падает уже в ту минуту, когда зверек наступит на спусковое приспособление» [17]. Понятно, что здесь идет речь о ловушках с тратом. Наконец, в 1921 г. в ра-

боте Б.С. Виноградова [42] мы находим «капканчик «Него» (рис. 9, а). Как видно, ловушка чрезвычайно похожа на «Out O` Sight» американской компании АТС. Осталось только выяснить, причем здесь «Него».

В книге Дэвида Драммонда с соавт. [39] удалось найти ловушку с таким названием среди тех, которые производились АТС для других компаний и организаций на основе базовой модели «Out O` Sight». Звучное название «Него» (герой) – это обычный маркетинговый ход. Торговые названия других ловушек, выпускавшихся АТС в тот период, были не менее эффектными: «Ловец», «Циклон», «Затмение», «Террор», «Добросовестный», «Определенный», «Сделать это легко», «Траппер Тако» и др. [39]. Североамериканская ассоциация коллекционеров ловушек (N.A.T.C.A.) предоставила качественную фотографию ловушки «Него» (рис. 9, б). Так что ловушку из работы Б.С. Виноградова [42] можно сравнить с американской.



Рис. 9. Фотографии ловушки «Него»: а – из работы Б.С. Виноградова (1921); б – предоставленная N.A.T.C.A.

[Fig. 9. Photos of the “Hero” trap: a - From BS Vinogradov (1921); b - Provided by N.A.T.C.A.]

В целом конструкция обоих устройств сходна. А надписи на деревянной основе ловушек отличаются. На черно-белой фотографии видно первую строку «Него». Далее можно разобрать слова последних двух строк. Там написано по-немецки «KÖDER in das Loch» т.е. приманку в отверстие. Надпись аналогична американскому прототипу: «PRESS CHEESE FIRMLY INTO BAIT HOLE». По-видимому, ловушка, показанная у Б.С. Виноградова, – это производившийся в Германии вариант давилки «Него» американской компании АТС. Название ловушки «Него» в российской зоологической литературе постепенно трансформировалось. Б.С. Виноградов вместе с С.И. Оболенским [18] впервые употребили транслитерацию «Геро», причем вместе с английским вариантом, что доказывает их тождество. Е.С. Данини [23] впервые написал Геро без кавычек и без англоязычного варианта. Последний раз «Него» встречается в работе Ю.М. Ралля [26]. После этого в

России используют только название Геро кириллицей. Интересно, что хотя сейчас существуют несколько правил транслитерации, все они дают вариант «Херо», а не «Геро». Возможно, дело в неблагозвучности правильного варианта.

Помимо трансформации названия ловушки, произошли изменения и в представлениях о ее конструкции. В 1930 г. вышла работа И.Г. Пидоплички «Вредные грызуны правобережной лесостепи», где написано: «К сожалению, до сих пор у нас не производят никаких хороших ловушек и их нужно ввозить из-за границы. Поэтому надо организовать у нас производство ловушек типа “Него”» [47]. Далее автор предлагает кустарную модификацию ловушки, в которой трап заменяется на крючок (рис. 10). Необходимо отметить, что такая же конструкция была запатентована в Великобритании в 1900 г. Джеймсом Аткинсоном, который производил их до 1922 г. [4]. Однако И.Г. Пидопличка мог об этом не знать. Аналогичные ловушки увеличенного размера используются, как минимум, с 40-х гг. XX в. для отлова белок (сообщение анонимного рецензента).

В работе Е.И. Орлова и Г.К. Лозингера [48] ловушка «Него» упоминается так: «На площадках ставилось по 20 однотипных капканчиков-давилок (Него). Давилки имели вместо крючков сторожевые пластинки, что значительно повышало их чувствительность». То есть спустя 7 лет после работы И.Г. Пидоплички появилось ошибочное мнение, что норма для Геро – это крючок, а трап – полезная модификация.

В 1947 г. выходит методическая книга Ю.М. Ралля, в которой он пишет о давилках «Него»: «Наиболее общепринята давилка с крючком для приманки, менее распространена давилка с подвесной площадкой-трапом» [26]. Здесь автор признает существование двух вариантов «Него», причем крючковый более распространен. Таким образом, Ю.М. Ралль закрепил ошибку Е.И. Орлова и Г.К. Лозингера, сделанную десятью годами ранее. Потому что настоящая ловушка «Него» только с трапом.

В 1949 г. выходит знаковая методическая книга Г.А. Новикова «Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных» [49]. Здесь он сначала представляет читателю ловушку Геро (причем с крючком), а на следующей странице пишет: «В книге Ралля описывается тип давилки с трапом». Таким образом, Новиков противопоставляет два варианта конструкции, при этом относя к Геро только крючковый вариант. Это, конечно, ошибка – у Ю.М. Ралля было не так. В переиздании книги 1953 г. автор внес изменение в этой части [50]. Ловушка Геро упоминается там только в сноске и относится к обоим вариантам конструкции, как у Ю.М. Ралля. Вероятно, именно эти две широко распространенные книги Новикова, предлагающие два понимания ловушек «Геро», и оба неправильные, привели к существующей сейчас путанице относительно конструкции давилок. Таким образом, к ловушкам Геро должны относиться только плашки на деревянной основе с траповым механизмом срабатывания. В настоящее время название «Геро»

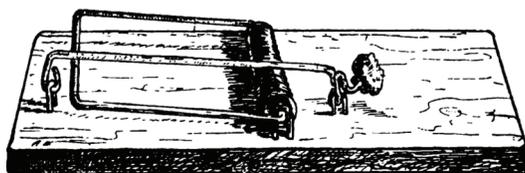


Рис. 10. Ловушка, в которой трап заменен на крючок. Рисунок из работы «Шкідливі гризуни Правобережного Лісостепу та значіння окремих груп у с.-господарстві» (Пидопличка, 1930)

[Fig. 10. Trap in which the treadle is replaced by a hook. Figure from the work “Shkidlivy grizuni Pravoberezhnogo Lisostepu ta znachinna okremikh grup u s.-gospodarstvi” [“Harmful rodents of the right bank forest-steppe and the value of some groups in the agricultural economy”] (Pidoplichka, 1930)]

продолжает активно использоваться как в научных работах, так и в официальных документах России, Белоруссии и Казахстана.

Стульчик. Ловушки этого типа являются модификацией давилки с крючком со всеми основными элементами: сторожок, пружина, крючок и бьющая рамка (рис. 11). Другое название – ловушка Соколова (происхождение названия выяснить не удалось; автор будет признателен за любую информацию) [43, 51–53]. Характерная отличительная черта – L-образная форма – обеспечивает более короткий ход бьющей рамки, что, возможно, положительно сказывается на уловистости. Главным преимуществом этих давилок является небольшая масса, что облегчает их переноску в больших количествах [43, 52]. Обратной стороной легкости стала необходимость использовать дополнительный элемент («якорь») для предотвращения утаскивания ловушек пойманными зверьками и представителями нецелевых видов (рис. 11, *a*).

Модификации, не имеющие «якоря», необходимо привязывать (В.Н. Большаков, личное сообщение), что должно замедлять процесс установки давилок (рис. 11, *b*). Несмотря на все эти меры, «стульчики» чаще теряются [52]. Отсутствие сплошного основания не позволяет относить данную конструкцию к плашкам. В настоящее время эти ловушки продолжают применяться [53, 54].

В зоологических исследованиях также используют проволочные давилки, или «проволочные капканчики» [55; Л.Е. Лукьянова, личное сообщение]. По конструкции они подобны «стульчику» (особенно если их согнуть пополам) и включают тот же набор элементов (рис. 12, *a*).

Как и в случае «стульчиков», при отсутствии «якоря» ловушки нужно привязывать. Помимо крючка (см. рис. 12, *a*), используется и траповый механизм срабатывания (рис. 12, *b*). На рисунке представлена проволочная давилка конструкции В.Л. Михайлова, изготавливавшаяся в ИЭРиЖ УрО РАН в 70–80-е гг. XX в. Отличительная черта этой ловушки – наличие трапа с защитой для приманки. Проволочные давилки, по-видимому, производились в СССР и России только кустарно, что объясняет большое число вариантов при сравнительно малом распространении каждого из них.

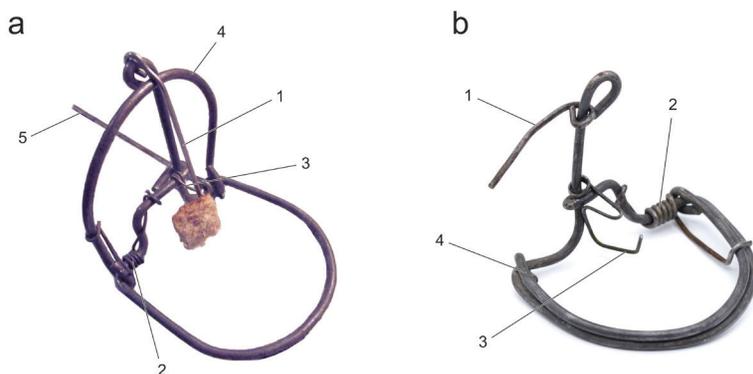


Рис. 11. Давилка «стульчик» двух модификаций: *a* – экземпляр, предоставленный В.Ю. Дубровским (ловушка взведена); *b* – экземпляр, предоставленный В.Н. Большаковым (ловушка не взведена). Обозначения: 1 – сторожок; 2 – пружина; 3 – крючок для приманки и установки сторожка; 4 – бьющая рамка; 5 – «якорь» (фото: *a* – В.Ю. Дубровский, обработка – О.В. Толкачёв; *b* – И.Ю. Толкачёва)
[Fig. 11. Snap trap “stul’chik” [L-shaped wire snap trap] of two modifications: *a* - The specimen provided by VYu Dubrovsky (trap is ready to action); *b* - The specimen provided by VN Bolshakov (trap is not ready to action). Designations: 1 - Locking bar; 2 - Spring; 3 - Hook for bait and installation of the locking bar; 4 - Striker wire (bow); 5 - “anchor” (Photo: *a* - by VYu Dubrov, photo processing by OV Tolkachev; *b* - by IYu Tolkacheva)]

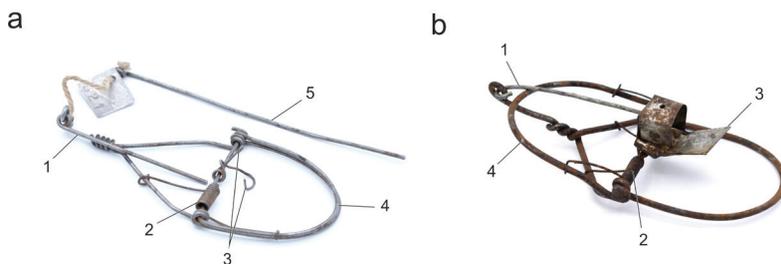


Рис. 12. Проволочная давилка двух модификаций: *a* – экземпляр с крючком, предоставленный музеем ИЭРиЖ УрО РАН (ловушка не взведена); *b* – экземпляр с трапом, предоставленный В.Н. Большаковым (ловушка взведена). Обозначения: 1 – сторожок; 2 – пружина; 3 – крючок или трап для приманки и установки сторожка; 4 – бьющая рамка; 5 – «якорь» (фото: И.Ю. Толкачёва)
[Fig. 12. Wire snap trap of two modifications: *a* - The specimen with a hook provided by the Museum of IPAE UB RAS (trap is not ready to action); *b* - The specimen with a treadle provided by VN Bolshakov (trap is ready to action). Designations: 1 - Locking bar; 2 - Spring; 3 - Hook for bait and installation of the locking bar; 4 - Striker wire (bow); 5 - “Anchor” (Photo by IYu Tolkacheva)]

С точки зрения практического применения все четыре ловушки следует объединить в одну группу, поскольку они имеют одинаковые достоинства и недостатки по сравнению с остальными давилками. Вероятно, наиболее точным названием для этих ловушек (рис. 11, 12) будет «проволочная давилка с крючком / трапом», поскольку оно указывает и на принадлежность к типу «давилка», и на механизм срабатывания, и на отличительную черту – проволочную конструкцию. В профиль ловушка «стульчик» напоми-

нает стул без ножек, что может служить объяснением её названия. Кроме того, название «стульчик» может происходить от одноимённой промысловой ловушки, как в случае с плашками и давилками. Первое упоминание найдено в Энциклопедическом словаре Брокгауза и Ефрона [56] в качестве ловушки на горностаю. В книге С.А. Куклина [9] есть рисунок этого устройства (рис. 13). Заимствование названия могло произойти из-за сходства в виде ажурности конструкции. Если эта версия получит убедительное подтверждение, то все проволочные давилки (рис. 11, 12) можно будет также называть «стульчик». Это соответствует определению «стульчика», которое дано Б.И. Шефтелем [43]: «Есть ловушки, в которых отсутствует деревянная или какая-либо другая основа, она замещена второй металлической дугой, и такой тип ловушек называется давилкой Соколова и ловушкой-стульчиком». В противном случае это название должно относиться только к проволочным давилкам L-образной формы. В англоязычном варианте тип ловушки можно указывать как «wire snar-trap».

Коридорчик. Впервые этот термин встречается в работе Б.С. Виноградова [33]. Конструкция устройства значительно отличается от давилок – механизм смонтирован в коробчатом корпусе, а не на плоской основе, ловушка рассчитана на отлов до двух зверьков одновременно, металлическая рама не бьёт, а душит (рис. 14, а). Поэтому в английском языке подобные мышеловки называются *choker* (душитель), а не *snar trap* [3, 4]. Главным преимуществом таких ловушек является их неспособность повредить кости животного, что важно, например, для сбора коллекционных экземпляров или при намерении использовать методы геометрической морфометрии. По мнению Б.С. Виноградова, «коридорчики» нужно устанавливать, укрепляя их колышками, что автор относит к недостаткам ловушки. Однако на основании собственного опыта мы можем сказать, что в усложненной установке нужды нет. Ловушки переворачиваются, только если попадается зверек. Б.С. Виноградов [33] также отметил более низкую уловистость «коридорчи-

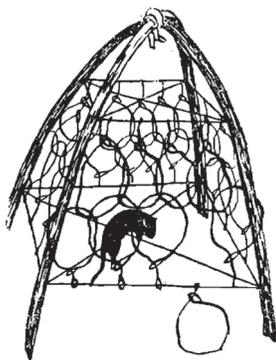


Рис. 13. Ловушка «стульчик» для добычи горностаю.

Иллюстрация из книги С.А. Куклина (1938)

[Fig. 13. Ermine trap “stul’chik”. Picture from the book by SA Kuklin (1938)]

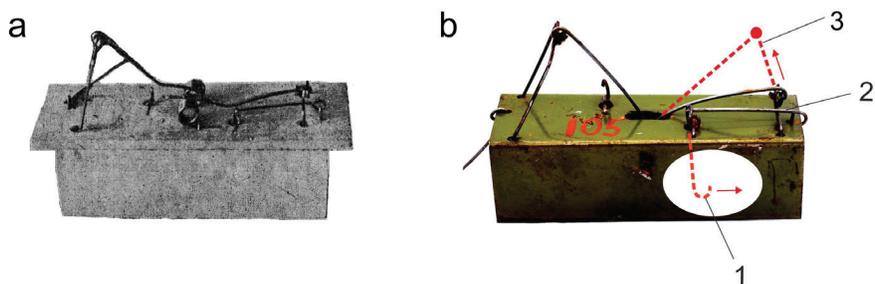


Рис. 14. Ловушка «коридорчик»: *a* – из работы Б.С. Виноградова (1921);
b – современный металлический вариант со схемой действия.

Обозначения: 1 – крючок для приманки и установки сторожка;
2 – сторожок; 3 – душащая рамка (фото: И.Ю. Толкачёва)

[**Fig. 14.** Choker trap: *a* - From the work of BS Vinogradov (1921); *b* - Modern metal version with action scheme. Designations: 1 - Hook for bait and installation of the locking bar; 2 - Locking bar; 3 - Chocking frame (Photo by IYu Tolkacheva)]

ка» по сравнению с давилками «Него». Современная цельнометаллическая реплика «коридорчика» (рис. 14, *b*), по-видимому, работает лучше, чем деревянный образец 1921 г.

По нашим наблюдениям, эффективность этих ловушек сопоставима с траповыми давилками, тем более, что вероятность поимки одного зверька удвоенная. К недостаткам «коридорчиков» нужно отнести их меньшую компактность и значительно большую стоимость по сравнению с давилками. Целесообразность их использования для оценок обилия мелких млекопитающих спорна. В настоящее время в зоологических исследованиях мышеловки этого типа используются крайне редко, поскольку являются нестандартным и малодоступным орудием.

Выводы

На основе проанализированной информации сделаны выводы, которые могут быть полезны для унификации русскоязычных и англоязычных терминов, употребляемых в отношении мышеловок.

Слова давилка и плашка обозначают автоматические механические устройства однократного действия, предназначенные для умерщвления мышевидных грызунов и землероек посредством удара. Плашка, в отличие от давилки, всегда имеет плоское сплошное основание. Оба слова являются полным аналогом англоязычного flat snap trap или snap trap. Поскольку название давилка имеет более широкое значение и в научной литературе употребляется чаще, рекомендуется использовать именно его ради унификации.

Для указания на механизм действия давилки необходимо делать уточнение: идет ли речь о «траповом» или «крючковом» варианте (давилка с крючком или давилка с трапом; snap trap with hook / treadle).

При возможности выбора предпочтение рекомендуется отдавать траповым давилкам, поскольку они ближе к образцам, применяемым во всем мире. Кроме того, ловушки с трапом более эффективны, так как могут срабатывать даже без приманки.

В настоящее время название «Геро» может указывать на давилки разной конструкции, поэтому его дальнейшее употребление нецелесообразно.

Тип «проволочная давилка» (wire snap-trap) описывает любые давилки из проволоки без сплошного основания с крючковым или траповым механизмом срабатывания. Ловушка «стульчик» – L-образная разновидность проволочной давилки (L-shaped wire snap trap).

Ловушки-коридорчики (chokers) являются самостоятельным типом мышеловок и к давилкам не относятся.

Автор признателен коллегам, помогавшим в поисках редкой литературы и обсуждении рукописи, Североамериканской ассоциации коллекционеров ловушек (N.A.T.C.A.) и лично Тому Парру (Tom Parr) за предоставленную фотографию, канд. биол. наук М.В. Чибряку за подаренную давилку Victor, которая использована в этой работе, В.Ю. Дубровскому за фотографию давилки «стульчик», музею ИЭРиЖ УрО РАН за предоставленный образец проволочной ловушки, В.Н. Большакову за образцы проволочной давилки с трапом и «стульчика».

Литература

1. Brooks F.E. Notes on the habits of Mice, Moles and Shrews // Report of the Agricultural Experiment Station for the years 1907 and 1908. West Virginia, 1908. PP. 31–60.
2. Брэм А.Э. Иллюстрированное издание «Жизнь животных» со множеством политипажей и хромолитографиями въ десяти томахъ. Т. II: Млекопитающія. СПб.: Издание высочайше утвержденного товарищества «Общественная польза» и К^о, 1893. 730 с.
3. Drummond D. Nineteenth century mouse traps patented in the U.S.A. Galloway: North American Trap Collectors Association, 2004. 40 p.
4. Drummond D. British mouse traps and their makers. Galloway: North American Trap Collectors Association, 2008. 96 p.
5. Фарбер С.К., Шишкин А.С., Буренина Т.А., Шевляков Е.А., Тришин Е.Г., Шверда С.В. Методика экологического мониторинга на арендных территориях лесозаготовительных предприятий Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25, № 1–2. С. 154–159.
6. Сони́на М.В. Фауна наземных позвоночных животных Ботанического сада Иркутского государственного университета: современное состояние и перспективы сохранения // Байкальский зоологический журнал. 2009. № 1. С. 106–111.
7. Смирнова А.В., Угожаева Ю.А. Поведение обыкновенных полевок, обитающих на территории с повышенным содержанием хрома // Евразийский союз ученых. 2015. № 11(20). С. 28–32.
8. Эверсман Э. Естественная история Оренбургскаго края. Оренбургъ: Типографія Штаба Отдѣльнаго Оренбургскаго Корпуса, 1840. 294 с.
9. Куклин С.А. Звери и птицы Урала и охота на них. Свердловск: Свердловское областное издательство, 1938. 244 с.

10. Dagg J.L. Exploring Mouse Trap History // *Evolution: Education and Outreach*. 2011. Vol. 4, № 3. PP. 397–414. doi: 10.1007/s12052-011-0315-8
11. Гассовский Г.Н. К методике экологического исследования териофауны. Некоторые результаты изучения фауны млекопитающих Южно-Уссурийского края // *Научные новости*. 1930. № 2/3. С. 16–31.
12. Фасмер М. *Этимологический словарь русского языка*. М. : Прогресс, 1987. Т. 3. 832 с.
13. Балакирев А.Е., Миронова Т.А., Хляп Л.А., Василенко Л.Е., Окулова Н.М. К видовому составу, распространению и экологии полёвок (Mammalia, Cricetidae, Microtina) северо-западного Кавказа // *Поволжский экологический журнал*. 2017. № 1. С. 14–23. doi: 10.18500/1684-7318-2017-1-14-23
14. Смирнов Г.Ю., Давыдова Ю.А. Влияние промышленного загрязнения среды обитания на встречаемость аномальных сперматозоидов у рыжей полевки (*Myodes glareolus*) // *Экология*. 2018. № 5. С. 403–408. doi: 10.1134/S036705971805013X
15. Калинин А.А. Последствия учетов мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // *Экология*. 2019. № 3. С. 211–216. doi: 10.1134/S0367059719030053
16. Бялыницкий-Бируля А.А. *Сборник инструкций и программ для участников экскурсий в Сибирь*. СПб. : Общество изучения Сибири и улучшения ее быта, 1914. 86 с.
17. Бялыницкий-Бируля А.А., Приходко С.К. *Инструкция для собирания млекопитающих. Наставления для собирания зоологических коллекций, издаваемая зоологическим музеем Императорской академии наук*. Петроград: типография Императорской академии наук, 1916. 32 с.
18. Виноградов Б.С., Оболенский С.И. *Вредные и полезные в сельском хозяйстве млекопитающие*. М. ; Л. : Государственное издательство сельскохозяйственной и колхозно-кооперативной литературы, 1932. 222 с.
19. Баженов Ю.А. Особенности населения мелких млекопитающих пирогенных сообществ тайги и лесостепных боров Восточного Забайкалья // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2016. № 1 (33). С. 50–61. doi: 10.17223/19988591/33/4
20. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Смирнов Н.Г. Зимнее размножение цикломорфных млекопитающих: от феномена к явлению // *Доклады академии наук*. 2019. Т. 485, № 5. С. 638–641. doi: 10.31857/S0869-56524855638-641
21. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Стариков В.П., Цыбулин С.М., Жуков В.С. Пространственная изменчивость обилия сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) в Западной Сибири: населенческие подходы при анализе распределения // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2019. № 46. С. 115–134. doi: 10.17223/19988591/46/6
22. Данини Е.С. О качественном составе фауны грызунов некоторых стадий Троицкого лесостепного заповедника и его окрестностей // *Известия Пермского биологического научно-исследовательского института*. 1932. Т. 8, Вып. 3. С. 105–122.
23. Данини Е.С. Материалы по экологии и биологии грызунов Троицкого района Уралобласти // *Известия Пермского биологического научно-исследовательского института*. 1933. Т. 8, Вып. 9–10. С. 375–421.
24. Калабухов Н.И., Раевский В.В. Методика изучения некоторых вопросов экологии мышевидных грызунов // *Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии*. 1933. Т. 12, № 1. С. 47–62.
25. Данини Е.С., Володина З.С., Котлячков В.Г. Материалы по экологии и биологии *Micromammalia* Ильменского заповедника и его окрестностей // *Ученые записки Мологатовского государственного университета*. 1940. Т. 4, № 1. С. 32–41.
26. Ралль Ю.М. *Методика полевого изучения грызунов и борьбы с ними*. Ростов н/Д : Ростиздат, 1947. 159 с.

27. Lantz D.E. An economic study of Field mice // U.S. Department of Agriculture, Biological Survey. 1907. № 31. PP. 1–64.
28. Lantz D.E. How to destroy rats // U.S. Department of Agriculture. Farmers' bulletin. 1909. № 369. PP. 1–20.
29. Lantz D.E. Field mice as farm and orchard pests // U.S. Department of Agriculture. Farmers' bulletin. 1915. № 670. PP. 1–10.
30. Lantz D.E. House rats and mice // U.S. Department of Agriculture. Farmers' bulletin. 1917. № 896. PP. 1–23.
31. Lantz D.E. The house rat: the most destructive animal in the world // Yearbook of the Department of Agriculture. 1917. PP. 235–251.
32. Merriam C.H. California Ground Squirrels // Public Health Reports (1896–1970). 1908. Vol. 23, № 52. PP. 1861–1864.
33. Stoner D. The rodents of Iowa // Iowa Geological Survey. 1918. Bulletin № 5. PP. 1–172.
34. Hatt R.T. The Biology of the Voles of New York // Roosevelt Wild Life Bulletin. 1930. Vol. 5, № 4. PP. 513–623.
35. Taylor W.P. Methods of Determining Rodent Pressure on the Range // Ecology. 1930. Vol. 11, № 3. PP. 523–542. doi: [10.2307/1929217](https://doi.org/10.2307/1929217)
36. Pearce J. Albinism in the cinereous shrew // Journal of Mammalogy. 1934. Vol. 15, № 1. P. 67. doi: [10.2307/1373901](https://doi.org/10.2307/1373901)
37. Koestner E.J. An annotated list of mammals collected in Nuevo Leon, Mexico, in 1938 // The Great Basin Naturalist. 1941. Vol. 2, № 1. PP. 9–15.
38. Burt W.H. A Simple Live Trap for Small Mammals // Journal of Mammalogy. 1927. Vol. 8, № 4. PP. 302–304. doi: [10.2307/1373328](https://doi.org/10.2307/1373328)
39. Drummond D., Brandt C., Koch J. British mouse traps and their makers. Dorking : Mouse Trap Books, 2013. 58 p.
40. Blair W.F. Ecological Relationships of the Mammals of the Bird Creek Region, Northeastern Oklahoma // The American Midland Naturalist. 1938. Vol. 20, № 3. PP. 473–526. doi: [10.2307/2420288](https://doi.org/10.2307/2420288)
41. Hatfield D.M. Studies on Rodent Populations in a Forested Area // Journal of Mammalogy. 1938. Vol. 19, № 2. PP. 207–211. doi: [10.2307/1374615](https://doi.org/10.2307/1374615)
42. Виноградов Б. Инструкция для коллектирования вредных млекопитающих и наблюдения над их образом жизни // Петроградский агрономический институт. Научно-исследовательский отдел. Энтомологическая станция. Серия В. № 2. Петербург : Государственное издательство, 1921. 28 с.
43. Шефтель Б.И. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3, № 3. С. 1–21. doi: [10.21685/2500-0578-2018-3-4](https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4)
44. Тимошкина О.А. Методы полевых исследований мелких млекопитающих: методические указания. Красноярск : Красноярский гос. аграр. ун-т, 2012. 20 с.
45. Аверин В.С., Потапов Д.В., Галиновский Н.Г. Видовая структура сообществ мышевидных грызунов в условиях добычи нефти разными способами // Известия Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины. 2017. № 3 (102). С. 5–10.
46. Шнитников В.Н. Из воспоминаний натуралиста. М. : Географгиз, 1958. 326 с.
47. Пидопличка І.Г. Шкідливі гризуни Правобережного Лісостепу та значіння окремих груп у с.-господарстві // Київська крайова с.-г. дослідна станція. Відділ ентомології. 1930. № 63. С. 1–106.
48. Орлов Е.И., Лонзингер Г.К. К методике количественного учета лесных *Micromammalia* // Ученые записки СГУ. Биологическая серия. 1937. Т. 1(14). С. 167–175.
49. Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М. : Советская наука, 1949. 662 с.
50. Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М. : Советская наука, 1953. 502 с.

51. Медицинская териология / под ред. А.С. Артамошина. М. : Наука, 1979. 330 с.
52. Карасева Е.В., Теплицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М. : ЛКИ, 2008. 416 с.
53. Дубровский В.Ю. Структура населения грызунов и насекомоядных заповедника в период предзимья // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». 2017. Вып. 8. С. 396–402.
54. Дубровский В.Ю., Симакин Л.В. Сравнительная оценка двух модификаций учета численности мелких млекопитающих цилиндрами // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 5. С. 635–638.
55. Лукьянов О.А. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия в одноместные ловушки // Экология. 1989. № 2. С. 32–41.
56. Энциклопедический словарь / под ред. К.К. Арсеньева, Ф.Ф. Петрушевского. СПб. : Издательство Ф.А. Брокгауза и И.А. Ефрона, 1893. Т. 17. 496 с.

Поступила в редакцию 06.06.2019 г.; повторно 11.10.2019 г.;
принята 07.11.2019 г.; опубликована 27.12.2019 г.

Сведения об авторе:

Толкачёв Олег Владимирович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории функциональной экологии наземных животных, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-5673-7816>

E-mail: olt@mail.ru

For citation: Tolkachev OV. Etymology of some names of traps applied in the studies of small mammals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:73-96. doi: 10.17223/19988591/47/4 In Russian, English Summary

Oleg V. Tolkachev

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

Etymology of some names of traps applied in the studies of small mammals

Mouse-like rodents and shrews are among the traditional objects in zoological and ecological studies. Such work often involves capturing animals, which can be carried out by many methods, but the type of used tools can be only divided into three main ones: pitfall traps, live traps and snap traps. In the latter case, different designs of mousetraps are applied. This method, though not without drawbacks, is widespread because of its simplicity and availability. It has been used in science for more than a century, so many variants of snap traps have been developed to date. There are different terms for their designation in Russian. There is no complete correspondence between the names and designs of traps in Russia and abroad, which makes it difficult for researchers to understand each other. All this does not contribute to the standardization of the method and the comparability of the results obtained by different authors. The aim of this study was to clarify the etymology of Russian-language names and the history of the development of lethal traps for small rodents and shrews in zoological studies. The work is based on the analysis of scientific literature in Russian and in English. The results are presented in sections, each of which being devoted to one of the names of

traps (See Fig. 1-14). Although the aim of the work was to clarify the origin of Russian terms, their analysis in isolation from the rest of the world was absolutely impossible. Therefore, the results include both Russian-language and the related English-language words: “myshelovka” [mouse trap], “plashka” [flat snap trap], “davlka” [flat snap trap], “gil’otinka” [guillotine], “Gero” [Hero trap], “koridorchik” [choker]. The meaning of some Russian names of mousetraps found in zoological publications is not obvious to English-speaking readers without special explanations that are given in this work.

Parallels in the evolution of mousetrap design in Russia and other countries were revealed. Facts of borrowing and russification of English names were discovered. Conclusions were made aimed at the unification of terms and designs of traps used in Russian zoological works. The words “davlka” and “plashka” denote automatic mechanical devices of single action designed to catch rodents and shrews by a strike. Both words are a complete analogue of the English “flat snap trap” or “snap trap”. Since the name “davlka” has a broader meaning and is used more often in the scientific literature in Russian, it is recommended to use it for the sake of unification. To indicate the mechanism of action of the “davlka”, it is necessary to clarify whether it is a snap trap with a hook or a snap trap with a treadle as a trigger. When it is possible to choose, it is recommended to give preference to the snap trap with a treadle, as it is closer to the samples used worldwide. In addition, traps with a treadle are more effective, as they can work even without bait. Currently, the name “Gero” (Hero trap) may indicate snap traps of different designs, so its further use is impractical. The “stul’chik” trap is an L-shaped variety of a wire snap trap. The trap “koridorchik” (choker) is an independent type of mousetrap and does not belong to the kind of “davlka” (snap trap). In most Russian works published in English, lethal mechanical mousetraps are called “snap trap” regardless of the design features. The paper systematizes the Russian names of lethal mechanical mousetraps taking into account their designs and classification used in English-language scientific works. Depending on the type of traps, Russian researchers are encouraged to employ the following terms: “flat snap trap with a treadle” (See Fig. 7), “flat snap trap with a hook” (See Fig. 10), “wire snap trap with a treadle” (See Fig. 12b), “wire snap trap with a hook” (See Fig. 12a) and “L-shaped wire snap trap” (See Fig. 11).

The paper contains 14 Figures and 56 References.

Key words: mousetrap; snap trap; guillotine; Gero (Hero) trap; small mammals; rodents.

Funding: This study was performed within the framework of the state contract with the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences.

Acknowledgments: The author is grateful to the colleagues who helped in searching rare literature and discussing the manuscript: the North American Trap Collectors Association (N.A.T.C.A.) and personally Tom Parr for providing the photo, MV Chibiriak for the donated Victor trap, which was used in this research, VYu Dubrovskiy for the photo of the trap “stul’chik”, Museum of the Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS for the provided specimen of a wire trap, VN Bolshakov for the specimen of a wire trap and “stul’chik”.

No animals were harmed in this research.

The author declares no conflict of interest.

References

1. Brooks FE. Notes on the habits of Mice, Moles and Shrews. *Report of the Agricultural Experiment Station for the years 1907 and 1908*. West Virginia. 1908. pp. 31-60.
2. Brehm AE. Brehm’s Life of Animals. Vol. 2. Mammals. Translate from Germany 3rd edition: *Illustriertes Thierleben. Eine allgemeine Kunde des Thierreichs*. Brehm AE, Schmidt EO and Taschenberg EL. 10 Vols. Hildburghausen, Bibliographisches Institut, 1864-1869.

- Sent-Iler KK, editor. St. Petersburg: "Obshchestvennaya pol'za" i Ko Publ.; 1893. 730 p. In Russian
3. Drummond D. Nineteenth century mouse traps patented in the U.S.A. Galloway: North American Trap Collectors Association; 2004. 40 p.
 4. Drummond D. British mouse traps and their makers. Galloway: North American Trap Collectors Association; 2008. 96 p.
 5. Farber SK, Shishikin AS, Burenina TA, Shevlyakov EA, Trishin EG, Sheverda SV. Metodika ehkologicheskogo monitoringa na arendnykh territoriyakh lesozagotovitel'nykh predpriyatiy Sibiri [Methodology of ecological monitoring for leased territories of forestry companies in Siberia]. *Khvoynye boreal'noy zony = Conifers of the Boreal Zone*. 2008;25(1-2):154-160. In Russian
 6. Sonina MV. Fauna nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh Botanicheskogo sada Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta: sovremennoe sostoyanie i perspektivy sokhraneniya [Fauna of ground vertebrate animals of the botanical garden of Irkutsk State University: The modern state and prospects of preservation]. *Baykal'skiy Zoologicheskii Zhurnal*. 2009;1:106-111. In Russian
 7. Smirnova AV, Ugozhaeva YuA. Povedenie obyknovennykh polevok, obitayushchikh na territorii s povyshennym sodержaniem khroma [The behavior of common voles living in areas with a high content of chromium]. *Evraziyskiy Soyuz Uchenykh = Eurasian Union of Scientists*. 2015;11-1(20):28-32. In Russian
 8. Eversman E. Yestestvennaya istoriya Orenburgskago kraya [Natural history of Orenburg region]. Orenburg: Tipografiya Shtaba Otdel'nago Orenburgskago Korpusa Publ.; 1840. 294 p. In Russian
 9. Kuklin SA. Zveri i ptitsy Urala i okhota na nikh [Mammals and birds of the Urals and hunting them]. Sverdlovsk: Sverdlovskoye oblastnoye izdatel'stvo Publ.; 1938. 244 p.
 10. Dagg JL. Exploring Mouse Trap History. *Evolution: Education and Outreach*. 2011;4(3):397-414. doi: [10.1007/s12052-011-0315-8](https://doi.org/10.1007/s12052-011-0315-8)
 11. Gassovskiy GN. K metodike ekologicheskogo issledovaniya teriofauny. Nekotoryye rezul'taty izucheniya fauny mlekopitayushchikh Yuzhno-Ussuriyskogo kraya [On the methodology of ecological teriofauna studies. Some results of studying the mammalian fauna in the South Ussuri region]. *Nauchnyye novosti [Sciences News]*. 1930;2/3:16-31. In Russian
 12. Fasmer M. Etimologicheskii slovar' russkogo yazyka [Etymological dictionary of the Russian language]. Vol. 3. Moscow: Progress Publ.; 1987. 832 p. In Russian
 13. Balakirev AE, Mironova TA, Khlyap LA, Vasilenko LE, Okulova NM. On the specific composition, distribution and ecology of voles (Mammalia, Cricetidae, Microtina) in the North-Western Caucasus. *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2017;1:14-23. doi: [10.18500/1684-7318-2017-1-14-23](https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-14-23) In Russian
 14. Smirnov GYu, Davydova YuA. Effect of industrial pollution of the environment on the frequency of abnormal spermatozoa in the bank vole, *Myodes glareolus*. *Russian Journal of Ecology*. 2018;49(5):459-463. doi: [10.1134/S1067413618050132](https://doi.org/10.1134/S1067413618050132)
 15. Kalinin AA. The consequences of small mammal censuses by method of irreversible removal. *Russian Journal of Ecology*. 2019;50(3):262-267. doi: [10.1134/S1067413619030056](https://doi.org/10.1134/S1067413619030056)
 16. Byalynitskiy-Birulya AA. Sbornik instruktsiy i programm dlya uchastnikov ekskursiy v Sibir' [Collection of instructions and programs for participants of excursions to Siberia]. St. Petersburg: Obshchestvo izucheniya Sibiri i uluchsheniya yeya byta Publ.; 1914. 86 p. In Russian
 17. Byalynitskiy-Birulya AA, Prikhodko SK. Instruktsiya dlya sobiraniya mlekopitayushikh. Nastavleniya dlya sobiraniya zoologichvskikh kollektiy, izdavayemyya zoologicheskim muzeyem Imperatorskoy akademii nauk [Instructions for collecting mammals. Instructions for zoological collections, published by the Zoological Museum of the Imperial Academy of Sciences]. Petrograd: Tipografiya Imperatorskoy akademii nauk Publ.; 1916. 32 p. In Russian
 18. Vinogradov BS, Obolenskiy SI. Vrednyye i poleznyye v sel'skom khozyaystve mlekopitayushchiye [Harmful and useful mammals in agriculture]. Moscow-Leningrad:

- Gosudarstvennoye izdatel'stvo sel'skokhozyaystvennoy i kolkhozno-kooperativnoy literatury Publ.; 1932. 222 p. In Russian
19. Bazhenov YuA. Features of taiga and forest-steppe pine forest mammals of pyrogenic communities in the Eastern Transbaikalia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):50-61. doi: [10.17223/19988591/33/4](https://doi.org/10.17223/19988591/33/4) In Russian, English Summary
 20. Grigorkina EB, Olenov GV, Smirnov NG. Winter reproduction of Cyclomorphic Mammals: From a case to the phenomenon. *Doklady Biological Sciences*. 2019;485(1):52-55. doi: [10.1134/S0012496619020108](https://doi.org/10.1134/S0012496619020108)
 21. Kislyi AA, Ravkin YuS, Bogomolova IN, Starikov VP, Tsybulin SM, Zhukov VS. Spatial variability of the Siberian brown lemming *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) abundance in Western Siberia: Population approaches in distribution analysis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:115-134. doi: [10.17223/19988591/46/6](https://doi.org/10.17223/19988591/46/6) In Russian, English Summary
 22. Danini ES. O kachestvennom sostave fauny gryzunov nekotorykh stadiy Troitskogo lesostepnogo zapovednika i ego okrestnostey [On the qualitative contents of the fauna of rodents in some stages of the Troitsk Reserve (Transural region)]. *Izvestiya Permskogo Biologicheskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta*. 1932;8(3):105-122. In Russian
 23. Danini ES. Materialy po ekologii i biologii gryzunov Troitskogo rayona Uraloblasti [Materials on the ecology and biology of rodents in Troitsk region of Ural oblast]. *Izvestiya Permskogo Biologicheskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta*. 1933;8(9-10):375-421. In Russian
 24. Kalabukhov NI, Rayevskiy VV. Metodika izucheniya nekotorykh voprosov ekologii myshevidnykh gryzunov [Methods of studying some questions of the ecology of mouse-like rodents]. *Vestnik Mikrobiologii, Epidemiologii i Parazitologii*. 1933;12(1):47-62. In Russian
 25. Danini ES, Volodina ZS, Kotlyachkov VG. Materialy po ekologii i biologii Micromammalia Il'menskogo zapovednika i yego okrestnostey [Materials on Micromammalia ecology and biology of the Ilmen reserve and its surroundings]. *Uchenyye Zapiski Molotovskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 1940;4(1):32-41. In Russian
 26. Rall' YUM. Metodika polevogo izucheniya gryzunov i bor'by s nimi [Methods of field studies of rodents and rodent control]. Rostov na Donu: Rostizdat Publ.; 1947. 159 p. In Russian
 27. Lantz DE. An economic study of Field mice. U.S. *Department of Agriculture, Biological Survey*. 1907;31:1-64.
 28. Lantz DE. How to destroy rats. U.S. *Department of Agriculture. Farmers' Bulletin*. 1909;369:1-20.
 29. Lantz DE. Field mice as farm and orchard pests. U.S. *Department of Agriculture. Farmers' Bulletin*. 1915;670:1-10.
 30. Lantz DE. House rats and mice. U.S. *Department of Agriculture. Farmers' Bulletin*. 1917;896:1-23.
 31. Lantz DE. The house rat: The most destructive animal in the world. *Yearbook of the Department of Agriculture 1917*. 1917;235-251.
 32. Merriam CH. California Ground Squirrels. *Public Health Reports (1896-1970)*. 1908;23(52):1861-1864.
 33. Stoner D. The rodents of Iowa. *Iowa Geological Survey*. 1918;5:1-172.
 34. Hatt RT. The biology of the voles of New York. *Roosevelt Wild Life Bulletin*. 1930;5(4):513-623.
 35. Taylor WP. Methods of determining rodent pressure on the range. *Ecology*. 1930;11(3):523-542. doi: [10.2307/1929217](https://doi.org/10.2307/1929217)
 36. Pearce J. Albinism in the cinereous shrew. *J Mammalogy*. 1934;15(1):67. doi: [10.2307/1373901](https://doi.org/10.2307/1373901)
 37. Koestner EJ. An annotated list of mammals collected in Nuevo Leon, Mexico, in 1938. *The Great Basin Naturalist*. 1941;2(1):9-15.

38. Burt WH. A simple live trap for small Mammals. *J Mammalogy*. 1927;8(4):302-304. doi: [10.2307/1373328](https://doi.org/10.2307/1373328)
39. Drummond D, Brandt C, Koch J. British mouse traps and their makers. Dorking: Mouse Trap Books; 2013. 58 p.
40. Blair WF. Ecological relationships of the Mammals of the Bird Creek Region, Northeastern Oklahoma. *The American Midland Naturalist*. 1938;20(3):473-526. doi: [10.2307/2420288](https://doi.org/10.2307/2420288)
41. Hatfield DM. Studies on rodent populations in a forested area. *J Mammalogy*. 1938;19(2):207-211. doi: [10.2307/1374615](https://doi.org/10.2307/1374615)
42. Vinogradov B. Instruksiya dlya kollektirovaniya vrednykh mlekopitayushchikh i nablyudeniya nad ikh obrazom zhizni [Instructions for collecting harmful mammals and observing their lifestyle]. St. Petersburg: Gosudarstvennoye izdatel'stvo Publ.; 1921. 28 p. In Russian
43. Sheftel BI. Metods for estimating the abundance of small mammals. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018;3(3)1-21. doi: [10.21685/2500-0578-2018-3-4](https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4) In Russian
44. Timoshkina OA. Metody polevykh issledovaniy melkikh mlekopitayushchikh: metodicheskie ukazaniya [Methods of field studies of small mammals: Guidelines]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Agrarian Univ. Publ.; 2012. 20 p. In Russian
45. Averin VS, Potapov DV, Galinovsky NG. Species structure of mouse-rodent communities in conditions of oil production in different ways. *Proceedings of Francisk Scorina Gomel State University. Natural Sciences*. 2017;3(102):5-10. In Russian
46. Shnitnikov VN. Iz vospominaniy naturalista [From the memories of a naturalist]. Moscow: Geografiz Publ.; 1958. 326 p. In Russian
47. Pidoplichka IG. Shkidlivy grizuni Pravoberezhnogo Lisostepu ta znachinnya okremikh grup u s.-gospodarstvi [Harmful rodents of the right bank forest-steppe and the value of some groups in the agricultural economy]. *Kiivs'ka krayova s.-g. doslidna stsiya. Viddil entomologii*. 1930;63:1-106. In Ukrainian
48. Orlov EI, Lonzinger GK. K metodike kolichestvennogo ucheta lesnykh Micromammalia [On the methods of quantitative accounting of forest Micromammalia]. *Uchenyye zapiski Saratovskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologicheskaya seriya*. 1937;1(14):167-175. In Russian
49. Novikov GA. Field studies of the ecology of terrestrial vertebrates [Field studies of the ecology of Terrestrial Vertebrates]. Moscow: Nauka Publ.; 1949. 662 p. In Russian
50. Novikov GA. Polevyye issledovaniya po ekologii nazemnykh pozvonochnykh [Field studies of the ecology of Terrestrial Vertebrates]. Moscow: Nauka Publ.; 1953. 502 p. In Russian
51. *Meditinskaya teriologiya* [Medical theriology]. Artamoshina AS, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1979. 330 p. In Russian
52. Karaseva EV, Telitsina AYU, Zhigalsky OA. The methods of studying Rodents in the Wild Nature. Moscow: LKI Publ.; 2008. 416 p. In Russian
53. Dubrovskiy VYu. Struktura naseleniya gryzunov i nasekomoyadnykh Zapovednika v period predzim'ya [Structure of rodents and insect-eaters population in "Bolshaya Kokshaga" Nature Reserve in pre-winter period]. *Nauchnye Trudy Gosudarstvennogo Prirodnogo Zapovednika "Bol'shaya Kokshaga"*. 2017;8:396-402. In Russian
54. Dubrovskiy VYu, Simakin LV. Registration of small mammal numbers using pit-falls under artificial and natural guiding objects: Comparison of two methods. *Zoologicheskij Zhurnal*. 2012;91(5):635-638. In Russian
55. Luk'yanov OA. Otsenivanie chislennosti osedlykh i potoka tranzitnykh osobey v populyatsiyakh melkikh mlekopitayushchikh metodom mnogosutochnogo bezvozvratnogo iz'yatiya v odnomestnye lovushki [Estimation of the number of settled and the flow of transit individuals in small mammal populations by the method of long-term irretrievable withdrawal into single traps]. *Russian Journal of Ecology*. 1989;2:32-41. In Russian

56. *Ehntsiklopedicheskiy slovar'* [Encyclopedic dictionary]. Vol. 17. Arsen'ev KK and Petrushevskiy FF, editors. St. Petersburg: FA Brokgauza and IA Efrona Publ.; 1893. 496 p. In Russian

*Received 06 June 2019; Revised 11 October 2019;
Accepted 07 November 2019; Published 27 December 2019*

Author info:

Tolkachev Oleg V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Functional Ecology of Terrestrial Animals, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-5673-7816>

E-mail: olt@mail.ru

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 612.1:159.944:615.837
doi: 10.17223/19988591/48/5

Ю.А. Бондарчук^{1,2}, М.Н. Носова^{1,2}, И.И. Шахматов^{1,2}

¹ Алтайский государственный медицинский университет, г. Барнаул, Россия

² Научно-исследовательский институт физиологии
и фундаментальной медицины, г. Новосибирск, Россия

Влияние длительности ультразвукового воздействия на состояние микроциркуляторного русла и системы гемостаза у крыс

С помощью ультразвукового воздействия с частотой 25 кГц, силой $7,73 \pm 0,03$ Вт/см² и уровнем звукового давления 89,0 дБ моделировали состояние неизбежного стресса у крыс. В качестве критериев развития психоэмоционального стресса использовались показатели микроциркуляции и гемостаза. Установлено, что 24-часовая и 7-дневная экспозиции ультразвука вызывали у опытных крыс состояние стресса, выражавшееся в формировании спазма сосудов микроциркуляторного русла, повлекшего за собой развитие ишемии тканей. Кроме того, выявлена вторичность сдвигов показателей гемостаза по отношению к изменениям микроциркуляторного русла, также демонстрирующих развитие стресс-реакции, подтвержденной данными по увеличению концентрации в крови адренокортикотропного гормона (АКТГ), кортизола и результатами изменения поведенческих реакций в тесте «Открытое поле». У крыс, подвергшихся однодневной экспозиции ультразвуком, показатели гемостаза отреагировали более выраженными отклонениями по сравнению с таковыми после семидневного воздействия, что свидетельствует о формировании адаптации в ответ на длительное действие стрессора. Таким образом, полученные результаты исследования могут свидетельствовать о том, что диагностика параметров системы микроциркуляции и гемостаза является чувствительным способом оценки состояния психоэмоционального стресса.

Ключевые слова: психоэмоциональный стресс; ультразвуковое воздействие; микроциркуляторное русло; система гемостаза; тромбозластометрия.

Введение

Одним из основных стрессорных факторов, воздействующих на человека в современном обществе, является ситуация хронической информационной неопределенности, вызывающая у него депрессивно-подобное состояние, играющее существенную роль в формировании психоэмоционального стресса [1]. Среди возможных носителей информации следует выделить

ультразвуковые волны, представляющие собой упругие звуковые колебания высокой частоты (свыше 20 кГц), обладающие материальными свойствами и несущие определенную энергию [2]. Ультразвук способен вызывать в организме человека нарушения гемодинамики в микроциркуляторном русле и показателях системы гемостаза.

В этой связи перспективным представляется изучение воздействия на лабораторных животных ультразвуковых волн переменных частот, являющихся у грызунов средством зоосоциальной коммуникации. Кроме того, выявлено, что у животных, способных воспринимать ультразвуковые волны, этот фактор вызывает еще и психоэмоциональный стресс. Так, излучатели с частотой 35, 38, 40 и 50 кГц раздражали и демобилизовали крыс [3]. Установлено, что колебания с частотой волн 22–25 кГц издаются животными при наличии источника опасности, после поражения в схватке, при болевом воздействии [4]. Ситуацию массивированного неизбежного потока информации можно смоделировать воздействием ультразвукового излучения разной частоты, которое будет вызывать у крыс состояние стресса. В условиях же длительной экспозиции у животных возможно развитие депрессивно-подобного состояния [1].

Стрессорное воздействие за счет значительного повышения уровня катехоламинов в крови вызывает сужение сосудов и может приводить к развитию нарушений в системе микроциркуляции. Тем не менее вопросы патогенетического влияния стресса на сердечно-сосудистую систему до конца не изучены. Неблагоприятное воздействие факторов риска сердечно-сосудистых заболеваний, согласно современным представлениям, реализуется через нарушение функции сосудистого эндотелия [5]. В ранние сроки действия стрессоров происходит формирование эндотелиальной дисфункции, приводящей, например, в средних сосудах мышечного типа мозга человека к повышению сосудистого тонуса и увеличению периферического сопротивления [6].

Однако возникновение острой ишемии ткани зависит не только от состояния нейрогуморальной регуляции сосудистого тонуса, но и от реологических свойств крови, во многом определяемых системой гемостаза. Последняя является одной из наиболее реактивных систем организма, а важная роль гемостазиологических параметров в процессах адаптации к действию стрессорных факторов не вызывает сомнения [7]. Современный интегральный метод тромбозластометрии, применяемый в рамках экспериментальных исследований, позволяет оценить формирование и последующий лизис фибринового сгустка; обнаруживает как гипо-, так и гиперкоагуляционные состояния; является надежным экспресс-тестом для диагностики гиперфибринолиза [8] и венозного тромбоэмболизма [9].

В настоящее время актуальными являются научные исследования, направленные на поиск возможных предикторов развития сердечно-сосудистых заболеваний и их осложнений. В этой связи перспективным является

изучение роли показателей микроциркуляции и гемостаза в качестве критериев развития психоэмоционального стресса.

Цель работы – оценить влияние длительности ультразвукового воздействия на состояние микроциркуляторного русла и системы гемостаза у крыс.

Материалы и методики исследования

Исследования выполнены на 42 здоровых крысах-самцах линии Wistar 3-месячного возраста с массой тела 250 ± 20 г. Животные были разделены на три группы – 1 контрольную (Контроль) и 2 опытные, по 14 крыс в каждой. Животные получены из центрального вивария Алтайского государственного медицинского университета (г. Барнаул) и до начала экспериментов находились на карантине в течение 2 нед. Животные содержались при естественном освещении в клетках размером $57 \times 37 \times 20$ см, изготовленных из крупноячеистой проволоки, на стандартном рационе со свободным доступом к пище и воде. Температура воздуха в помещении составляла $+22,5 \pm 0,2^\circ\text{C}$, атмосферное давление – $101,3 \pm 9,3$ кПа и плотность воздуха – $1,19 \pm 0,03$ кг/м³. Излучатели ультразвуковых волн устанавливали в вертикальной позиции на расстоянии 10 см с двух сторон от боковых стенок клетки и оставляли их в выключенном состоянии для контрольных животных (Контроль). Первую группу опытных животных (Группа 1) подвергали ультразвуковому воздействию с 24-часовой экспозицией, вторую (Группа 2) – 7-дневной экспозиции с помощью генератора-репеллента «Филин» (НПП «ДонКонт», Россия). Исследование параметров воздействия воздушного ультразвука от генератора проводили с помощью аттестованного в метрологическом плане шумомера-вибромметра анализатора спектра «Экофизика-110А» с ультразвуковым микрофоном (внесен в реестр средств измерений Российской Федерации с регистрационным номером 48906-12, свидетельство о государственной поверке № 465699, действительно до 04.03.2020 г.) на частоте 25 кГц в режиме «Ультразвук – 40К». Микрофон измерителя ультразвуковых колебаний располагали внутри клетки и ориентировали в сторону генератора «Филин». Уровень звукового давления составлял 89,0 дБ, плотность потока мощности или сила ультразвуковых колебаний – $7,73 \pm 0,03$ Вт/см² [10].

После прекращения воздействия исследовали показатели микроциркуляторного русла с использованием метода лазерной доплеровской флоуметрии (ЛДФ) с анализом амплитудно-частотного спектра колебаний кровотока на аппарате ЛАКК-02 (НПО «Лазма», Россия). Головка оптического зонда фиксировалась в области основания хвоста животного. Длительность записи ЛДФ-граммы составляла 5 мин. Регистрировались основные параметры микроциркуляции, а также проводился анализ амплитудно-частотного спектра колебаний кровотока в полосе частот от 0,005 до 3 Гц. В этой полосе формировалось четыре неперекрывающихся частотных диапазона, позволяющих оценить состояние «активных» и «пассивных» звеньев регуляции микрокровотока.

Уровень кортизола и АКТГ в крови определяли методом иммуноферментного анализа (ИФА) на анализаторе Immulite («DPS Cirus Inc.», США) [11].

Для оценки системы гемостаза использовали интегральный метод исследования – тромбоэластометрия. Тромбоэластометрию проводили на приборе «Rotem» («Pentapharm GmbH», Германия) с использованием реагента «Natem», в состав которого входит хлорид кальция [12].

В ходе расшифровки тромбоэластограммы учитывали следующие показатели [8]:

СТ (coagulation time) – время коагуляции (время от добавления стартового реагента до начала формирования тромба). Удлинение СТ может быть результатом недостатка факторов свертывания крови или избытка гепарина. Укорочение СТ свидетельствует о гиперкоагуляции [13].

CFT (clot formation time) – время начала образования сгустка. Изменение этого показателя зависит от содержания тромбина и фибриногена. В этот промежуток времени образовавшийся тромбин переводит фибриноген в фибрин. Удлинение CFT, как правило, вызвано нарушением функции и низким содержанием тромбоцитов, нарушениями полимеризации фибрина или дефицитом фибриногена. По-видимому, в этой фазе также участвует фактор XIII. Укорочение CFT указывает на гиперкоагуляцию [14, 15].

Угол альфа – угол, построенный по касательной к тромбоэластограмме из точки начала образования сгустка, выражается в градусах. Отображает скорость роста фибриновой сети и ее структурообразование, характеризует уровень фибриногена.

MCF (maximum clot firmness) – максимальная твердость сгустка. Является самой большой вертикальной амплитудой графика. Она отражает абсолютную прочность фибрина и тромбоцитов тромба. Низкий MCF является показателем уменьшения количества тромбоцитов или их функции, а также снижения уровня фибриногена или нарушения полимеризации фибрина или низкой активности фактора XIII. Механически слабый сгусток представляет собой серьезный риск развития кровотечения.

ML (maximum lysis) – максимальный лизис. Представляет собой разницу между максимальной амплитудой и наименьшей амплитудой, полученной после достижения максимума.

A10 – описывает плотность сгустка (или амплитуду), полученную через 10 мин и дает прогноз по ожидаемой плотности MCF на более ранней стадии.

Использование крыс в экспериментах осуществлялось в соответствии с требованиями Европейской конвенции «О защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных или иных научных целей» (Страсбург, 1986) и Директивами 86/609/ЕЕС [16]. Обезболивание и умерщвление животных проводили в соответствии с Правилами проведения работ с использованием экспериментальных животных.

Статистический анализ проведен с использованием пакета прикладных программ StatSoft STATISTICA 10.0. Статистическую значимость различий

($p < 0,05$) оценивали при помощи непараметрического U-критерия Манна–Уитни, так как признаки не подчинялись нормальному распределению.

Результаты исследования и обсуждение

В рамках научного направления по изучению влияния различных стрессорных факторов на человека особое внимание уделяется поиску способов формирования адаптивных резервов организма. С этой точки зрения факторы, вызывающие психоэмоциональный стресс, являются объектом повышенного интереса у исследователей, так как достаточно распространены в условиях техногенной среды обитания человека.

В настоящем исследовании проведен сравнительный анализ воздействия различной длительности ультразвуковых волн, распространяющихся в воздушной среде, на крыс линии Wistar. Как уже было установлено и описано нами ранее, 24-часовая экспозиция ультразвука первично вызывала у опытных крыс выраженные нарушения в зоне микроциркуляции в виде вазоконстрикции и снижения дилатационного резерва, а вторично – значительные неблагоприятные сдвиги в системе гемостаза (гиперкоагуляцию, угнетение антикоагулянтной и фибринолитической активности плазмы крови), что является признаками развития стресса [17]. Развитие стресс-реакции подтверждено статистически значимым повышением в крови этих животных концентрации адренокортикотропного гормона (АКТГ) и кортизола. Так, концентрация АКТГ выросла на 227% ($p=0,001$), а кортизола – на 37% ($p=0,01$). Кроме того, как показано в ранее опубликованных результатах исследования (тест «Открытое поле»), для 90% протестированных крыс ультразвуковое облучение представляло собой стресс, затронувший отдельные элементы их поведения [18].

С точки зрения моделирования хронического воздействия определенным интересом представляет изучение влияния 7-дневной экспозиции стрессорного фактора, так как в исследованиях А.В. Горловой с соавт. [1] выявлено, что хроническое воздействие ультразвука переменных частот формирует ситуацию хронического неизбежного стресса и приводит к развитию депрессивно-подобного состояния у крыс.

Согласно полученным в нашей лаборатории данным, 24-часовая и 7-дневная экспозиции ультразвука вызывали у опытных крыс однонаправленные изменения в микроциркуляторном русле – достоверное снижение исследуемых активных и пассивных факторов модуляции кровотока по сравнению с контрольными животными (табл. 1).

О развитии вазоконстрикции у опытных животных при действии стрессора говорит снижение активных факторов – показателей микроциркуляции и флакса на 66 и 68% (Группа 1) и на 32 и 63% соответственно (Группа 2), характеризующих роль миогенного компонента как причины повышения значения пристеночного напряжения сдвига.

Таблица 1 [Table 1]

**Изменение показателей микроциркуляции у контрольных
(Контроль) и опытных животных после
24-часового (Группа 1) и 7-дневного (Группа 2) ультразвукового воздействия**
[Changes in microcirculation parameters in control (Control) and experimental animals after 24 hours (Group 1) and 7 days (Group 2) of ultrasound exposure]

Показатели [Parameters]	Контроль [Control], (n=14)	Группа 1 [Group 1], (n=14)	Группа 2 [Group 2], (n=14)
Показатель микроциркуляции, пф. ед. [Microcirculation index, pf units]	7,5 [5,8–8,7]	2,5 [1,8–5,9] p1=0,002 (Δ1-66%)	5,1 [3,6–6,0] p1=0,01 (Δ1-32%) p2=0,14
Флакс, пф. ед. [Flax, pf units]	4,1 [3,3–4,6]	1,3 [0,9–1,8] p1=0,0001 (Δ1-68%)	1,5 [1,2–1,7] p1=0,0001 (Δ1-63%) p2=0,6
Эндотелиальные волны (VLF), пф. ед. [Endothelial waves, pf units]	8,8 [5,9–11,8]	2,2 [1,6–5,2] p1=0,001 (Δ1-75%)	3,2 [2,5–3,9] p1=0,003 (Δ1-63%) p2=0,3
Вазомоторные волны (LF), пф. ед. [Vasomotor waves, pf units]	9,8 [6,1–11,6]	2,1 [1,5–3,8] p1=0,0001 (Δ1-78%)	2,5 [2,2–3,1] p1=0,003 (Δ1-74%) p2=0,6
Дыхательные волны (HF1), пф. ед. [Respiratory waves, pf units]	4,9 [2,4–6,9]	1,5 [1,3–1,6] p1=0,0001 (Δ1-69%)	1,4 [0,9–2,2] p1=0,009 (Δ1-71%) p2=0,9
Пульсовые волны (CF), пф. ед. [Pulse waves, pf units]	2,4 [1,5–3,2]	0,6 [0,45–0,62] p1=0,0001 (Δ1-75%)	0,5 [0,26–0,65] p1=0,001 (Δ1-79%) p2=0,6

Примечание. Результаты представлены в таблице в виде (m [25–75%]), где m – медиана в выборочной совокупности; [25–75%] – 25-й и 75-й перцентиль; Δ1 – статистически значимая разница групп опытных животных (Группа 1) и (Группа 2) с контрольными животными (Контроль) при p<0,05; p1 – уровень статистической значимости различий опытных групп с контрольными животными; p2 – уровень статистической значимости различий опытных групп между собой; пф. ед. – перфузионные единицы; n – количество животных в исследуемой группе.

[Note. The results are presented in the table in the form (m [25-75%]), where m - The median in the sample; [25-75%] - 25th and 75th percentile; Δ1 - Statistically significant difference between groups of experimental animals (Group 1) and (Group 2) with control animals (Control) at p<0.05; p1 - The level of statistical significance of differences between experimental groups and control animals; p2 - The level of statistical significance of differences between experimental groups; Pf units - Perfusion units; n - Number of animals in the study group].

В таких сдвиговых потоках необходимо учитывать взаимодействие тромбоцитов с эритроцитами. В экспериментах *in vivo*, выполненных на белых крысах в условиях иммобилизационного стресса, показано усиление экспрессии на мембранах эритроцитов бета-адренорецепторов и снижение

осмотической резистентности эритроцитов. Индуцированная адреналином агрегация эритроцитов повышает взаимодействие последних с активированными тромбоцитами, увеличивая тем самым риск развития микроциркуляторных и тромботических осложнений [19]. При травме сосуда около 1% наименее стойких эритроцитов вытекающей крови разрушается, что способствует образованию тромбоцитарной пробки и фибринового сгустка [20].

Тромбообразование внутри сосуда ведет к нарушению кровотока и трофики жизненно важных органов и тканей и как следствие к развитию большого количества заболеваний, например: инфаркт миокарда, тромботический инсульт, легочная эмболия. Применение метода тромбоэластометрии позволяет проследить картину свертывания крови от начала коагуляции до процесса фибринолиза с определением вязкоупругих свойств сгустка в цельной крови. Долгое время роль эритроцитов в формировании тромбов считалась пассивной, при этом рассматривалось только их влияние на реологию [21]. При исследовании же гемостазиологических параметров методом тромбоэластометрии необходимо учитывать, что активация тромбоцитарного звена гемостаза в сочетании с повышенной агрегацией эритроцитов, которая усиливает вязкость крови и уменьшает ее текучесть, могут рассматриваться как взаимодополняющие звенья, усугубляющие сосудистую патологию [22]. Подтверждением этого служат данные об ухудшении деформационных свойств эритроцитов, интенсификации агрегатообразования с формированием патологических агрегатов при артериальной гипертонии. Для небольших кровеносных сосудов и мест сужения сосудистого русла, где размеры форменных элементов становятся сопоставимыми с геометрией потока, справедливо утверждение, что динамика тромбоцитов, их адгезия и агрегация в кровеносном сосуде постоянно находятся под влиянием гораздо более многочисленных эритроцитов [22]. В таких областях русла для прогнозирования процессов разрабатываются математические модели, показавшие, что эритроциты, вероятно, не могут сильно повлиять на уже сформировавшийся тромб, однако их присутствие может изменить гемодинамику и транспорт тромбоцитов к поврежденной стенке сосуда [23], усиливающийся при увеличении гематокрита [24].

В настоящее время установлена взаимосвязь психоэмоциональных факторов с нарушением функционального состояния эндотелия. Психоэмоциональный стресс приводит к активации гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, симпатoadреналовой системы, гиперсекреции провоспалительных цитокинов, что способствует развитию у пациентов эндотелиальной дисфункции (ЭД) [25]. Формирующаяся ЭД в результате нарушения баланса в продукции вазорегулирующих факторов эндотелием сосудов связана, прежде всего, со снижением биодоступности эндотелиального оксида азота (NO). В ранние сроки действия стрессоров снижается секреция вазодилататора NO и растет продукция вазоконстриктора эндотелина-1.

Полученные нами данные свидетельствуют в пользу развития эндотелиальной дисфункции у крыс из опытных групп, так как в условиях постоянно

повышенного пристеночного напряжения сдвига функциональный резерв эндотелия истощается. Уменьшение притока крови в микроциркуляторное русло у опытных животных зарегистрировано на основании снижения амплитуды эндотелиальных волн на 75 и 63% в опытных группах 1 и 2 и снижение амплитуды вазомоторных волн на 78 и 74% соответственно, что неизбежно приводит к развитию стаза и нарушению метаболизма тканей за счет шунтирования кровотока. По данным И.С. Луцкого [6], полученным при исследовании гемодинамики мозга человека, уже на начальном этапе влияния хронического психоэмоционального напряжения развивающаяся на фоне дисбаланса вазорегулирующих факторов ЭД оказывает стимулирующее действие на процессы ремоделирования сосудов. В крупных сосудах эластического типа ремоделирование приводит к утолщению интимо-медийных структур, а в средних сосудах мышечного типа – к повышению сосудистого тонуса, увеличению периферического сопротивления и как следствие снижению линейной скорости кровотока.

В пользу повышения тонуса резистивных сосудов и градиента артерио-венозного давления говорит и снижение пассивных факторов модуляции кровотока у животных в опытных группах 1 и 2: пульсовых волн (на 75 и 79%) и дыхательных волн (на 69 и 71%). Наблюдаемая нами совокупность изменений активных и пассивных факторов у опытных крыс в обеих группах доказывает сформировавшийся спазм сосудов микроциркуляторного русла, приводящий к обеднению нутритивного кровотока, развитию ишемии тканей и снижению показателя перфузии. Вазоконстрикторный эффект, полученный в нашей работе, скорее, развился по причине стрессорного воздействия, а не в результате прямого действия ультразвуковых волн, поскольку при короткой длине волны ультразвука через границу воздух–биологические ткани проходит всего лишь около 0,1% энергии. В биологических тканях существует линейная зависимость поглощения УЗ от частоты в связи с большой неоднородностью тканей. В нашем эксперименте использовалось излучение низкой частоты, поэтому возможно предположить слабое его поглощение тканями [26].

Динамика изменения показателей гемостаза, исследованных методом тромбоэластометрии, представлена в табл. 2.

У животных в опытной группе 1 отсутствовали статистически значимые изменения времени коагуляции на начальном этапе свертывания (СТ) ($p=0,3$), хотя, по данным коагуляционных тестов, мы наблюдали гиперкоагуляцию по внешнему пути плазменного гемостаза и на его конечных этапах [17]. В опытной Группе 2 наблюдалось удлинение СТ на 36,8% ($p=0,01$); подобное изменение времени коагуляции может быть результатом недостатка факторов свертывания крови [8] или сдвигом баланса в системе активаторы–ингибиторы в пользу последних. Сопоставление гемокоагуляционных сдвигов при воздействии стрессорных факторов любой природы выявило общие черты: первоначальное появление гиперкоагулемических и лишь за-

тем гипокоагулемических изменений, например, при гипертермическом воздействии [27]. При исследовании состояния коагуляционного гемостаза в ходе воздействия гиперкапнической гипоксии первичной реакцией системы также зафиксирована гиперкоагуляция, однако более длительное воздействие приводило к развитию гипокоагуляционных сдвигов [28].

Таблица 2 [Table 2]

Изменение показателей гемостаза у контрольных (Контроль) и опытных животных после 24-часового (Группа 1) и 7-дневного (Группа 2) ультразвукового воздействия
[Changes in hemostasis parameters in control (Control) and experimental animals after 24 hours (Group 1) and 7 days (Group 2) of ultrasound exposure]

Показатели [Parameters]	Контроль [Control], (n=14)	Группа 1 [Group 1], (n=14)	Группа 2 [Group 2], (n=14)
Время коагуляции, с [Coagulation time (CT), s]	180,5 [165,75–202,25]	204,5 [171,5–225,25] p1=0,3	247,0 [194–251] p1=0,01 (Δ1+36,8%) p2=0,1
Время начала образования сгустка, с [Clot formation time (CFT), s]	76,0 [63,25–106,5]	133,0 [91,5–159,75] p1=0,009 (Δ1+75%)	64,0 [49–87] p1=0,5 p2=0,006 (Δ2-51,8%)
Угол альфа, градус [Alpha angle (ALP), degree]	72,0 [68,25–76,5]	66,5 [63,0–71,5] p1=0,013 (Δ1-7,6%)	78,0 [73–80] p1=0,1 p2=0,008 (Δ2+17,2%)
Максимальная твердость сгустка, мм [Maximum clot firmness (MCF), mm]	68,0 [62,0–69,5]	69,0 [66,25–70,75] p1=0,2	70,0 [64–72] p1=0,1 p2=0,5
Максимальный лизис [Maximum lysis (ML)], %	4,0 [1–7,5]	0,0 [0–0] p1=0,007 (Δ1-100%)	1,0 [0–1] p1=0,007 (Δ1-75%) p2=0,1
Плотность сгустка через 10 минут, мм [Clot density after 10 minutes (Δ10), mm]	39,5 [12,75–49,5]	58,0 [52,5–61,75] p1=0,002 (Δ1+46,8%)	64,0 [57–67] p1=0,0008 (Δ1+62%) p2=0,1

Примечание. Результаты представлены в таблице в виде (m [25–75%]), где m – медиана в выборочной совокупности; [25–75%] – 25-й и 75-й перцентиль; Δ1 и Δ2 – статистически значимая разница групп опытных животных (Группа 1) и (Группа 2) с контрольными животными (Контроль) и между собой при p<0,05; p1 – уровень статистической значимости различий опытных групп с контрольными животными; p2 – уровень статистической значимости различий опытных групп между собой; n – количество животных в исследуемой группе.

[Note. The results are presented in the table in the form (m [25-75%]), where m - The median in the sample; [25-75%] - 25th and 75th percentile; Δ1 and Δ2 - Statistically significant difference between groups of experimental animals (Group 1) and (Group 2) with control animals (Control) and between experimental groups at p<0.05; p1 - The level of statistical significance of differences between experimental groups and control animals; p2 - The level of statistical significance of differences between experimental groups; n - Number of animals in the study group].

Отсутствие достоверного изменения показателя максимальной твердости сгустка (MSF) в обеих опытных группах указывало на стабильность количества тромбоцитов с сохранением их способности к агрегации.

Увеличение времени формирования сгустка (CFT) в крови опытных животных Группы 1 на 75% ($p=0,009$) в комплексе со снижением значений угла альфа (ALP) на 7,6% ($p=0,013$) демонстрировало нарушение процесса полимеризации фибрина, одной из причин которого может быть дефицит фибриногена, формирующийся из-за расходования последнего на образование тромба. Наряду с этим, в опытной Группе 2 статистически значимого изменения CFT и ALP в крови животных не зафиксировано. Полученные нами результаты говорят в пользу предположения, что 7-дневное ультразвуковое воздействие не вызывало нарушения процесса полимеризации фибрина либо дефицитного состояния тромбоцитов или фибриногена, что подтверждается также ростом амплитуды плотности сгустка на 10-й мин от начала его образования (A10) на 62%.

Установлено, что после 24-часовой и 7-дневной экспозиции наблюдалось уменьшение показателя максимального лизиса (ML) на 100 и 75% по сравнению с контролем, свидетельствующее об угнетении фибринолитической активности. Сниженный фибринолитический потенциал, проявляющийся в удлинении времени лизиса сгустка, представляет собой фактор риска венозной тромбоэмболии, а также артериального тромбоза [29]. Нашими исследованиями ранее установлено, что по окончании однократного гипотермического воздействия методом тромбоэластометрии зафиксирован гиперкоагуляционный сдвиг на фоне выраженного угнетения активности фибринолитической системы [30], что подтверждает развитие стресс-реакции у крыс при действии стрессорного фактора, зафиксированное и в нашем исследовании [17].

Результаты представленного нами исследования 7-дневной экспозиции ультразвука согласуются с результатами влияния 7-дневного гипертермического воздействия на крыс, в котором отмечены аналогичные реакции: гипокоагуляция и угнетение фибринолитической активности плазмы крови при неизменной концентрации фибриногена [27]. Однако необходимо отметить, что в опытной Группе 2 мы получили меньшую выраженность снижения показателя максимального лизиса по сравнению с опытной Группой 1. Такие данные в совокупности с отсутствием признаков нарушения процесса полимеризации фибрина и ростом амплитуды плотности сгустка на 10-й мин от начала его образования у опытных крыс после 7-дневной экспозиции ультразвука, по-видимому, свидетельствуют о тенденции к постепенной стабилизации показателей системы гемостаза. Из вышеизложенного можно сделать заключение, что изменения микроциркуляторного русла в ответ на 7-дневное воздействие ультразвука сопровождаются не столь значительными сдвигами гемостазиологических параметров, как показано в исследованиях влияния 24-часовой экспозиции, вызывающей стресс-реакцию.

Заключение

Настоящее исследование показало, что ультразвуковое воздействие низкой частоты вызывает развитие стресс-реакции у крыс, подтвержденное повышением концентрации в крови гормонов АКТГ и кортизола, а также результатами изменения поведенческих реакций в тесте «Открытое поле». Изменения микроциркуляторного русла в ответ на психоэмоциональный стресс, смоделированный ультразвуковым воздействием, имели одинаковую направленность и выраженность у опытных крыс как после суточного, так и 7-дневного воздействия стрессора. Отклонения гемостазиологических параметров от нормы, имеющие вторичный характер, также подтверждают развитие стресс-реакции. Таким образом, показано, что ультразвуковое воздействие моделирует состояние хронического неизбежного стресса у опытных животных, а высокая чувствительность к стрессорному воздействию и доступность лабораторной диагностики микроциркуляторных и гемостазиологических показателей позволяют использовать их для оценки состояния психоэмоционального стресса и адаптированности организма. Возвращение некоторых параметров системы гемостаза в ответ на 7-дневное стрессорное воздействие к показателям, характерным для контрольных животных, может быть расценено как проявление начальных этапов адаптации к стрессорному фактору.

Литература

1. Горлова А.В., Павлов Д.А., Ушакова В.М., Зубков Е.А., Морозова А.Ю., Иноземцев А.Н., Чехонин В.П. Динамика развития депрессивно-подобного состояния у крыс, стрессированных хроническим воздействием ультразвука переменных частот // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2017. Т. 163, № 3. С. 271–274.
2. Перцов С.С., Коплик Е.В., Сахаров Д.С., Судаков К.В., Каркищенко Н.Н. Информационное ультразвуковое взаимодействие у крыс // Российский медико-биологический вестник имени академика И.П. Павлова. 2012. № 2. С. 109–118.
3. Nweke F.U. Test to investigate the use of ultrasound as an alternative means of repelling and eradicating rodents // Journal of Electrical and Electronics Engineering. 2015. Vol. 10, № 4. PP. 91-93. doi: [10.9790/1676-10439193](https://doi.org/10.9790/1676-10439193)
4. Takahashi N., Kashino M., Hironaka N. Structure of Rat Ultrasonic Vocalizations and Its Relevance to Behavior // PLoS One. 2010. Vol. 5, № 11. PP. 109-115. doi: [10.1371/journal.pone.0014115](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014115)
5. Gwartz P.A. Teaching the interrelationship between stress, emotions, and cardiovascular risk using a classic paper by Walter Cannon // Adv. Physiol. Educ. 2008. Vol. 32, № 32 (1). PP. 18-22. doi: [10.1152/advan.00051.2007](https://doi.org/10.1152/advan.00051.2007)
6. Луцкий И.С. Влияние хронического психоэмоционального стресса на формирование эндотелиальной дисфункции, процессы ремоделирования сосудов и снижение мозгового кровотока // Кубанский научный медицинский вестник. 2015. № 3 (152). С. 65–72.
7. Носова М.Н., Шахматов И.И., Вдовин В.М., Бондарчук Ю.А., Киселев В.И. Влияние однократной физической нагрузки на параметры гемостаза у спортсменов // Фундаментальные исследования. 2011. № 9-1. С. 107–110.

8. Стоменская И.С., Кострова О.Ю., Стручко Г.Ю., Тимофеева Н.Ю. Тромбоэластометрия – метод лабораторной диагностики нарушений системы гемостаза // Медицинский альманах. 2017. № 2 (47). С. 96–98.
9. Chojnowski K., Gorski T., Robak M., Trelinski J. Effects of Rivaroxaban Therapy on ROTEM Coagulation Parameters in Patients with Venous Thromboembolism // J. Adv. Clin. Exp. Med. 2015. № 24 (6). PP. 995-1000. doi: [10.17219/acem/42147](https://doi.org/10.17219/acem/42147)
10. Schumake S.A. Electronic Rodent Repellent Devices: A Review of Efficacy Test Protocols and Regulatory Actions. // National Wildlife Research Center Repellents Conference. Mason J.R. editor. USDA, National Wildlife Research Center, Fort Collins, CO; 1995. PP. 253–270.
11. Жебентяев А.И., Каткова Е.Н. Иммуноферментный метод анализа // Вестник фармации. 2013. №2 (60). С. 90–97.
12. Ярец Ю.И. Тромбоэластография: основные показатели, интерпретация результатов. Гомель : ГУ «РНПЦ РМиЭЧ», 2018. 26 с.
13. Момот А.П., Тараненко И.А., Цывкина Л.П. Состояние тромбоцитической готовности – возможности современной диагностики и перспективы // Медицинский алфавит. Современная лаборатория. 2013. № 1. С. 20–23. doi: [10.18411/d-2016-062](https://doi.org/10.18411/d-2016-062)
14. Ройтман Е.В. «Проблема гемостаза» в лабораторной диагностике // Лаборатория ЛПУ. 2016. № 8. С. 29–36.
15. Рыжков С.В., Полонская Е.И., Заболотная Е.В., Жилина Е.Б., Алехина М.А., Курбатова Э.В., Курбатов М.Г., Демидова А.А. Клиническая значимость проведения тромбоэластографии в практике акушера-гинеколога // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2014. № 12. С. 101–104.
16. European Convention for the Protection of vertebrate animals used for experimental and other scientific purposes. Strasbourg: Council of Europe. 1986. 51 p.
17. Носова М.Н., Бондарчук Ю.А., Шахматов И.И., Мацюра А.В., Маршалкина П.С., Прокопец Д.А. Развитие признаков дистресса у крыс на фоне однократного ультразвукового воздействия // Казанский медицинский журнал. 2019. Т. 100, № 1. С. 140–146. doi: [10.17816/KMJ2019-140](https://doi.org/10.17816/KMJ2019-140)
18. Мацюра А.В., Антоненко Т.В., Улитина О.М., Бондарчук Ю.А., Шахматов И.И., Карманова Т.А., Коргополова И.С. Влияние ультразвука на поведение серых крыс // Ukrainian Journal of Ecology. 2018. Т. 8, № 2. С. 1–4. doi: http://ojs.mdpu.org.ua/index.php/biol/article/view/_3021
19. Голубева М.Г. Некоторые аспекты антистрессогенного действия тиролиберина и его синтетического аналога на эритроциты // Тромбоз, гемостаз и реология. 2012. № 3 (51). С. 48–51.
20. Кузник Б.И. Клеточные и молекулярные механизмы регуляции системы гемостаза в норме и патологии. Чита : Экспресс-издательство, 2010. 827 с.
21. Du V.X., Huskens D., Maas C., Al Dieri R., de Groot P.G., de Laat B. New insights into the role of erythrocytes in thrombus formation // Semin. Thromb. Haemost. 2014. Vol. 40. PP. 72–80. doi: [10.1055/s-0033-1363470](https://doi.org/10.1055/s-0033-1363470)
22. Голубева М.Г. Современные представления о влиянии эритроцитов на реактивность тромбоцитов в процессе тромбогенеза // Успехи современной биологии. 2017. Т. 137, № 6. С. 586–592. doi: [10.7868/S0042132417060059](https://doi.org/10.7868/S0042132417060059)
23. Kamada H., Imai Y., Nakamura M., Ishikawa T., Yamaguchi T. Computational analysis on the mechanical interaction between a thrombus and red blood cells: possible causes of membrane damage of red blood cells at microvessels // Med. Eng. Phys. 2012. Vol. 34, № 10. PP. 1411–1420. doi: [10.1016/j.medengphy.2012.01.003](https://doi.org/10.1016/j.medengphy.2012.01.003)
24. AlMomani T., Udaykumar H.S., Marshall J.S., Chandran K.B. Micro-scale dynamic simulation of erythrocyte-platelet interaction in blood flow // Ann. Biomed. Eng. 2008. Vol. 36, № 6. PP. 905–920. doi: [10.1007/s10439-008-9478-z](https://doi.org/10.1007/s10439-008-9478-z)

25. Омеляненко М.Г., Шумакова В.А., Суховой Н.А., Шапова Н.Н. Психоэмоциональные нарушения и эндотелиальная дисфункция в развитии сердечно-сосудистых заболеваний, ассоциированных с атеросклерозом // Сибирский медицинский журнал. 2014. Т. 29, № 3. С. 18–24.
26. Шевченко Е.В., Хлопенко Н.А. Действие ультразвука на организм // Сибирский медицинский журнал. 2006. № 2. С. 96–99.
27. Николаев В.Ю., Шахматов И.И., Киселев В.И., Москаленко С.В. Система гемостаза у крыс при долговременной гипертермической нагрузке // Сибирский научный медицинский журнал. 2015. № 35 (2). С. 43–46.
28. Schobersberger W., Hoffmann G., Gunga H. Interaktionen von Hypoxie und Hämostase - Hypoxie als prothrombotischer Faktor in der Höhe? // Wien. Med. Wochenschr. 2005. № 155. PP. 157–162. doi: [10.1007/s10354-005-0163-7](https://doi.org/10.1007/s10354-005-0163-7)
29. Жалылов А.С., Баландина А.Н., Купраш А.Д., Шривастава А., Шибeko А.М. Современные представления о системе фибринолиза и методах диагностики ее нарушений // Вопросы гематологии / онкологии и иммунопатологии в педиатрии. 2017. Т. 16, № 1. С. 69–82. doi: [10.24287/1726-1708-2017-16-1-69-82](https://doi.org/10.24287/1726-1708-2017-16-1-69-82)
30. Лычева Н.А., Шахматов И.И. Состояние системы гемостаза и микроциркуляторного русла в постгипертермическом периоде у крыс // Программа и научные труды Научной конференции молодых ученых по медицинской биологии ФГБУ ФНКЦ физико-химической медицины ФМБА / под ред. Е.Н. Ильиной, Е.С. Кострюковой. М. : ФНКЦ ФХМ ФМБА России, 2016. С. 85–86.

*Поступила в редакцию 09.03.2019 г.; повторно 24.06.2019 г.;
принята 07.11.2019 г.; опубликована 27.12.2019 г.*

Авторский коллектив:

Бондарчук Юлия Алексеевна – канд. мед. наук, доцент кафедры нормальной физиологии, Алтайский государственный медицинский университет Министерства здравоохранения Российской Федерации (Россия, 656038, г. Барнаул, пр. Ленина, 40); с.н.с., Научно-исследовательский институт физиологии и фундаментальной медицины (Россия, 630117, г. Новосибирск, ул. Тимакова, 4).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-2661-5965>

E-mail: bondarchuk2606@yandex.ru

Носова Марина Николаевна – доцент, канд. биол. наук, доцент кафедры нормальной физиологии, Алтайский государственный медицинский университет Министерства здравоохранения Российской Федерации (Россия, 656038, г. Барнаул, пр. Ленина, 40); м.н.с., Научно-исследовательский институт физиологии и фундаментальной медицины (Россия, 630117, г. Новосибирск, ул. Тимакова, 4).

E-mail: mn.nosova@gmail.com

Шахматов Игорь Ильич – проф., д-р мед. наук, зав. кафедрой нормальной физиологии, Алтайский государственный медицинский университет Министерства здравоохранения Российской Федерации (Россия, 656038, г. Барнаул, пр. Ленина, 40); г.н.с., Научно-исследовательский институт физиологии и фундаментальной медицины (Россия, 630117, г. Новосибирск, ул. Тимакова, 4).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0979-8560>

E-mail: iish59@yandex.ru

For citation: Bondarchuk YuA, Nosova MN, Shakhmatov II. Effect of ultrasound exposure duration on the state of microcirculation and hemostasis system in rats. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:97-114. doi: [10.17223/19988591/47/5](https://doi.org/10.17223/19988591/47/5) In Russian, English Summary

Yulia A. Bondarchuk^{1,2}, Marina N. Nosova^{1,2}, Igor I. Shakhmatov^{1,2}

¹Altai State Medical University, Barnaul, Russian Federation

²Scientific Research Institute of Physiology and Basic Medicine, Novosibirsk, Russian Federation

Effect of ultrasound exposure duration on the state of microcirculation and hemostasis system in rats

In modern society, people are often subjected to chronic unavoidable stress provoking depressive-like states that play a significant role in the formation mechanisms of psycho-emotional stress. In view of this, the need to create an experimental model of psycho-emotional stress as a cause of cardiovascular disease development arose. By means of ultrasound waves which cause the depressive-like state in animals, it is possible to create such model as long as ultrasound has material properties and certain energy. We used the parameters of microcirculation and hemostasis as criteria for psycho-emotional stress development. Stress stimulation results in vasoconstriction and can be associated with the development of microcirculatory disorders due to a significant increase in blood levels of catecholamines. The development of acute tissue ischemia depends both on the state of neurohumoral regulation of vascular tone, and on the rheological blood properties. Hemostasis system is one of the most reactive body systems, and hemostasiological parameters play an important role in the process of adaptation to the effect of stress factors. Currently, studies aimed at finding possible predictors of cardiovascular diseases and their complications are relevant. In this regard, it seems promising to study the role of microcirculatory and hemostasis parameters as criteria for psycho-emotional stress development. The aim of this research was to assess the effect of ultrasound exposure duration on the state of microcirculation and hemostasis system in rats.

The study was performed on 42 Wistar male rats divided into three groups: 1 control group and 2 experimental groups subjected to a 24-hour (Group 1) and a 7-day (Group 2) ultrasound exposure using a repellent-generator "Filin" (SPE "DonKont" Ltd., Russia) at a frequency of 25 kHz. Emitters were installed in a vertical position at a distance of 10 cm on both sides of the side cell walls made of coarse-meshed wire. The microphone of the ultrasonic vibration meter was located inside the cell and oriented towards the generator "Filin". The sound pressure level was 89.0 dB and the power flow density was 7.73 ± 0.03 W/cm². After exposure termination, microcirculation parameters were studied by laser Doppler flowmetry (LDF) method with analysis of the amplitude-frequency spectrum of blood flow oscillations by LAKK-02 apparatus (SPE "LAZMA" Ltd., Russia). The optical probe was fixed at the base of the animal's tail. The recording duration of LDF-gram was 5 minutes. The main microcirculation parameters were recorded, and the analysis of the amplitude-frequency spectrum of blood flow oscillations in the frequency range of 0.005 to 3 Hz was conducted. Four non-overlapping frequency ranges were formed in this range that allowed to estimate the state of "active" and "passive" links of micro-blood flow regulation. Blood levels of ACTH and cortisol were determined by enzyme immunoassay (EIA). The hemostasis system was assessed by an integral method, thromboelastometry. Thromboelastometry was performed by the "Rotem" device ("Pentapharm GmbH", Germany) using the "Natem" reagent which includes calcium chloride. The statistical significance was assessed using the non-parametric Mann-Whitney U-test. The use of rats in experiments was carried out in accordance with the requirements of the European Convention for the Protection of Vertebrate Animals used for Experimental and other Scientific Purposes (Strasbourg, 1986).

In this research we revealed that in experimental rats, the 24-hour ultrasound exposure, primarily, caused significant disorders in microcirculation area in the form

of vasoconstriction and dilation reserve reduction, and, secondly, it led to significant adverse changes in the hemostasis system that is a sign of stress. Evidence of the development of stress reaction was significantly increased concentration of ACTH by 227% ($p=0.001$) and cortisol by 37% ($p=0.01$) in the blood of these animals and the test results of the animals according to the "Open Field" method. A statistically significant decrease in the studied active factors of blood flow modulation, microcirculation and flux rates (by 66% and 68%), that characterize the role of the myogenic component as a reason of increased value of the wall shear stress was observed. The reduction of passive factors, pulse and respiratory waves, was also obtained. In experimental rats after the 24-hour ultrasound exposure a drop by 75% and 69% in the parameters was recorded compared to the control animals, and in the 7-day exposure group it was by 79% and 71% (See Table 1). In summation, these changes prove a formed spasm of microcirculation vessels. Reduction of blood flow into microcirculation in experimental animals of both groups was registered on the basis of reducing the amplitude of endothelial waves (by 75 and 63%) and vasomotor waves (by 78 and 74%) which inevitably leads to the development of stasis and disruption of tissue metabolism due to a blood flow bypass. Unidirectional changes in microcirculation in rats of the two experimental groups were accompanied by secondary changes in the hemostasis system. Based on the analysis of deviations of hemostasiological parameters from the control values, stress reaction development was recorded in rats exposed to the 24-hour ultrasound and the tendency of smoothing the deviations of hemostasis parameters after the 7-day exposure (See Table 2) was observed. We found that after the 24-hour and the 7-day exposures there was a decrease in the maximum lysis (ML) by 100 and 75% compared with the control which indicates the inhibition of fibrinolytic activity and represents a risk factor for venous thromboembolism and arterial thrombosis. Lower evidence of the decline in ML after the 7-day exposure to stress factors together with the absence of signs of infringement of fibrin polymerization process and the growth of the clot density amplitude in the 10th minute after the beginning of its formation shows a tendency towards the gradual normalization of the hemostatic system. Thus, ultrasound exposure simulates the state of chronic unavoidable stress in experimental animals. The state of psycho-emotional stress is confirmed by the data on the increased concentration of hormones (ACTH and cortisol) in blood as well as by the results of testing on animals using the "Open Field" method. The study results indicate that the diagnosis of the microcirculation and hemostasis parameters is a sensitive way to assess the development of psycho-emotional stress and organism adaptedness. The return of some parameters of the hemostasis system in response to the 7-day stress exposure compared to the 24-hour exposure to the indicators specific for control animals can be regarded as a manifestation of the initial stages of adaptation to the stress factor.

The paper contains 2 Tables and 30 References.

Key words: psycho-emotional stress; ultrasound exposure; microcirculation; hemostasis system; thromboelastometry.

The authors declare no conflict of interest.

References

1. Gorlova AV, Pavlov DA, Ushakova VM, Zubkov EA, Morozova AYu, Inozemtsev AN, Chekhonin VP. Dynamics of the development of depressive-like state in rats stressed by chronic exposure of ultrasound of variable frequency. *Byulleten' eksperimental'noy biologii i meditsiny = Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 2017;163(3):296-298. doi: [10.1007/s10517-017-3788-9](https://doi.org/10.1007/s10517-017-3788-9)
2. Pertsov SS, Koplík EV, Saharov DS, Sudakov KV, Karkischenko NN. Informatsionnoe

- ul'trazvukovoe vzaimodeystvie u krysv [Call for interaction of ultrasound in rats]. *Rossiyskiy mediko-biologicheskiiy vestnik imeni akademika I.P. Pavlova* = *I.P. Pavlov Russian Medical Biological Herald*. 2012;2:109-118. In Russian
3. Nweke FU. Test to investigate the use of ultrasound as an alternative means of repelling and eradicating rodents. *J Electrical and Electronics Engineering*. 2015;10(4):91-93. doi: [10.9790/1676-10439193](https://doi.org/10.9790/1676-10439193)
 4. Takahashi N, Kashino M, Hironaka N. Structure of rat ultrasonic vocalizations and its relevance to behavior. *PLoS One*. 2010;5(11):109-115. doi: [10.1371/journal.pone.0014115](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014115)
 5. Gwartz PA. Teaching the interrelationship between stress, emotions, and cardiovascular risk using a classic paper by Walter Cannon. *Adv. Physiol. Educ.* 2008;32(32(1)):18-22. doi: [10.1152/advan.00051.2007](https://doi.org/10.1152/advan.00051.2007)
 6. Lutskiy IS. Vliyaniye khronicheskogo psikhoemotsional'nogo stressa na formirovaniye endotelial'noy disfunktsii, protsessy remodelirovaniya sosudov i snizheniye mozgovogo krovotoka [The chronic psycho-emotional stress is accompanied by endothelial dysfunction, promotes vascular remodeling and reduction of cerebral perfusion]. *Kubanskiy nauchnyy meditsinskiy vestnik* = *Kuban Scientific Medical Bulletin*. 2015;3(152):65-72. In Russian
 7. Nosova MN, Shakhmatov II, Vdovin VM, Bondarchuk YuA, Kiselev VI. Vliyaniye odnokratnoy fizicheskoy nagruzki na parametry gemostaza u sportsmenov [Effect of single physical exercise on the hemostatic parameters in athletes]. *Fundamental'nye issledovaniya* = *Fundamental research*. 2011;9-1:107-110. In Russian
 8. Stomenskaya IS, Kostrova OYu, Struchko GYu, Timofeeva NYu Tromboelastometriya - metod laboratornoy diagnostiki narusheniy sistemy gemostaza [Thromboelastometry - method of laboratory diagnostics of hemostasis system disorders]. *Meditsinskiy almanakh* = *Medical Almanac*. 2017;2(47):96-98. In Russian
 9. Chojnowski K, Gorski T, Robak M, Trelinski J. Effects of rivaroxaban therapy on ROTEM coagulation parameters in patients with venous thromboembolism. *J. Adv. Clin. Exp. Med.* 2015;24(6):995-1000. doi: [10.17219/acem/42147](https://doi.org/10.17219/acem/42147)
 10. Schumake SA. Electronic Rodent Repellent Devices: A Review of efficacy test protocols and regulatory actions. *National Wildlife Research Center Repellents Conference*. Mason JR. editor. USDA, National Wildlife Research Center, Fort Collins, CO; 1995:253-270. Available at: <https://pdfs.semanticscholar.org/0266/79b5fc48a5ed8193ce3dfb0071f8f1b707ee.pdf> (access 25.07.2019)
 11. Zhebentyaev AI, Katkova EN. Immunofermentnyy metod analiza [Enzyme immunoassay method of analysis]. *Vestnik farmatsii*. 2013;2(60):90-97. In Russian
 12. Yarec YuI. Tromboelastografiya: osnovnye pokazateli, interpretatsiya rezul'tatov [Thromboelastography: key indicators and result interpretation]. Gmel': GU "RNPC RMiECh" Publ.; 2018. 26 p. In Russian
 13. Momot AP, Taranenko IA, Tsyvkina LP. Sostoyaniye tromboticheskoy gotovnosti - vozmozhnosti sovremennoy diagnostiki i perspektivy [Thrombotic state of readiness - the possibilities of modern diagnostics and prospects]. *Meditsinskiy alfavit. Sovremennaya laboratoriya* = *Medical Alphabet. Modern Laboratory*. 2013;1:20-23. In Russian
 14. Roytman EV. Problema gemostaza v laboratornoy diagnostike [Problem of hemostasis in laboratory diagnosis]. *Laboratoriya LPU*. 2016;8:29-36. In Russian
 15. Ryzhkov SV, Polonskaya EI, Zabolotnjaja EV, Zhilina EB, Alekhina MA, Kurbatova EV, Kurbatov MG, Demidova AA. Klinicheskaya znachimost' provedeniya tromboelastografii v praktike akushera-ginekologa [Clinical significance of thromboelastography in practice an obstetrician-gynecologist]. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*. 2014;12:101-104. In Russian
 16. *European Convention for the Protection of vertebrate animals used for experimental and other scientific purposes*. Strasbourg: Council of Europe; 1986. 51 p. Available at: <https://>

- rm.coe.int/168007a67b (access 21.03.2019)
17. Nosova MN, Bondarchuk YuA, Shakhmatov II, Matsyura AV, Marshalkina PS, Prokopets DA. Razvitiye priznakov distressa u krysa na fone odnokratnogo ul'trazvukovogo vozdeystviya [Distress symptoms development after a single episode of ultrasound exposure]. *Kazanskiy meditsinskiy zhurnal = Kazan Medical Journal*. 2019;100(1):140-146. doi: [10.17816/KMJ2019-140](https://doi.org/10.17816/KMJ2019-140) In Russian
 18. Matsyura AV, Antonenko TV, Ulitina OM, Bondarchuk YuA, Shakhmatov II, Karmanova TA, Korgopolova IS. Vliyaniye ul'trazvuka na povedeniye serykh krysa [The influence of ultrasound on the behavior of Brown Rats]. *Ukrainian J Ecology*. 2018;8(2):1-4. doi: http://ojs.mdpu.org.ua/index.php/biol/article/view/_3021 In Russian
 19. Golubeva MG. Some aspects of antistressogenic effect of thyroliberin and its synthetic analog on erythrocytes. *Tromboz, gemostaz i Reologia*. 2012;3(51):48-51. In Russian
 20. Kuznik BI. Kletochnye i molekulyarnye mekhanizmy regulyatsii sistemy gemostaza v norme i patologii [Cellular and molecular mechanisms regulating the hemostasis system in normal and pathological conditions]. Chita: Ekspres-izdatel'stvo Publ; 2010. 827 p. In Russian
 21. Du VX, Huskens D, Maas C, Al Dieri R, de Groot P.G, de Laat B. New insights into the role of erythrocytes in thrombus formation. *Semin. Thromb. Haemost.* 2014;40:72-80. doi: [10.1055/s-0033-1363470](https://doi.org/10.1055/s-0033-1363470)
 22. Golubeva MG. Modern ideas about effects of erythrocytes on platelet reactivity in thrombogenesis. *Uspekhi sovremennoy biologii = Biology Bulletin Reviews*. 2017;137(6):586-592. doi: [10.7868/S0042132417060059](https://doi.org/10.7868/S0042132417060059) In Russian
 23. Kamada H, Imai Y, Nakamura M, Ishikawa T, Yamaguchi T. Computational analysis on the mechanical interaction between a thrombus and red blood cells: possible causes of membrane damage of red blood cells at microvessels. *Med. Eng. Phys.* 2012;34(10):1411-1420. doi: [10.1016/j.medengphy.2012.01.003](https://doi.org/10.1016/j.medengphy.2012.01.003)
 24. AlMomani T, Udaykumar HS, Marshall JS, Chandran KB. Micro-scale dynamic simulation of erythrocyte-platelet interaction in blood flow. *Ann. Biomed. Eng.* 2008;36(6):905-920. doi: [10.1007/s10439-008-9478-z](https://doi.org/10.1007/s10439-008-9478-z)
 25. Omel'yanenko MG, Shumakova VA, Sukhovey NA, Shchapova NN. Psychoemotional disorders and endothelial dysfunction in cardiovascular diseases associated with atherosclerosis. *Siberian Medical Journal (Tomsk)*. 2014;29(3):18-24. In Russian
 26. Shevchenko EV, Kehlpenko NA. Dejstvie ul'trazvuka na organizm [Probable mechanisms of effects of low-intensive laser radiation]. *Siberian Medical Journal (Irkutsk)*. 2006;21(2):96-99. In Russian
 27. Nikolaev VYu, Shakhmatov II, Kiselev VI, Moskalenko SV. The hemostatic system in rats at longtime hyperthermic load. *The Siberian Scientific Medical Journal*. 2015;35(2):43-46. In Russian
 28. Schobersberger W, Hoffmann G, Gunga H. Interaktionen von Hypoxie und Hämostase - Hypoxie als prothrombotischer Faktor in der Höhe? *Wien. Med. Wochenschr.* 2005;155:157-162. doi: [10.1007/s10354-005-0163-7](https://doi.org/10.1007/s10354-005-0163-7) In German
 29. Zhalyalov AS, Balandina AN, Kuprash AD, Shrivastava A, Shibeko AM. The overview of fibrinolysis system contemporary concepts and of its disorders diagnostic methods. *Voprosy gematologii/onkologii i immunopatologii v pediatrii = Pediatric Hematology/Oncology and Immunopathology*. 2017;16(1):69-82. doi: [10.24287/1726-1708-2017-16-1-69-82](https://doi.org/10.24287/1726-1708-2017-16-1-69-82) In Russian
 30. Lycheva NA, Shakhmatov II. Sostoyaniye sistemy gemostaza i mikrotsirkulyatornogo rusla postgipotermicheskoy periode u krysa [The state of the hemostasis system and the microcirculatory bed of the posthypothermic period in rats]. In: *Programma i nauchnye trudy Nauchnoy konferentsii molodykh uchenykh po meditsinskoy biologii FGBU FNKTS fiziko-khimicheskoy meditsiny FMBA* [Proceedings of the Sci. Conf. for Young Scientists in Medical Biology (Moscow, Russia, 19-20 April, 2016)]. Ilina EN and Kostryukova ES,

editors. Moscow: FNCC FCM FMBA of Russia Publ.; 2016. pp. 85-86. Available at: http://rcpcm.org/wp-content/uploads/2016/04/2016_FRCPC_YNG_Program-Proceedings.pdf
In Russian

*Received 09 March 2019; Revised 24 June 2019;
Accepted 07 November 2019; Published 27 December 2019*

Author info:

Bondarchuk Yulia A, Cand. Sci. (Med.), Altai State Medical University, 40 Lenina Pr., Barnaul 656038, Russian Federation; Senior Researcher, Scientific Research Institute of Physiology and Basic Medicine, 4 Timakova Str., Novosibirsk 630117, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-2661-5965>

E-mail: bondarchuk2606@yandex.ru

Nosova Marina N, Cand. Sci. (Biol.), Altai State Medical University, 40 Lenina Pr., Barnaul 656038, Russian Federation; Junior Researcher, Scientific Research Institute of Physiology and Basic Medicine, 4 Timakova Str., Novosibirsk 630117, Russian Federation.

E-mail: mn.nosova@gmail.com

Shakhmatov Igor I, Dr. Sci. (Med.), Altai State Medical University, 40 Lenina Pr., Barnaul 656038, Russian Federation; Chief Researcher, Scientific Research Institute of Physiology and Basic Medicine, 4 Timakova Str., Novosibirsk 630117, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0979-8560>

E-mail: ii59@yandex.ru

УДК 612.273.2, 612.146.1
doi: 10.17223/19988591/48/6

Е.В. Заменяина¹, Н.И. Пантелеева¹, И.М. Рощевская^{2,3}

¹Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», г. Сыктывкар, Россия

²Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина, г. Сыктывкар, Россия

³Научно-исследовательский институт фармакологии им. В.В. Закусова, г. Москва, Россия

Электрическое поле сердца человека в период реполяризации желудочков при острой нормобарической гипоксии до и после курса интервальной гипоксической тренировки

Исследование выполнено в рамках НИР ОСК ФИЦ Коми
НЦ УрО РАН (AAAA-A18-118012390260-9).

У молодых практически здоровых мужчин проведено исследование электрической активности сердца методами традиционной электрокардиографии и множественной синхронной кардиоэлектротопографии в период реполяризации желудочков сердца при воздействии острой нормобарической гипоксической гипоксии до и после проведения 19-дневных интервальных гипоксических тренировок (ИГТ). После интервальных тренировок при действии острой гипоксии у обследованных людей по сравнению с исходным состоянием в период, соответствующий интервалу ST-T, выявлено изменение временных параметров ЭКГ в отведениях от конечностей и экстремумов электрического поля сердца на поверхности торса при практически неизменных амплитудных характеристиках.

Ключевые слова: электрокардиография; сердце; гипоксия; реполяризация; интервальное гипоксическое воздействие.

Введение

Влияние гипоксического стимула на организм человека и животных является предметом многочисленных исследований по формированию адаптации к стрессорным воздействиям, выявленные пре- и посткондиционирующие эффекты прерывистой гипоксии лежат в основе профилактики, лечения и реабилитации сердечно-сосудистых заболеваний [1–4], повышения работоспособности человека [5, 6].

При острой и интервальной гипоксии кислородтранспортная функциональная система играет ведущую роль, многие характеристики кровотока определяются функциональными возможностями сердца. Кардиомиоциты, наряду с нейронами, потребляют значительную часть кислорода, поступающего в организм,

при этом 80–90% его расходуется на образование АТФ, благодаря которому возможно активное функционирование миокарда и обеспечение электрогенеза клеток сердца [7]. Изменение энергетического обмена в клетках сердца в условиях острого дефицита кислорода отражается на электрической активности кардиомиоцитов, выраженность изменений зависит от длительности воздействия гипоксического стимула – при хронической форме гипоксии сдвиги клеточного метаболизма запускают морфологические изменения ткани [8]. Прерывистое воздействие гипоксического фактора приводит к структурным изменениям в миокарде, снижающим признаки повреждения от острой гипоксии (просветление кардиомиоцитов и их ядер, расширение интерстиция) [9].

Функциональные изменения в миокарде отражаются на формировании электрической активности сердца. Высокая чувствительность процесса реполяризации сопровождается низкой специфичностью изменений на электрокардиограмме, что создает сложность в анализе и интерпретации ЭКГ в стандартных отведениях, в связи с этим использование более информативных методов изучения электрофизиологии сердца приобретает все большую значимость. Регистрация униполярных электрокардиограмм сердца от множества отведений на поверхности грудной клетки, ЭКГ-картирование, обладает высокой чувствительностью; диагностическая и прогностическая ценность этого метода подтверждена многими клиническими исследованиями [10–13]. Благодаря подробной электрокардиографической информации, включающей в себя амплитудный, временной и пространственный компоненты сигнала, многоканальная кардиоэлектротопография позволяет локализовать и оценить зону ишемических повреждений сердечной мышцы, развитие электрической негомогенности миокарда, изучать его гипертрофическое ремоделирование [14–16]. Показана высокая эффективность кардиоэлектротопографии в диагностике нарушений ритма сердца, кардиомиопатий, гипертрофии миокарда [17, 18]. Прогностическая ценность метода позволяет использовать его для изучения гипоксического прекодиционирования у человека в наиболее чувствительный период сердечного цикла – реполяризацию, исследовать формирование электрического поля сердца в период воздействия острой нормобарической гипоксии до и после адаптивных изменений к недостатку кислорода.

Цель работы – исследовать электрическую активность сердца человека методом кардиоэлектротопографии в период реполяризации желудочков при острой нормобарической гипоксии до и после курса интервальных гипоксических тренировок.

Материалы и методики исследования

В исследовании приняли добровольное участие 14 практически здоровых мужчин ($19,7 \pm 1,0$ года, масса тела $74,4 \pm 9,8$ кг, длина тела $177,2 \pm 6,4$ см). Всех исследуемых предварительно ознакомили с протоколом исследования, предупредили о возможных неблагоприятных последствиях гипоксического

воздействия, после чего они дали свое письменное согласие на участие в исследовании, которое одобрено комиссией по биоэтике Вильгортской научно-экспериментальной биологической станции – филиала Федерального исследовательского центра «Коми научный центр УрО РАН» (г. Сыктывкар, Россия).

Исследование проводили по следующей схеме. В исходном состоянии у каждого испытуемого измеряли массу и длину тела с помощью электронных весов и ростомера, сатурацию кислорода гемоглобином крови (SpO_2) и частоту сердечных сокращений (ЧСС) – пульсоксиметром «Nonin 8500» (США), систолическое (САД) и диастолическое (ДАД) артериальное давление – тонометром «OMRON I-Q 142» (Япония). На торс обследуемого накладывали систему униполярных электродов для регистрации электрического поля сердца (ЭПС), на конечности – электроды для снятия ЭКГ в стандартных биполярных отведениях. Исследуемого усаживали в кресло, в котором он сидел в покое для адаптации к лабораторным условиям в течение 15 мин.

Затем у исследуемого проводили оценку на чувствительность к гипоксическому воздействию (ГВ). Испытуемому, сидящему в кресле, накладывали лицевую маску, присоединенную к мешку емкостью 250 л, в котором находилась гипоксическая газовая смесь с 12% содержанием кислорода, которую получали при помощи кислородного концентратора «Ktöber O_2 » (Германия), модифицированного согласно свидетельству на полезную модель № 24098 от 27 июля 2002 г. Данный режим ГВ не оказывает неблагоприятного воздействия на организм при кратковременной экспозиции и позволяет оценить чувствительность к гипоксии [1], поэтому он выбран в качестве гипоксического теста для определения резистентности организма испытуемых к гипоксии. Исследуемый дышал газовой смесью 15 мин, в течение которых у него регистрировали SpO_2 , ЧСС, АД, ЭКГ и ЭПС. Анализ результатов гипоксического теста проводили, сравнивая данные, полученные в исходном состоянии, в течение 15 мин воздействия гипоксией и 5 мин восстановления после снятия лицевой маски и дыхания атмосферным воздухом.

Начиная со следующего дня в течение 19 дней каждый исследуемый проходил ежедневную интервальную гипоксическую тренировку (ИГТ), которая состояла из интервального ГВ из мешка с дыхательной смесью с 10% содержанием кислорода.

Непрерывная экспозиция гипоксической газовой смесью с 10% содержанием кислорода в течение 20 мин приводит к значительным сдвигам в гомеостазе и существенному напряжению регуляторных механизмов организма, однако при интервальном воздействии оказывает более быстрое тренирующее действие [1], поэтому в нашем исследовании этот режим применялся интервально в виде циклов.

Первый день включал в себя 6 дыхательных циклов (один цикл – 5 мин дыхания гипоксической смесью и 2 мин дыхания атмосферным воздухом (нормоксия)), второй день – 8 циклов, с третьего по десятый день – 10 циклов. С 11-го по 19-й день тренировка состояла из 10 дыхательных циклов, в

одном цикле гипоксия – 5 мин, нормоксия – 1 мин. На 20-й день исследования снова проводили тест на чувствительность к гипоксии.

Исследование электрической активности сердца. Регистрацию потенциалов ЭПС методом синхронной многоканальной кардиоэлектротопографии при помощи автоматизированной установки проводили при гипоксическом тестировании – в покое, на каждой минуте ГВ и 5 мин восстановления после него. Система отведений состояла из 64 электродов, скрепленных по восемь электродов в восемь эластичных лент. На вентральной поверхности грудной клетки электроды располагали по левой и правой парастернальным и переднеподмышечным линиям (1–4-й ряды), на дорсальной – по паравертебральным и заднеподмышечным линиям (5–8-й ряды). Синхронно с 64 униполярными ЭКГ регистрировали биполярные ЭКГ в отведениях от конечностей. Анализ полученных данных проводили программой «Кардиоинформ» [19]. При анализе электрической активности желудочков сердца на ЭКГ во втором отведении от конечностей по трем сердечным кардиоциклам определяли средние длительности интервалов J-Tpeak_{II} и Tpeak-Tend_{II}, R-R_{II}, QT_{II}, по формуле Базетта вычисляли длительность скорректированного интервала QT (QTc).

Амплитудно-временные характеристики электрического поля сердца на поверхности тела в период реполяризации желудочков анализировали по эквипотенциальным моментным картам, отражающим электрическую активность сердца в каждый момент времени на развертке поверхности тела на плоскости прямоугольника, левая сторона которого соответствует вентральной, а правая – дорсальной поверхности тела (рис. 1).

ЭПС анализировали по наибольшим значениям положительного (максимума) и отрицательного (минимума) экстремумов кардиопотенциалов, времени достижения положительным и отрицательным экстремумами максимальной амплитуды относительно пика R_{II}. Построение эквипотенциальных карт производилось автоматической системой через каждые 0,25 мс. При анализе ЭПС мы определяли максимальные значения экстремумов за весь период, соответствующий на ЭКГ интервалу ST-T. В результатах представлены средние по группе исследуемых значения максимальных экстремумов, которые предварительно рассчитаны индивидуально в исходном состоянии, при гипоксическом тестировании (1, 3, 5, 7, 10, 12 и 15-я мин), и в период 5-минутного восстановления (1, 3 и 5-я мин).

Статистическую обработку данных и проверку их на нормальность распределения проводили с помощью StatSoft STATISTICA. Поскольку использование критерия Шапиро–Уилка показало, что полученные результаты подчиняются закону нормального распределения, то статистическую значимость различий оценивали *t*-критерием для двух зависимых выборок «до–после». Данные представлены в виде средней арифметической ± ошибка средней (M±m). Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

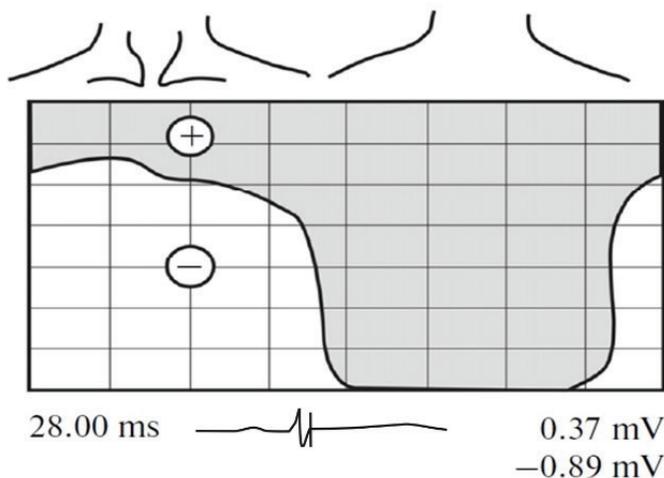


Рис. 1. Эквипотенциальная моментальная карта на поверхности грудной клетки у исследуемого Ветошкина Н.

Примечания: закрашена область положительных кардиопотенциалов. Знаки «+» и «-» обозначают положение максимума и минимума соответственно. Точки пересечения вертикальных и горизонтальных линий сетки на карте соответствуют локализации электродов на поверхности тела. Под каждой картой приведены ЭКГ_{II} с маркером времени относительно пика R_{II}, время (ms) и максимальные амплитуды (mV) экстремумов

[Fig. 1. Equipotential momentous map on the thorax surface of the surveyed Vetoshkin N. The area of positive potentials is darkened. Signs “+” and “-” denote the location of the positive and negative extrema, respectively. The vertical and horizontal lines of the grid intersect at the points correspond to the locations of the electrodes on the thorax surface. ECG_{II} with the time marker relative to the peak R_{II}, the time (ms) and the maximum amplitudes (mV) of the extrema are shown under each map]

Результаты исследования и обсуждение

Гемодинамические показатели и электрическая активность сердца обследованных людей в исходном состоянии, при гипоксическом воздействии и в период восстановления до курса ИГТ

Гемодинамические показатели

Сатурация кислорода гемоглобином крови в исходном состоянии у обследованных людей составила $98 \pm 1\%$, ЧСС – 75 ± 13 уд/мин, САД – 123 ± 6 мм рт. ст., ДАД – 76 ± 7 мм рт. ст.

С 1-й мин ГВ у обследуемых выявлена статистическая значимость различий ($p < 0,05$) SpO₂ и ЧСС относительно исходного уровня. Наименьшее значение SpO₂ ($77 \pm 9\%$) отмечено на 12-й минуте ГВ, максимального значения до 93 ± 8 уд/мин ЧСС достигала на 7-й мин ГВ. При ГВ САД и ДАД достигли максимального значения на 3-й мин воздействия, составив 128 ± 9 и 77 ± 7 мм рт. ст. соответственно.

К концу пятиминутного восстановительного периода уровень сатурации гемоглобина кислородом, величины САД и ДАД у обследованных людей возвращались к исходным значениям.

Электрическая активность сердца

Длительность R-R_{II} интервала в исходном состоянии у обследованных составила 838 ± 132 мс (рис. 2).

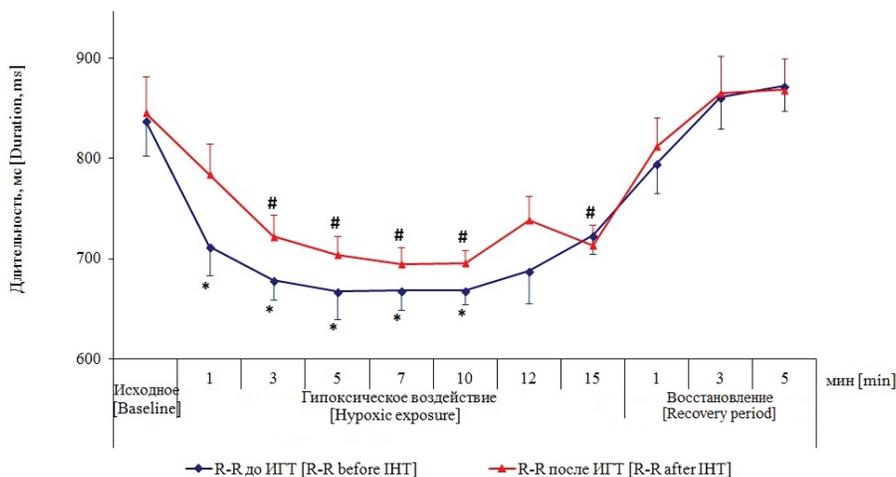


Рис. 2. Длительность интервала R-R на ЭКГ_{II} (мс) у обследованных людей в исходном состоянии, при гипоксическом воздействии, в период восстановления после воздействия до и после курса 19-дневных интервальных гипоксических тренировок (ИГТ). * – статистическая значимость различий ($p < 0,05$) R-R интервала по сравнению с исходным состоянием до ИГТ, # – статистическая значимость различий ($p < 0,05$) R-R интервала по сравнению с исходным состоянием после ИГТ. По оси ординат – «Длительность, мс»; по оси абсцисс – «Время, мин» [Fig. 2. Duration of the R-R interval (ms) on the ECG_{II} of the subjects in the baseline, during hypoxic exposure and recovery period before and after a 19-day interval hypoxic training (IHT). * differences of the R-R interval are statistically significant ($p < 0,05$) compared to the baseline before IHT, # - differences of the R-R interval are statistically significant ($p < 0,05$) compared to the baseline after IHT. On the Y axis - Duration of the R-R interval, ms; on the X axis -Time, min]

С 1-й по 10-ю мин ГВ происходило статистически значимое ($p < 0,05$) изменение длительности R-R_{II} интервала по сравнению с исходным уровнем. С 12-й мин и до конца ГВ происходило увеличение продолжительности интервала R-R_{II}. В период пятиминутного восстановления сохранялось незначительное увеличение продолжительности интервала R-R_{II} относительно исходного значения (см. рис. 2).

В исходном состоянии длительности интервалов QT_{II} и QTс_{II} у обследованных людей составили 355 ± 21 и 390 ± 20 мс соответственно. Продолжительность интервала QT_{II} на каждой минуте ГВ статистически значимо ($p < 0,05$) изменялась по сравнению с исходным состоянием, QTс – на 3-й мин

ГВ. При пятиминутной нормоксии после острой гипоксии длительности QT_{II} и QTc_{II} интервалов восстановились до исходных значений (рис. 3).

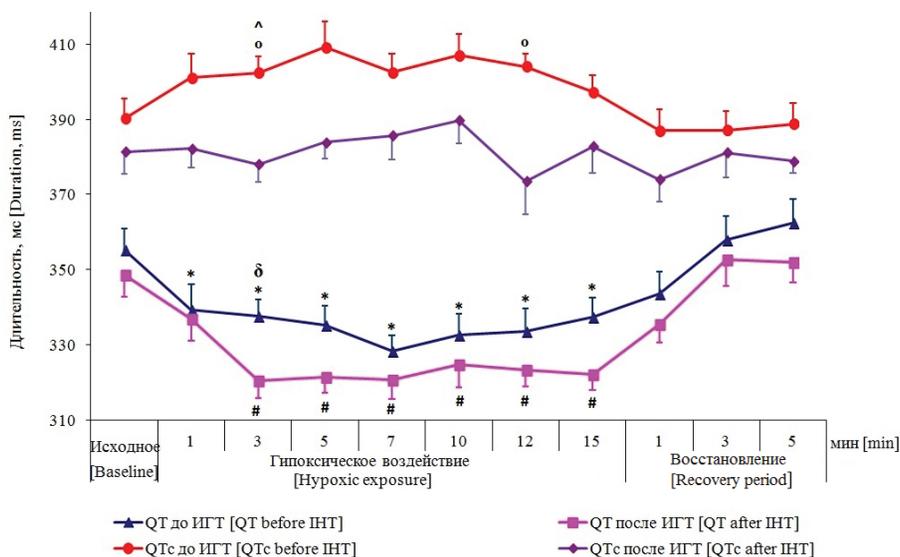


Рис. 3. Длительности интервалов QT и QTc (мс) на ЭКГ_{II} у обследованных людей в исходном состоянии, при гипоксическом воздействии, в период восстановления после воздействия до и после курса 19-дневных интервальных гипоксических тренировок (ИГТ). * – статистическая значимость различий (p<0,05) QT интервала по сравнению с исходным состоянием до ИГТ, # – статистическая значимость различий (p<0,05) QT интервала по сравнению с исходным состоянием после ИГТ, δ – статистическая значимость различий (p<0,05) между значениями QT до и после ИГТ, ^ – статистическая значимость различий (p<0,05) QTc интервала по сравнению с исходным состоянием до ИГТ, ° – статистическая значимость различий (p<0,05) между значениями QTc до и после ИГТ. По оси ординат – «Длительность, мс»; по оси абсцисс – «Время, мин»

[Fig. 3. Duration of the intervals QT and QTc (ms) on the ECG_{II} of the subjects in the baseline, during hypoxic exposure and recovery period before and after a 19-day interval hypoxic training (IHT). * differences of the QT interval are statistically significant (p<0.05) compared to the baseline before IHT, # differences of the QT interval are statistically significant (p<0.05) compared to the baseline after IHT, δ differences are statistically significant (p<0.05) between values QT before and after IHT, ^ differences of the QTc interval are statistically significant (p<0.05) compared to the baseline before IHT, ° differences are statistically significant (p<0.05) between values QTc before and after IHT. On the Y axis -Duration, ms; on the X axis-Time, min]

В исходном состоянии длительность интервала J-Треак_{II} составила 196 ± 14 мс. На каждой минуте ГВ и 1-й мин восстановления по сравнению с исходным состоянием происходило статистически значимое (p<0,05) укорочение интервала J-Треак_{II}. К концу восстановительного периода продолжительность J-Треак_{II} интервала достигла исходного уровня (рис. 4).

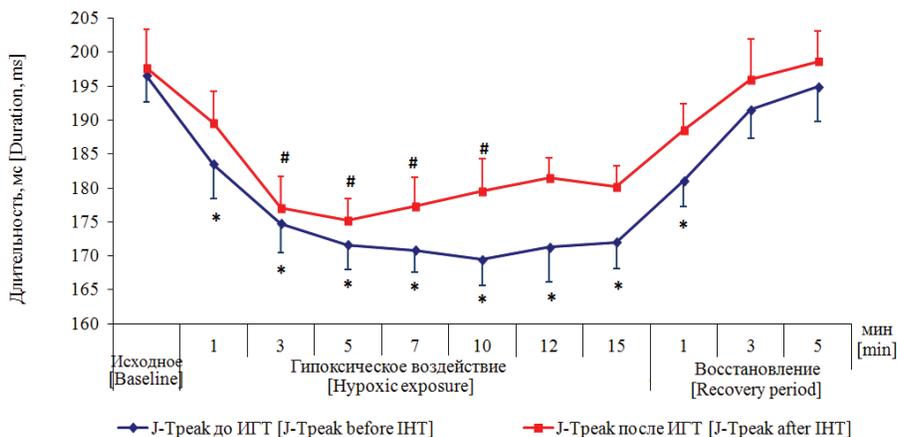


Рис. 4. Длительность интервала J-Tpeak на ЭКГ_{II} (мс) у обследованных людей в исходном состоянии, при гипоксическом воздействии и в период восстановления после воздействия до и после курса 19-дневных интервальных гипоксических тренировок (ИГТ). * – статистическая значимость различий ($p < 0,05$) J-Tpeak интервала по сравнению с исходным состоянием до ИГТ, # – статистическая значимость различий ($p < 0,05$) J-Tpeak интервала по сравнению с исходным состоянием после ИГТ. По оси ординат – «Длительность, мс»; по оси абсцисс – «Время, мин»

[Fig. 4. Duration of the J-Tpeak interval (ms) on the ECG_{II} of the subjects in the baseline, during hypoxic exposure and recovery period before and after a 19-day interval hypoxic training (IHT). *differences of the J-Tpeak interval are statistically significant ($p < 0.05$) compared to the baseline before IHT, # differences of the J-Tpeak interval are statistically significant ($p < 0.05$) compared to the baseline after IHT. On the Y axis -Duration, ms; on the X axis -Time, min]

Длительность интервала Треак-Tend_{II} в исходном состоянии у обследованных составила 79 ± 11 мс. При ГВ происходило укорочение интервала Треак-Tend_{II} относительно исходного состояния, отмечена статистическая значимость различий ($p < 0,05$) в течение всего ГВ и на 3-й мин восстановительного периода (рис. 5).

Амплитудные характеристики ЭПС

В исходном состоянии максимальная амплитуда положительного экстремума составила от 0,42 до 1,05 мВ, отрицательного экстремума – от 0,38 до 0,97 мВ (таблица).

При ГВ максимальные величины положительного и отрицательного экстремумов электрического поля сердца незначительно уменьшились, но существенно не различались от показателей в исходном состоянии, при нормоксии эти показатели восстановились до исходного уровня.

Временные характеристики ЭПС

В исходном состоянии время достижения максимального значения положительным экстремумом в период реполяризации желудочков составляло от 194,3 до 250,5 мс, отрицательным экстремумом – от 208,3 до 280,3 мс (см. таблицу).

Амплитудно-временные характеристики электрического поля сердца у обследованных людей (n=14) в исходном состоянии, при гипоксическом воздействии и в период восстановления до и после курса 19-дневных интервальных гипоксических тренировок (ИГТ), M±m [Amplitude-temporal characteristics of the heart's electrical field in the subjects (n=14) in the baseline, during hypoxic exposure and recovery period before and after a 19-day interval hypoxic training (ИГТ), M±m]

Параметры электрического поля сердца [Parameters of the heart's electrical field]	Период исследования [Period of the research]	Исходное состояние [Baseline]	Гипоксическое воздействие [Hypoxic exposure], min					Восстановление [Recovery period], min		
			1	7	10	15	1	3	5	
Амплитуда максимума, мВ [Amplitude of the maximum, mV]	До ИГТ [Before ИГТ]	0,76 ± 0,06	0,67 ± 0,07	0,74 ± 0,06	0,76 ± 0,06	0,80 ± 0,05	0,78 ± 0,05	0,76 ± 0,05		
	После ИГТ [After ИГТ]	0,75 ± 0,05	0,76 ± 0,05	0,59 ± 0,06	0,68 ± 0,06	0,66 ± 0,05	0,62 ± 0,07	0,57 ± 0,06*		
Амплитуда минимума, мВ [Amplitude of the minimum, mV]	До ИГТ [Before ИГТ]	-0,31 ± 0,03	-0,25 ± 0,03	-0,31 ± 0,04	-0,30 ± 0,03	-0,32 ± 0,03	-0,32 ± 0,03	-0,31 ± 0,03		
	После ИГТ [After ИГТ]	-0,29 ± 0,02	-0,26 ± 0,01*	-0,25 ± 0,01*	-0,23 ± 0,01*	-0,23 ± 0,02*	-0,24 ± 0,02	-0,25 ± 0,02*		
Время максимума, мс [Time of the maximum, ms]	До ИГТ [Before ИГТ]	226,3 ± 4,3	203,4 ± 3,3*°	202,6 ± 3,3*	207,6 ± 3,6*	214,7 ± 4,0*	228,7 ± 5,2	237,3 ± 6,0*		
	После ИГТ [After ИГТ]	233,7 ± 5,8	215,1 ± 3,9*	216,2 ± 4,4*	218,4 ± 4,3*	224,8 ± 5,3*	246,6 ± 6,6*	243,0 ± 5,9*		
Время минимума, мс [Time of the minimum, ms]	До ИГТ [Before ИГТ]	240,0 ± 5,9	207,2 ± 6,6*	206,3 ± 4,9*°	212,6 ± 5,6*	223,5 ± 5,3	235,1 ± 7,1	243,8 ± 6,1		
	После ИГТ [After ИГТ]	244,0 ± 6,2	218,5 ± 4,1*	225,3 ± 3,0*	217,7 ± 2,8*	226,8 ± 6,3	244,6 ± 6,9	247,4 ± 4,4		

Примечание. * – статистическая значимость различий (p<0,05) по сравнению с исходным состоянием, ° – статистическая значимость различий (p<0,05) между значениями до и после 19-дневных интервальных гипоксических тренировок (ИГТ).

[Note. * Differences are statistically significant (p<0.05) compared to the baseline, ° differences are statistically significant (p<0.05) between values before and after a 19-day interval hypoxic training (ИГТ)].

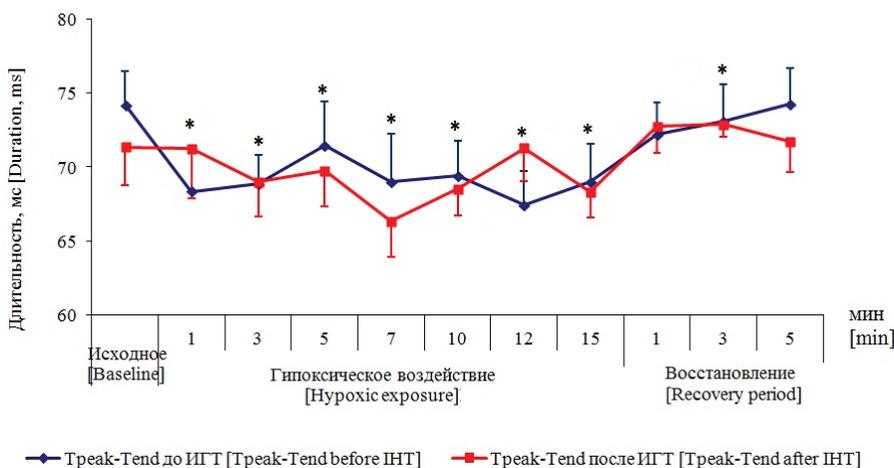


Рис. 5. Длительность интервала Тpeak-Tend на ЭКГ_{II} (мс) у обследованных в исходном состоянии, при гипоксическом воздействии и в период восстановления после воздействия до и после курса 19-дневных ИГТ. * – статистическая значимость различий ($p < 0,05$) Тpeak-Tend интервала по сравнению с исходным состоянием до ИГТ. По оси ординат – «Длительность, мс»; по оси абсцисс – «Время, мин» [Fig. 5. Duration of the Tpeak-Tend interval (ms) on the ECG_{II} of the subjects in the baseline, during hypoxic exposure and recovery period before and after a 19-day interval hypoxic training (IHT). * differences of the Tpeak-Tend interval are statistically significant ($p < 0.05$) compared to the baseline before IHT. On the Y axis-Duration, ms; on the X axis-Time, min]

На каждой минуте ГВ у обследованных людей время достижения обоими экстремумами ЭПС максимальных значений меньше, чем в исходном состоянии ($p < 0,05$). Наибольшее уменьшение времени достижения обоими экстремумами ЭПС максимума отмечено на 10-й мин ГВ. В восстановительный период время максимального значения положительным экстремумом достигло исходного уровня.

Гемодинамические показатели и электрическая активность сердца обследованных людей в исходном состоянии, при гипоксическом воздействии и в период восстановления после курса ИГТ

Гемодинамические показатели

В исходном состоянии после курса ИГТ показатели сатурации кислорода гемоглобином крови, ЧСС, САД и ДАД не имели статистически значимых различий с таковыми показателями до ИГТ.

При проведении гипоксического теста максимальных значений ЧСС до курса ИГТ достигала 93 ± 8 уд/мин на 7-й мин ГВ, тогда как после ИГТ максимально увеличивалась до 87 ± 8 уд/мин на 4-й мин ГВ. Снижение показателей сатурации гемоглобином крови до и после ИГТ в соответствующие минуты ГВ статистически значимо не различалось.

В период нормоксии после ГВ ЧСС восстановилась до исходных значений как до, так и после ИГТ, а значения SpO_2 у обследованных людей по-

сле курса ИГТ восстановились к исходным показателям, тогда как до курса ИГТ – нет.

После курса ИГТ при ГВ и в восстановительный период значения САД незначительно превышали, а ДАД статистически значимо различались ($p < 0,05$) со значениями до ИГТ.

Электрическая активность сердца

Длительности интервалов QT_{II} и QTc_{II} в исходном состоянии у обследованных людей составили 349 ± 22 и 381 ± 22 мс, соответственно (см. рис. 2). Статистическая значимость различий ($p < 0,05$) между значениями длительности QT_{II} интервала до и после ИГТ отмечена на 3-й мин ГВ, интервала QTc_{II} – на 3-й и 12-й мин ГВ. Продолжительность интервала QT_{II} , QTc_{II} в исходном состоянии, при ГВ и в период восстановления до ИГТ больше, чем после курса ИГТ.

В исходном состоянии длительность $R-R_{II}$ интервала составила 845 ± 136 мс (см. рис. 3). После курса ИГТ продолжительность интервала $R-R_{II}$ в исходном состоянии, при ГВ и в период восстановления больше, чем до ИГТ. С 3-й по 10-ю и на 15-й мин ГВ после ИГТ отмечена статистическая значимость различий ($p < 0,05$) длительности интервала $R-R_{II}$ по сравнению с исходным состоянием.

Длительность $J-Treak_{II}$ интервала в исходном состоянии составила 197 ± 21 мс (см. рис. 4). До и после курса ИГТ в течение ГВ наблюдалось укорочение интервала $J-Treak_{II}$. Статистическая значимость различий ($p < 0,05$) продолжительности интервала $J-Treak_{II}$ выявлена с 3-й по 10-ю мин острой нормобарической гипоксии после курса ИГТ. Продолжительность интервала $J-Treak_{II}$ в исходном состоянии, при ГВ и в период восстановления до ИГТ меньше, чем после курса ИГТ.

В исходном состоянии длительность интервала $Treak-Tend_{II}$ у обследованных людей составила 71 ± 10 мс (см. рис. 5). Как до, так и после ИГТ происходило укорочение интервала $Treak-Tend_{II}$ при ГВ.

Амплитудные характеристики ЭПС

В исходном состоянии после курса ИГТ амплитуды максимума и минимума незначительно отличались от значений до ИГТ (см. таблицу).

В течение ГВ до и после курса ИГТ выявлено незначительное уменьшение максимальной амплитуды положительного экстремума, амплитуда минимума после ИГТ значимо уменьшилась после 7-й мин воздействия по сравнению с исходным уровнем.

Временные характеристики ЭПС

После курса ИГТ в исходном состоянии время достижения максимального значения положительным и отрицательным экстремумами в период реполяризации желудочков незначительно было больше, чем до ИГТ (см. таблицу).

В течение ГВ выявлена статистическая значимость различий ($p < 0,05$) времени достижения максимального значения положительного и отрицательного экстремумов ЭПС относительно исходного состояния. В период

нормоксии после ГВ время максимума и минимума не восстановилось до исходного состояния.

До ИГТ наибольшее уменьшение времени достижения обоими экстремумами ЭПС максимальных значений отметили на 10-й мин ГВ, после ИГТ положительный экстремум максимально уменьшился раньше – на 7-й мин ГВ, отрицательный – позже, к 15-й мин. Статистическая значимость различий ($p < 0,05$) времени достижения максимального значения положительным экстремумом до и после ИГТ отмечена на 7-й мин ГВ, отрицательным экстремумом – на 1-й и 10-й мин ГВ.

Полученные результаты по АД, ЧСС и SpO_2 в ранее проведенных исследованиях гемодинамики человека при острых и прерывистых гипоксических воздействиях [22, 27, 28], у обследованных нами людей при ГВ до и после ИГТ позволяют сделать вывод о формировании за период интервальных гипоксических воздействий благоприятного адаптивного ответа организма (после ИГТ увеличение ЧСС, САД и уменьшение SpO_2 стало менее выраженным по сравнению с исходным состоянием).

Анализ амплитудно-временных характеристик ЭПС на поверхности грудной клетки обследованных людей показал, что при острой нормобарической гипоксии до и после курса ИГТ в период реполяризации желудочков сердца происходили изменения динамики максимальной амплитуды положительного и отрицательного экстремумов и времени достижения ими наибольшего значения.

Кардиоэлектрические потенциалы разных отделов и слоев сердца формируют единое электрическое поле сердца, регистрируемое системой отведений в виде ЭКГ. Изменение амплитудных, временных и пространственных характеристик электрического поля сердца отражает функциональные сдвиги в его работе, что ранее показано в исследованиях на животных и человеке [14, 17]. При изучении реполяризации желудочков сердца особое внимание уделяют исследованию амплитудно-временных характеристик экстремумов ЭПС, что дает представление о процессе восстановления возбудимости миокарда при различных физиологических состояниях или внешних воздействиях [14, 20]. В нашем исследовании выявлено, что при воздействии кратковременной острой нормобарической гипоксии большей частью меняются не амплитудные, а временные характеристики экстремумов ЭПС. На ЭКГ_{II} показано изменение общей длительности процесса реполяризации желудочков, при этом менялась продолжительность интервалов J-Tpeak и Tpeak-Tend как до, так и после ИГТ. Анализ ЭПС при общем укорочении периода реполяризации желудочков при ГВ позволил выявить уменьшение времени достижения экстремумами максимальной амплитуды, при этом после ИГТ по сравнению с исходным состоянием укорочение времени было меньше, чем до ИГТ.

В состоянии покоя в период реполяризации желудочков зона положительных кардиопотенциалов на поверхности торса человека расположена на

вентральной стороне тела, от зоны ключиц до нижнего края грудной клетки и нижней трети лево- и праволатеральных сторон [20]. Исследование процесса восстановления возбудимости левого и правого желудочков человеческого сердца и соотнесение распределения внутрисердечных потенциалов с потенциалами ЭКГ на поверхности грудной клетки показали, что к моменту вершины Т-волны полностью реполяризуется правый желудочек, а вся масса миокарда левого – только к окончанию Т-волны [18]. В период реполяризации желудочков положительные кардиопотенциалы на поверхности тела отображают преимущественно положительно заряженные области нижней части межжелудочковой перегородки, заднедиафрагмального и верхушечного сегментов левого желудочка [10].

Не существует четкого соотношения временных характеристик экстремумов и длительности потенциала действия кардиомиоцитов разных областей и слоев сердца, однако есть предположение, что изменение времени достижения экстремумами максимальных значений при сохранении общей длительности процесса восстановления возбудимости указывает на изменение внутренней структуры реполяризации в сердце [20].

Различие длительностей фаз потенциала действия кардиомиоцитов разных структур сердца лежит в основе понятия дисперсии реполяризации, которая имеет свои границы для различных физиологических состояний [13]. Моделирование позволило выявить корреляцию реполяризации кардиомиоцитов субэпикарда с интервалом J-Tpeak на ЭКГ, увеличение длительности Tpeak-Tend соответствует трансмуральной дисперсии реполяризации желудочков сердца [21]. Реполяризация правого желудочка отражается преимущественно изменением амплитуды и морфологии Т-волны на ЭКГ в отведениях V_1-V_3 , восстановление возбудимости левого желудочка соотносится с изменениями ЭКГ в отведениях V_5-V_6 [18].

Отрицательный экстремум на ЭПС человека в норме достигает своего максимума на нисходящей фазе Т-волны [20]. Выявленное в нашем исследовании при гипоксическом воздействии уменьшение времени достижения максимальным отрицательным экстремумом у обследованных лиц на фоне укорочения интервала Tpeak-Tend может косвенно указывать на изменение трансмурального градиента реполяризации и его уменьшение после курса интервальных тренировок.

Основные изменения электрической активности сердца при недостатке кислорода обусловлены молекулярными механизмами формирования потенциала действия кардиомиоцитов, а также скоростью его изменения на продолжающееся действие стресс-фактора. Уменьшение молекулярного кислорода в крови угнетает процессы митохондриального аэробного дыхания, в результате снижается образование АТФ и активность зависимых от нее мембранных каналов, работа которых и образует потенциал действия клеток сердечной мышцы [22, 23].

Изменение физиологического состояния организма (физическая работа, умственное напряжение и т.д.) ведет к укорочению QT-интервала, тогда как

удлинение его при стресс-воздействии свидетельствует о функциональных нарушениях [24]. Изменение продолжительности QT-интервала при остром гипоксическом воздействии не имеет четкой связи с изменением продолжительности интервала R-R, а выраженность укорочения длительности QT высоко коррелирует с величиной падения сатурации кислорода гемоглобином крови [25]. В острых экспериментах на животных показано, что гипоксия приводит к возникновению гиперкалиемии [7], которая вызывает укорочение QT-интервала [26].

Анализ изменений показателей АД, ЧСС и SpO₂ на острую гипоксию после курса ИГТ позволяет сделать вывод о формировании адаптивного ответа сердечно-сосудистой системы обследованных людей к гипоксическому стимулу. После интервальных гипоксических тренировок в ответ на острое нормобарическое гипоксическое воздействие сохраняются изменения длительности фаз ранней и поздней реполяризации желудочков сердца (интервалов J-Tpeak и Tpeak-Tend соответственно) на ЭКГ в стандартных отведениях, т.е. не выявлено положительного эффекта прерывистой гипоксии на процесс восстановления возбудимости желудочков сердца. Анализ временных характеристик ЭПС на поверхности тела обследованных людей, прошедших курс интервальных гипоксических тренировок, позволил выявить значимое изменение времени достижения экстремумами своего максимального значения в период реполяризации желудочков сердца до и после ИГТ на воздействие гипоксического теста, что свидетельствует о начальной адаптации сердца к недостатку кислорода, и может быть использовано в качестве диагностического маркера.

Заключение

Острое гипоксическое нормобарическое 15-минутное воздействие у обследованных людей приводило к статистически значимым различиям в длительности интервалов J-Tpeak_{II}, Tpeak-Tend_{II}, QT_{II}, QTc_{II} на ЭКГ по сравнению с исходным состоянием, после курса интервальной гипоксической тренировки статистически значимые различия в длительности интервалов сохранялись. При воздействии острой гипоксии до и после курса интервальных гипоксических воздействий время достижения положительным и отрицательным экстремумами максимальной амплитуды статистически значимо сокращалось, однако после интервальных тренировок в период восстановления атмосферным воздухом амплитуды экстремумов возвращались к исходным величинам значимо быстрее. Использование множественной регистрации кардиоэлектрических потенциалов со всей поверхности грудной клетки человека впервые позволило установить начальные изменения реполяризации желудочков сердца в гипоксических условиях после тренировочного эффекта интервальных воздействий, не выявленные при применении традиционной электрокардиографии.

Литература

1. Горанчук В.В., Сапова Н.И., Иванов А.О. Гипокситерапия. СПб. : Элби – СПб, 2003. 536 с.
2. Лишманов Ю.Б., Нарыжная Н.В., Цибульников С.Ю., Wang H., Маслов Л.Н. Роль АТФ-зависимых K⁺ каналов в инфарктулимитирующем действии хронической непрерывной нормобарической гипоксии // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2017. Т. 163, № 1. С. 28–31.
3. Roach R.C., Wagner P.D., Hackett P.H. Hypoxia and circulation. Springer, 2007. PP. 1–346.
4. Verges S., Chacaroun S., Godin-Ribuot D., Baillieux S. Hypoxic conditioning as a new therapeutic modality // *Frontiers in Pediatrics*. 2015. Vol. 3. PP. 1–14. doi: 10.3389/fped.2015.00058
5. McLean B.D., Gore C.J., Kemp J. Application of 'live low-train high' for enhancing normoxic exercise performance in team sport athletes // *Sports Med*. 2014. Vol. 44, № 9. PP. 1275–1287. doi: 10.1007/s40279-014-0204-8
6. Колчинская А.З. Интервальная гипоксическая тренировка в спорте высших достижений // *Спортивная медицина*. 2008. № 1. С. 9–24.
7. Лукьянова Л.Д., Ушаков И.Б. Проблемы гипоксии: молекулярные, физиологические и медицинские аспекты. М. : Истоки, 2004. 590 с.
8. Nouette-Gaulain K., Malgat M., Rocher C., Savineau J., Marthan R., Mazat J., Sztark F. Time course of differential mitochondrial energy metabolism adaptation to chronic hypoxia in right and left ventricles // *Cardiovascular Research*. 2005. Vol. 66, №1. PP. 132–140. doi: 10.1016/j.cardiores.2004.12.023
9. Балькин М.В., Сагидова С.А., Жарков А.С., Айзятуллова Е.Д., Павлов Д.А., Антипов И.В. Влияние прерывистой гипобарической гипоксии на экспрессию hif-1 α и морфофункциональные изменения в миокарде // *Ульяновский медико-биологический журнал*. 2017. № 2. С. 125–134. doi: 10.23648/UMBJ.2017.26.6227
10. Струтынский А.В., Каллаева А.Н., Банзелюк Е.Н., Газиева П.А., Глазунов А.Б., Баранов А.П., Тришина В.В., Голубев Ю.Ю., Голубева Г.Ю. Влияние длительной терапии лизиноприлом и карведилолом на процесс ишемического ремоделирования левого желудочка у больных, перенесших нестабильную стенокардию покоя // *Сердечная недостаточность*. 2015. Т. 16, № 4. С. 224–233. doi: 10.18087/rhjf.2015.4.2099
11. Полякова И.П., Феофанова Т.Б., Богданов А.Р., Дербенева С.А. Ранняя неинвазивная диагностика ишемической болезни сердца у пациента с метаболическим синдромом, морбидным ожирением и сопутствующими нарушениями внутрижелудочкового проведения // *Креативная кардиология*. 2015. № 1. С. 70–79. doi: 10.15275/kreatkard.2015.01.08
12. Wissner E., Revishvili A., Metzner A., Tsyganov A., Kalinin V., Lomes C., Saguner A.M., Maurer T., Deiss S., Sopov O., Labarkava E., Chmelevsky M., Kuck KH. Noninvasive epicardial and endocardial mapping of premature ventricular contractions // *EUROPACE*. 2017. Vol. 19, №. 5. PP. 843–849. doi: 10.1093/europace/euw103
13. Electrical diseases of the heart / I. Gussak, C. Antzelevitch Eds. 2nd edition. Springer Verlag London Limited, 2013. 661 p.
14. Рощевская И.М. Кардиоэлектрическое поле теплокровных животных и человека. СПб. : Наука, 2008. 250 с.
15. Магомедова С.М., Сопов О.В., Ломидзе Н.Н., Котанова Е.С. Применение неинвазивного поверхностного ЭКГ-картирования при сердечной ресинхронизирующей терапии // *Вестник аритмологии*. 2016. № 83. С. 64–66.
16. Tsyganov A., Wissner E., Metzner A., Mironovich S., Chaykovskaya M., Kalinin V., Chmelevsky M., Lemes C., Kuck KH. Mapping of ventricular arrhythmias using a

- novel noninvasive epicardial and endocardial electrophysiology system // Journal of Electrocardiology. 2018. Vol. 51, № 1. PP. 92–98. doi: [10.1016/j.jelectrocard.2017.07.018](https://doi.org/10.1016/j.jelectrocard.2017.07.018)
17. Bond R., Finlay D., Nugent C., Moore G., Guldenring D. Methods for presenting and visualising electrocardiographic data: From temporal signals to spatial imaging // Journal of Electrocardiology. 2013. Vol. 46, № 3. PP. 182–196. doi: [10.1016/j.jelectrocard.2013.01.008](https://doi.org/10.1016/j.jelectrocard.2013.01.008)
 18. Srinivasan N., Orini M., Providencia R., Simon R., Lowe M., Segal O.R., Chow A.W., Schilling R.J., Hunter R.J., Taggart P., Lambiase P.D. Differences in the upslope of the precordial body surface ECG T wave reflect right to left dispersion of repolarization in the intact human heart // Heart Rhythm. 2019. Vol. 16, № 6. PP. 943–951. doi: [10.1016/j.hrthm.2018.12.006](https://doi.org/10.1016/j.hrthm.2018.12.006)
 19. Рощевский М.П., Артеева Н.В., Коломеец Н.Л., Антонова Н.А., Камбалов М.Ю., Шмаков Д.Н., Рощевская И.М. Система «КАРДИОИНФОРМ» для визуализации и анализа кардиологического поля // Медицинский академический журнал. 2005. Т. 5, № 3. С. 74–79.
 20. De Ambroggi L., Corlan A.D. Body Surface Potential Mapping // Comprehensive Electrocardiology. Springer Verlag. London Limited, 2011. Vol. 3. PP. 1375–1415.
 21. Lux R.L. Basis and ECG Measurement of Global Ventricular Repolarization // Journal of Electrocardiology. 2017. Vol. 50, № 6. PP. 792–797.
 22. Хитров Н.К., Пауков В.С. Адаптация сердца к гипоксии. М. : Медицина, 1991. 240 с.
 23. Гришин О.В., Басалаева С.В., Устюжанинова Н.В., Уманцева Н.Д., Гладырь С.Н. Реакции внешнего дыхания и интенсивность энергетического обмена у не адаптированных к гипоксии людей в условиях нарастающей гипоксии // Бюллетень физиологии и патологии дыхания. 2014. Вып. 51. С. 8–14.
 24. Макаров Л.М., Чупрова С.Н., Киселева И.И. Сравнение способов измерения интервала Q–Т и их клиническое значение // Кардиология. 2004. № 5. С. 71–73.
 25. Roche F., Reynaud C., Pichot V., Duverney D., Costes F., Garet M., Gaspoz J.M., Barthélémy J.C. Effect of Acute Hypoxia on QT Rate Dependence and Corrected QT Interval in Healthy Subjects // The American Journal of Cardiology. 2003. Vol. 91, № 7A. PP. 916–919.
 26. Айдаргалиева Н.Е., Махмудова А.К., Куралова М.Б., Аманов А.Т., Шерияздан Ж.С. Гиперкалиемия в клинической практике и ее лечение // Вестник Казахского национального медицинского университета. 2016. № 4. С. 76–80.

*Поступила в редакцию 09.03.2019 г.; повторно 24.06.2019 г.;
принята 07.11.2019 г.; опубликована 27.12.2019 г.*

Авторский коллектив:

Заменина Елена Всеволодовна – м.н.с. Отдела сравнительной кардиологии, Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук» (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3438-6365>

E-mail: e.mateva@mail.ru

Пантелева Наталья Ивановна – канд. биол. наук, н.с. Отдела сравнительной кардиологии Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук» (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5802-3753>

E-mail: bdr13@mail.ru

Рощевская Ирина Михайловна – член-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор, г.н.с. Сыктывкарского государственного университета им. Питирима Сорокина (Россия, 167001, Сыктывкар, Октябрьский пр-т, 55); г.н.с. Научно-исследовательского института фармакологии имени В.В. Закусова (Россия, 125315, г. Москва, ул. Балтийская, 8).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6108-1444>

E-mail: compcard@mail.ru

For citation: Zamenina EV, Panteleeva NI, Roshchevskaya IM. The electrical activity of the human heart during ventricular repolarization under acute normobaric hypoxia before and after interval hypoxic training. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:115-134. doi: 10.17223/19988591/47/6 In Russian, English Summary

Elena V. Zamenina¹, Natalya I. Panteleeva¹, Irina M. Roshchevskaya^{2,3}

¹ Federal Research Centre "Komi Science Centre", Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation

² Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russian Federation

³ Research Zakusov Institute of Pharmacology, Moscow, Russian Federation

The electrical activity of the human heart during ventricular repolarization under acute normobaric hypoxia before and after interval hypoxic training

Morphological and functional differences in the heart, which have not resulted from a pathological process, do not cause specific changes in the traditional ECG, widely used for determining various functional disorders in the myocardium. The Body Surface Potential Mapping method (BSPM), known as noninvasive multichannel synchronous recording of electrical potentials of the heart on the thoracic surface from multiple unipolar leads, is a more informative method for studying the functional state of the heart, which makes it possible to obtain more data on the electrical processes in the myocardium compared to the standard electrocardiography. The aim of this research was to investigate the electrical activity of the human heart by the method of BSPM during the period of ventricular repolarization with acute normobaric hypoxia before and after a course of interval hypoxic training. The study population consisted of 14 practically healthy young men (19.7 ± 1.0 years, weight 74.4 ± 9.8 kg, height 177.2 ± 6.4 cm). All subjects gave information consent to participate in this study; the protocol of the study was approved by the Bioethics Committee of the Vil'gort Scientific Experimental Biological Station, Branch of the Federal Research Centre "Komi Science Centre", Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Syktyvkar, Russia). We studied the heart's electrical activity in young men using traditional and multiple electrocardiography during the ventricle repolarization period of the heart to the acute normobaric hypoxia (gas mixture contains 12% of O₂) before and after a 19-day interval hypoxic training. BSPM with 64 unipolar leads covering the thorax was performed. Limb lead II was used as a reference. The electrodes located in the intercostal space on the torso with 3-5 cm distance were used. The electrodes were attached to 8 flexible strips each containing 8 electrodes. BSPM was recorded in the supine position at rest. We analyzed the amplitude characteristics of the positive and negative extrema (the amplitude of the maximum and the amplitude of the minimum, respectively) and the time they reach the maximum amplitudes at the period of the ventricular repolarization (the maximum time and the minimum time, respectively) (See Fig. 1). In the initial state, at each minute of the acute hypoxia and the recovery period - normoxia (5 min) the heart rate (HR) and hemoglobin saturation (SpO₂) were measured in each subject by an oximeter (Nonin Medical Inc., USA). Systolic and diastolic blood pressure was registered by an automatic tonometer (OMRON, Japan). At each minute of the study, unipolar ECG from 64 electrodes located on the thorax surface was recorded. In limb lead II of ECG, the QT_{II}, R-R_{II}, J-Tpeak_{II} and Tpeak-Tend_{II} intervals were determined, the corrected QT interval (QTc) was calculated using the Bazett formula. The course of interval hypoxic training (IHT) consisted of 19 days of breathing with a hypoxic mixture with 10% oxygen content in the intermittent mode. The first day included 6 cycles (one cycle - 5 minutes of breathing with a hypoxic

mixture and 2 minutes of breathing with atmospheric air (normoxia)), the second day - 8 cycles, from the third to the tenth day - 10 cycles. From 11 to 19 days, the training consisted of 10 cycles and normoxia was 1 minute. The normality of the distribution of values was determined by the Shapiro-Wilk test; the results are represented as mean values and their standard deviations ($M \pm m$). Statistical examinations were performed using the paired Student's *t*-test. The differences were considered significant at $p < 0.05$.

In this research, we revealed that hemodynamic parameters under the hypoxic influence demonstrated favorable training effect of the interval exposures on the subjects. According to the results of the analysis of hemodynamic parameters, we showed that hemoglobin oxygen saturation, heart rate, and systolic and diastolic blood pressure did not statistically differ with the same data in the initial state after the course of interval hypoxic training. In comparison with the ECG in standard leads, statistically significant changes in the temporal dynamics (before and after interval exposures) of the extrema were detected on the heart electric field (See Fig. 2 and 3). During acute normobaric hypoxia, the changes of the ventricles repolarization on the ECG limb leads were revealed: the shortening of the corrected QT interval corresponded to the decrease in durations of J-T_{peak} and T_{peak}-T_{end} intervals, the severity of correlation changed with hypoxia duration (See Fig. 4 and 5); the time required to reach maximum extrema values was shorter; the changes of temporal dynamic of the negative extremum was shown. In the initial state after the course of interval hypoxic training, the amplitudes of the maximum and the minimum differed insignificantly from the values before the interval hypoxic training. During acute hypoxia before and after the course of interval hypoxic training, a decrease in the maximum amplitude of the positive extremum was revealed. During hypoxic exposure before the course of interval hypoxic training, the maximum values of the positive and negative extrema of the heart's electrical field did not significantly differ from those in the initial state. After hypoxic training, when exposed to acute hypoxia, the amplitude maximum and minimum decreased significantly ($p < 0.05$). After interval training under the exposure of acute hypoxia in the subjects in the period corresponding to the ST-T interval, we revealed changes in the temporal parameters of the ECG in the limb leads and of the extrema of the heart's electrical field on the torso surface in comparison with the initial state. The changes in amplitude-temporal characteristics of the extrema of the heart's electrical field were revealed using the BSPM method, that was the result of the structural changes of ventricular repolarization of the heart of the subjects (See Table). Thus, using the BSPM method during acute hypoxia after the intermittent hypoxic training we identified the initial changes in the electrical activity of the heart which were not detected using traditional methods of studying cardiac electrophysiology.

The paper contains 5 Figures, 1 Table and 26 References.

Keywords: electrocardiography; heart; hypoxia; repolarization; intermittent hypoxic exposure.

This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research and Komi Republic (Project No 20-415-110002 p_a).

The authors declare no conflict of interest.

References

1. Goranchuk VV, Sapova NI, Ivanov AO. Gipoksiterapiya [Hypoxytherapy]. St. Petersburg: Elbi-Spb; 2003. 536 p. In Russian
2. Lishmanov YB, Naryzhnaya NV, Tsibul'nikov SY, Maslov LN, Wang H. role of atp-sensitive k⁺ channels in myocardial infarct size-limiting effect of chronic continuous normobaric

- hypoxia. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 2017;163(1):22-24. doi: [10.1007/s10517-017-3728-8](https://doi.org/10.1007/s10517-017-3728-8)
3. *Hypoxia and circulation*. In: *Advances in Experimental Medicine and Biology*. Vol. 618. Roach RC, Wagner PD and Hackett PH, editors. Springer US Publ.; 2007. 348 p. doi: [10.1007/978-0-387-75434-5](https://doi.org/10.1007/978-0-387-75434-5)
 4. Verges S, Chacaroun S, Godin-Ribuot D, Baillieul S. Hypoxic conditioning as a new therapeutic modality. *Frontiers in Pediatrics*. 2015;3:1-14. doi: [10.3389/fped.2015.00058](https://doi.org/10.3389/fped.2015.00058)
 5. McLean BD, Gore CJ, Kemp J. Application of 'live low-train high' for enhancing normoxic exercise performance in team sport athletes. *Sports Med*. 2014;44(9):1275-1287. doi: [10.1007/s40279-014-0204-8](https://doi.org/10.1007/s40279-014-0204-8)
 6. Kolchinskaya AZ. Interval'naya gipoksicheskaya trenirovka v sporte vysshikh dostizheniy [Interval hypoxic training in high performance sports]. *Sportivnaya meditsina*. 2008;1:9-24. In Russian
 7. Lukyanova LD, Ushakov IB. Problemy gipoksii: molekulyarnye, fiziologicheskie i medicinskie aspekty [Problems of hypoxia: Molecular, physiological and medical aspects]. Moscow: Istoki Publ.; 2004. 590 p. In Russian
 8. Nouette-Gaulain K, Malgat M, Rocher C, Savineau J, Marthan R, Mazat J, Sztark F. Time course of differential mitochondrial energy metabolism adaptation to chronic hypoxia in right and left ventricles. *Cardiovascular Research*. 2005;66:132-140. doi: [10.1016/j.cardiores.2004.12.023](https://doi.org/10.1016/j.cardiores.2004.12.023)
 9. Balykin MV, Sagidova SA, Zharkov AS, Azyyatulova ED, Pavlov DA, Antipov IV. Effect of intermittent hypobaric hypoxia on hif-1 α expression and morphofunctional changes in the myocardium. *Ulyanovsk Medical Biological Journal*. 2017;2:125-134. doi: [10.23648/UMBJ.2017.26.6227](https://doi.org/10.23648/UMBJ.2017.26.6227) In Russian
 10. Strutynsky AV, Kallaeva AN, Banzelyuk EN, Gazieva PA, Glazunov AB, Baranov AP, Trishina VV, Golubev YuYu, Golubeva GYU. Effect of long-term treatment with Lisinopril and Carvedilol on patients after unstable angina at rest. *Russian Heart Failure Journal*. 2015;16(4):224-233. doi: [10.18087/rhfj.2015.4.2099](https://doi.org/10.18087/rhfj.2015.4.2099) In Russian
 11. Polyakova IP, Feofanova TB, Bogdanov AR, Derbeneva SA. Early noninvasive diagnostic of ischemic heart disease in the patient with metabolic syndrome, morbid obesity and intraventricular disturbances. *Creative Cardiology*. 2015;1:70-79. doi: [10.15275/kreatkard.2015.01.08](https://doi.org/10.15275/kreatkard.2015.01.08) In Russian
 12. Wissner E, Revishvili A, Metzner A, Tsyganov A, Kalinin V, Lomes C, Saguner AM, Maurer T, Deiss S, Sopov O, Labarkava E, Chmelevsky M, Kuck KH. Noninvasive epicardial and endocardial mapping of premature ventricular contractions. *EUROPACE*. 2017;19(5):843-849. doi: [10.1093/europace/euw103](https://doi.org/10.1093/europace/euw103)
 13. *Electrical diseases of the heart*. Vol. 1: Basic Foundations and Primary Electrical Diseases. Gussak I and Antzelevitch C, editors. London: Springer Publ.; 2013. 661 p. doi: [10.1007/978-1-4471-4881-4](https://doi.org/10.1007/978-1-4471-4881-4)
 14. Roshchevskaya IM. Kardioelektricheskoe pole teplokrovnykh zhivotnykh i cheloveka [Cardioelectric field of warm-blooded animals and humans]. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2008. 250 p. In Russian
 15. Magomedova SM, Sopov OV, Lomidze NN, Kotanova ES. Application of non-invasive body surface ECG mapping in cardiac resynchronization therapy. *Journal of Arrhythmology*. 2016;83:64-66. In Russian
 16. Tsyganov A, Wissner E, Metzner A, Mironovich S, Chaykovskaya M, Kalinin V, Chmelevsky M, Lemes C, Kuck KH. Mapping of ventricular arrhythmias using a novel noninvasive epicardial and endocardial electrophysiology system. *J Electrocardiology*. 2018;51(1):92-98. doi: [10.1016/j.jelectrocard.2017.07.018](https://doi.org/10.1016/j.jelectrocard.2017.07.018)
 17. Bond R, Finlay D, Nugent C, Moore G, Guldenring D. Methods for presenting and visualising electrocardiographic data: From temporal signals to spatial imaging. *J Electrocardiology*. 2013;46(3):182-196. doi: [10.1016/j.jelectrocard.2013.01.008](https://doi.org/10.1016/j.jelectrocard.2013.01.008)

18. Srinivasan N, Orini M, Providencia R, Simon R, Lowe M, Segal OR, Chow AW, Schilling RJ, Hunter RJ, Taggart P, Lambiase PD. Differences in the upslope of the precordial body surface ECG T wave reflect right to left dispersion of repolarization in the intact human heart. *Heart Rhythm*. 2019;16(6):943-951. doi: [10.1016/j.hrthm.2018.12.006](https://doi.org/10.1016/j.hrthm.2018.12.006)
19. Roshchevskiy MP, Arteeva NV, Kolomeets NL, Antonova NA, Kambalov MYU, Shmakov DN, Roshchevskaya IM. Sistema "KARDIOINFORM" dlya vizualizatsii i analiza elektricheskogo polya serdtsa [The system «CARDIOINFORM» for visualization and analysis of the heart electric field]. *Medical Academic Journal*. 2005;5(3):74-79. In Russian
20. De Ambroggi L, Corlan AD. Body surface potential mapping. In: *Comprehensive Electrocardiology*. Macfarlane PW, van Oosterom A, Pahlm O, Kligfield P, Janse M and Camm J, editors. London: Springer Publ.; 2011; pp. 1375-1415. doi: [10.1007/978-1-84882-046-3](https://doi.org/10.1007/978-1-84882-046-3)
21. Lux RL. Basis and ECG measurement of global ventricular repolarization. *J Electrocardiology*. 2017;50(6):792-797. doi: [10.1016/j.jelectrocard.2017.07.008](https://doi.org/10.1016/j.jelectrocard.2017.07.008)
22. Khitrov NK, Paukov VS. Adaptatsiya serdtsa k gipoksii [Adaptation of the heart to hypoxia]. Moscow: Medicine Publ.; 1991. 240 p. In Russian
23. Grishin OV, Basalaeva SV, Ustyuzhaninova NV, Umantseva ND, Gladyr SN. Lung respiration reaction and energy metabolism intensity in not adapted to hypoxia people exposed to increased hypoxia. *Bulletin Physiology and Pathology of Respiration*. 2014;51:8-14. In Russian
24. Makarov LM, Chuprova SN, Kiseleva II. Comparison of QT-Interval measurement techniques and their clinical value. *Kardiologiya*. 2004;44(5):71-73. In Russian
25. Roche F, Reynaud C, Pichot V, Duverney D, Costes F, Garet M, Gaspoz JM, Barthélémy JC. Effect of acute hypoxia on QT rate dependence and corrected QT interval in healthy subjects. *The American J Cardiology*. 2003;91(7A):916-919. doi: [10.1016/s0002-9149\(03\)00040-7](https://doi.org/10.1016/s0002-9149(03)00040-7)
26. Aidargaliyeva NE, Makhmudova AK, Kuralova MB, Amanov AT, Sheriyazdan ZhS. Hyperkalemia in clinical practice and its treatment. *Vestnik KazNMU*. 2016;4:76-80. In Russian

Received 09 March 2019; Revised 24 June 2019;

Accepted 07 November 2019; Published 27 December 2019

Author info:

Zamenina Elena V, Junior Researcher, Comparative Cardiology Department, Federal Research Centre "Komi Science Centre", Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 24 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3438-6365>

E-mail: e.mateva@mail.ru

Panteleeva Natalya I, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Comparative Cardiology Department, Federal Research Centre "Komi Science Centre", Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 24 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5802-3753>

E-mail: bdr13@mail.ru

Roshchevskaya Irina M, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief Researcher, Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, 55 Octyabrskiy Pr., Syktyvkar 167001; Chief Researcher, Research Zakusov Institute of Pharmacology, 8 Baltiyskaya Str., Moscow 125315, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6108-1444>

E-mail: compcard@mail.ru

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1

doi: 10.17223/19988591/48/7

**М.Ю. Баркина, Л.А. Помазёнок, Н.С. Чопенко,
П.В. Веланский, Э.Я. Костецкий, Н.М. Санина**

Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток, Россия

Влияние скорости тепловой акклимации на жирнокислотный состав и фазовые переходы гликолипидов *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug)

Работа выполнена при поддержке Министерства науки
и высшего образования РФ (госзадание 6.5736.2017/6.7).

*Проведено исследование способности *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) реорганизовывать липидный матрикс мембран при различных скоростях прогрева морской воды. Водоросли собраны в заливе Петра Великого Японского моря зимой при 4°C и акклимировали к летней температуре (20°C) со скоростью 16 или 2°C/сут. Состав жирных кислот и тепловые переходы кристалл – жидкий кристалл основных полярных липидов *S. japonica* (моноголактозилдиацилглицерола (МГДГ), дигалактозилдиацилглицерола (ДГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицерола (СХДГ)) анализировали с помощью ГЖХ, ВЭЖХ-МС и дифференциальной сканирующей калориметрии соответственно. Показано, что тепловая акклимация вызывала в общих параметрах ЖК состава (индекс ненасыщенности, соотношения n-3/n-6 полиненасыщенные жирные кислоты и ненасыщенные/насыщенные жирные кислоты) гликолипидов *S. japonica* изменения, противоположные акклимационному тренду при смене сезона от зимы к лету (в МГДГ) или частично совпадающие с ним (в ДГДГ и СХДГ). Быстрая акклимация индуцировала реакцию, более соответствующую концепции гомеовязкостной адаптации, чем медленная. Термограммы тепловых переходов гликолипидов акклимированных водорослей свидетельствовали об усилении фазового разделения гликолипидов, что, вероятно, направлено на подгонку профилей их термограмм к таковым летних образцов путем перераспределения в составе молекулярных форм гликолипидов *S. japonica*. Полученные результаты свидетельствуют об отсутствии эффективного адаптационного механизма у *S. japonica* к прогреву морской воды при исследованных скоростях тепловой акклимации.*

Сокращения: ВЭЖХ – высокоэффективная жидкостная хроматография; ГЖХ – газожидкостная хроматография; ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерол; ДСК – дифференциальная сканирующая калориметрия; ЖК – жирные кислоты; ИН – индекс ненасыщенности; МГДГ – моноголактозилдиацилглицерол; МНЖК – мононенасыщенные ЖК; МЭЖК – метиловые эфиры ЖК; НЖК – насыщенные ЖК; ПНЖК – полиненасыщенные ЖК; СХДГ – сульфохиновозилдиацилглицерол; T_{\max} – температура максимума теплопоглощения фазовых переходов липидов; ТСХ – тонкослойная хроматография.

Ключевые слова: ламинария; тепловая акклимация; липиды мембран; жирные кислоты; полиненасыщенные жирные кислоты; молекулярные виды; калориметрические переходы.

Введение

Буряя водоросль сахарина японская (*Saccharina japonica* = *Laminaria japonica*) – ценный промысловый и наиболее широко культивируемый вид морских водорослей [1], рост и развитие которых в первую очередь определяется температурным фактором среды обитания [2]. Поэтому исследования молекулярных механизмов термоадаптации сахарины японской актуальны, так как имеют не только важное теоретическое значение для понимания потенциальной способности водоросли к выживанию в условиях глобального потепления климата [3] и динамики функционирования морских экосистем в целом [4], но и большое практическое значение для рационального разведения марикультуры.

Известно, что в последние десятилетия средние температуры воды в Мировом океане повышаются [3]. Для роста *S. japonica* наиболее благоприятны температуры от 8 до 15°C, тогда как температуры выше 18°C летом и ниже 4°C зимой предельны для развития жизненно важных процессов. Так, при температурах выше 18°C начинают разрушаться слоевища [5]. Замечено, что повышение средних температур морской воды в южном ареале обитания *S. japonica* – бухте Мацусима (северная Япония) с 24,5°C летом 2005 г. до 25,1°C в 2007 г. вызывало резкое снижение биомассы, более позднее появление спорофитов, ранний рост и разрушение талломов данной водоросли, что привело к смене места обитания данной популяции [6].

Последние прогнозы свидетельствуют о том, что тепловые волны в будущем будут более экстремальными и частыми [3, 7]. Следовательно, в условиях усиления вариабельности температуры окружающей среды особо важное значение приобретает скорость адаптационных изменений [8]. Однако до настоящего времени эффект скорости температурной акклимации на эктотермные организмы мало изучен.

В современной литературе имеется информация о биологических особенностях морских макроводорослей, оптимальной температуре для вегетации и спороношения отдельных видов. Однако накопление знаний о морских макроводорослях происходит значительно медленнее по сравнению с темпами исследований микроводорослей, что отчасти связано с медленным ростом макроводорослей. В результате наблюдается значительное отставание в решении этой актуальной социально и экономически важной научной проблемы [9]. Особенно слабое внимание уделяется физико-химическим изменениям мембранных липидов, лежащих в основе температурной адаптации данной группы эктотермных организмов.

Ключевым молекулярным механизмом термоадаптации эктотермных организмов, в том числе всех групп растений, является перераспределение в

составе жирных кислот (ЖК) мембранных липидов. Эти компенсаторные изменения направлены на поддержание оптимального для функционирования жидкокристаллического состояния липидного матрикса мембран. Поэтому феномен получил название гомеовязкостной адаптации [10].

В фотосинтезирующих клетках растений среди мембранных липидов преобладают гликолипиды, которые обеспечивают оптимальное функционирование фотосистем, влияя на конформацию белков фотосинтетических белковых комплексов и, таким образом, участвуя в регуляции работы фотосинтетического аппарата. Так, мутант десатуразы омега-6 жирных кислот в *Arabidopsis thaliana* может снижать уровни полиненасыщенных жирных кислот в галактолипидах хлоропластов и замедлять скорость восстановления комплекса фотосистемы II (ФС II) при низкой температуре [11]. Накапливается информация об участии липидов в механизмах защиты фотосинтетического аппарата при стрессах. Однако их роль на настоящее время остаётся слабоизученной [12–13].

Предыдущие исследования состава ЖК и термотропного поведения основных полярных липидов морских макрофитов (макроводорослей и трав) Японского моря показали, что при акклиматизации от зимы к лету наблюдается повышение насыщенности ЖК во всех полярных липидах, однако температуры максимумов теплопоглощения (T_{\max}) тепловых переходов гликолипидов моногалактозилдиацилглицерола (МГДГ), дигалактозилдиацилглицерола (ДГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицерола (СХДГ), образующих липидный матрикс тилакоидных мембран хлоропластов, не повышались, в отличие от T_{\max} полярных липидов экстрапластидных мембран (фосфатидилхолина, фосфатидилэтаноламина и 1,2-диацилглицеро-*N,N,N*-триметилгомосерина) [14]. Такое неадекватное с точки зрения классического представления о гомеовязкостной адаптации поведение, возможно, связано с ролью гликолипидов в регуляции работы фотосистем [12]. Однако необходимо дальнейшее изучение физико-химических изменений основных полярных липидов фотосинтетических мембран в зависимости от скорости повышения температуры окружающей среды морских макрофитов для более ясного представления об их адаптационных возможностях в условиях глобального потепления климата.

В связи с этим цель работы – исследование адаптационных изменений в гликоглицеролипидах как главных мембранных липидах морской макроводоросли *S. japonica* при различных скоростях тепловой акклимации от зимней температуры (4°C) к летней (20°C).

Материалы и методики исследования

Сбор растительного материала и постановка эксперимента. Талломы сахарины японской *S. japonica* (J.E. Areschoug) (Phaeophyceae) собраны в заливе Петра Великого Японского моря в феврале при температуре воды

4°C на глубине 1,5–3 м (43° с. ш., 131° в. д.). Собранные водоросли (по 500 г сырой массы) прогревали в автоматическом режиме до 20°C со скоростью 16°C/сут (быстрая акклимация) и 2°C/сут (медленная акклимация) в термостатируемых аквариумах с морской водой (объем – 100 л). Освещенность – 40 мкЕ/(м² с) при фотопериоде 12 ч свет : 12 ч темнота. Также для выделения липидов использовали талломы водорослей, собранные в феврале и августе при температуре воды 4 и 20°C соответственно. Водоросли тщательно очищали от эпифитов и мелких беспозвоночных и затем помещали в кипящую воду на 2 мин для инактивации липолитических ферментов. Эксперимент проведён в трёх повторностях.

Экстракция и выделение липидов. Экстракт общих липидов получали по методу Блайя и Дайера [15]. Индивидуальные гликолипиды выделяли с помощью колоночной хроматографии на силикагеле при последовательном элюировании системой растворителей хлороформ / ацетон (1:1, об/об), ацетоном и смесью ацетон / бензол / уксусная кислота / вода (200:30:3:10, об/об) [14]. Дополнительную очистку гликолипидов проводили с помощью препаративной одномерной ТСХ на силикагеле последовательно в системах хлороформ / ацетон (1:1, об/об) и ацетон / бензол / вода (91:30:6, об/об). Чистоту липидов проверяли с помощью двумерной ТСХ на силикагеле [16]. Процедуру выделения индивидуальных липидов повторяли трижды.

Анализ ЖК состава. Анализ состава ЖК хроматографически чистых липидных препаратов проводили с помощью газожидкостной хроматографии (ГЖХ), как описано ранее [14]. Этерификацию липидов выполняли с помощью системы ацетиленхлорид / метанол (1:10, об/об) при 95°C в течение 1 ч. Метилловые эфиры ЖК (МЭЖК) экстрагировали *n*-гексаном и очищали на ТСХ. Анализ МЭЖК проводили на газо-жидкостном хроматографе Agilent 6890 («Agilent», США) с пламенно-ионизационным детектором, в капиллярной колонке HP Innowax (30 м × 0,25 мм). В качестве газа-носителя использовали гелий (He). Колонку термостатировали при 200°C. Идентификацию МЭЖК проводили по времени удерживания на основании расчёта эквивалентной длины цепи [17] и путём сравнения с известными стандартами. Процентное содержание каждой ЖК рассчитывали по методу Кэррола [18]. Индекс ненасыщенности (ИН) рассчитывали по формуле: $ИН = \sum P_i e_i$, где P_i – содержание *i*-й ЖК (%), e_i – число двойных связей в *i*-й ЖК.

Анализ состава молекулярных видов гликолипидов. Аналитическое разделение молекулярных видов индивидуальных липидов проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на хроматографе Shimadzu-LC20 («Shimadzu», Япония) с масс-спектрометрическим детектором LCMS-2010EV и электроспрей-ионизацией. Колонку Ascentis C18 (25 см × 2,1 мм, размер частиц силикагеля 5 μm) («Supelco», США), термостатировали при 45°C [19]. Разделение проводили в непрерывном потоке растворителей (5 мМ водный раствор ацетата аммония / метанол / изопропанол) при скорости потока 0,3 мл/мин со следующими интервалами

постоянного состава элюента: 0 мин – 6:92:2, 30 мин – 6:79:15, 35–38 мин – 6:69:25, об/об для МГДГ, ДГДГ и СХДГ. Детекцию МГДГ, ДГДГ проводили в режиме положительных ионов, а СХДГ – в режиме отрицательных ионов. Содержание аналитов рассчитывали по площади хроматографических пиков их квазимолекулярных ионов.

Калориметрия. Термотропное поведение хроматографически чистых липидов исследовали методом дифференциальной сканирующей калориметрии (ДСК) [14]. Образцы липидов, растворённые в хлороформе, помещали в стандартные алюминиевые контейнеры, высушивали под вакуумом до постоянной массы (около 10 мг), запаковывали и помещали в измерительную ячейку дифференциального сканирующего калориметра ДСМ-2М (Россия). Образцы нагревали со скоростью 16 °С/мин в интервале от –135 до 80 °С при чувствительности 5 мВ. За температуру теплового перехода липида принимали температуру, при которой наблюдалось максимальное теплопоглощение (T_{max}). Диапазон температур калибровали по реперным образцам нафталина, ртути и индия.

Статистический анализ. Данные представлены в виде средних арифметических значений с доверительным интервалом, $n=9$. Статистическую значимость отличий анализировали с использованием t -критерия Стьюдента ($p \leq 0,05$).

Результаты исследования и обсуждение

Мембранные липиды обеспечивают первичный контакт растительных клеток с окружающей средой, являются биосенсорами адаптационных процессов при изменении температурных условий и обеспечивают оптимальное для жизни жидкокристаллическое состояние биологических мембран [10]. Таким образом, изменение температуры морской воды для *S. japonica* в первую очередь вызовет адаптационный эффект в главных мембранных липидах, таковыми являются фотосинтетические гликолипиды.

Для сравнения адаптационных изменений в липидном матриксе фотосинтетических мембран сахарины японской при быстрой (16 °С/сут) и медленной (2 °С/сут) тепловой акклимации выделяли гликолипиды МГДГ, ДГДГ и СХДГ из водоросли, собранной при 4 °С зимой и акклимированной к летней температуре (20 °С). В тилакоидных мембранах растений они составляют около 50, 25 и 12% соответственно [12]. Результаты анализа ЖК состава гликолипидов представлены в табл. 1–3. Для оценки эффективности перераспределения ЖК остатков при тепловой акклимации исследовали калориметрические переходы кристалл – жидкий кристалл гликолипидов (рис. 1). Для более детальной интерпретации тепловых переходов также провели анализ состава молекулярных видов гликолипидов (табл. 4–6). Для сравнительной оценки эффективности адаптационных перестроек в липидах *S. japonica* в зависимости от скорости тепловой акклимации исследован

ЖК состав и термотропное поведение гликолипидов *S. japonica*, собранной в летний и зимний периоды (см. табл. 1–4, рис. 1).

Таблица 1 [Table 1]

ЖК состав МГДГ *Saccharina japonica* в зависимости от скорости акклимации (% от суммы ЖК)
[FA composition of MGDG of *Saccharina japonica* depending on the rate of thermal acclimation (% of total FAs)]

ЖК [FAs]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid acclimation], 16°C/ day	Медленная акклимация [Slow acclimation], 2°C/day	Лето [Summer]
14:0	6,8 ± 0,3 ^a	4,8 ± 0,2 ^b	3,1 ± 0,1 ^c	5,0 ± 0,2 ^b
16:0	4,9 ± 0,2 ^a	3,9 ± 0,2 ^b	3,0 ± 0,2 ^c	5,5 ± 0,1 ^d
16:1 <i>n</i> -7	0,5 ± 0,2 ^a	0,5 ± 0,3 ^a	0,6 ± 0,1 ^a	4,0 ± 0,3 ^b
18:1 <i>n</i> -9	4,3 ± 0,5 ^a	4,5 ± 0,1 ^a	4,1 ± 0,3 ^a	9,7 ± 0,2 ^b
18:2 <i>n</i> -6	4,6 ± 0,1 ^a	4,1 ± 0,4 ^a	3,1 ± 0,4 ^b	11,2 ± 0,5 ^c
18:3 <i>n</i> -6	1,0 ± 0,3 ^a	1,2 ± 0,2 ^a	1,2 ± 0,1 ^a	8,1 ± 0,1 ^b
18:3 <i>n</i> -3	6,4 ± 0,1 ^a	4,6 ± 0,3 ^b	3,8 ± 0,2 ^c	8,8 ± 0,5 ^d
18:4 <i>n</i> -3	63,5 ± 0,7 ^a	60,9 ± 0,3 ^b	60,2 ± 0,4 ^b	20,4 ± 0,3 ^c
20:4 <i>n</i> -6	0,4 ± 0,2 ^a	1,0 ± 0,1 ^b	1,7 ± 0,2 ^c	10,0 ± 0,2 ^d
20:5 <i>n</i> -3	6,1 ± 0,3 ^a	13,1 ± 0,4 ^b	18,3 ± 0,1 ^c	16,0 ± 0,2 ^d
НЖК [SFA]	12,0 ± 0,2 ^a	9,0 ± 0,2 ^b	6,4 ± 0,2 ^c	11,1 ± 0,1 ^d
МНЖК [MUFA]	4,7 ± 0,3 ^a	5,1 ± 0,2 ^a	4,6 ± 0,3 ^a	13,7 ± 0,3 ^b
ПНЖК [PUFA]	83,3 ± 0,3 ^a	85,9 ± 0,3 ^b	89,0 ± 0,2 ^c	75,2 ± 0,2 ^d
<i>n</i> -3 ПНЖК [<i>n</i> -3 PUFA]	76,7 ± 0,4 ^a	79,1 ± 0,2 ^b	82,2 ± 0,2 ^c	46,0 ± 0,3 ^d
<i>n</i> -6 ПНЖК [<i>n</i> -6 PUFA]	5,9 ± 0,2 ^a	6,3 ± 0,3 ^a	6,0 ± 0,2 ^a	29,2 ± 0,2 ^b
<i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 ПНЖК [<i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 PUFA]	13,1 ± 0,3 ^a	12,5 ± 0,2 ^b	13,6 ± 0,2 ^a	1,6 ± 0,3 ^c
ИН [UI]	324,1 ± 0,2 ^a	345,4 ± 0,3 ^b	364,3 ± 0,3 ^c	287,4 ± 0,4 ^d
Ненасыщ. / насыщ. [UFA/SFA]	7,3 ± 0,3 ^a	10,2 ± 0,2 ^b	14,7 ± 0,1 ^c	8,0 ± 0,2 ^d

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 ЖК, процентное содержание которых во всех четырёх экспериментальных группах ниже 3%, в таблице не представлены, но учтены при расчетах общих параметров. НЖК, МНЖК, ПНЖК – суммы насыщенных, мононенасыщенных, полиненасыщенных ЖК соответственно; ИН – индекс ненасыщенности; ненасыщ. / насыщ. – соотношение между суммами ненасыщенных и насыщенных ЖК. Представлены средние значения ± доверительный интервал, *n*=9. Надстрочные латинские буквы обозначают статистическую значимость различий средних значений при *p* ≤ 0,05 по содержанию каждой ЖК.

[*Note.* FAs with content lower than 3% in four experimental groups are excluded but considered in calculations of total parameters. SFA, MUFA and PUFA are sums of saturated, monounsaturated and polyunsaturated FAs, respectively; UI is unsaturation index; UFA/SFA is the ratio between the sums of unsaturated and saturated FAs. Mean values ± confidence interval, *n* = 9, are given. Superscript Latin letters denote the statistical significance of differences in mean values for *p* ≤ 0.05 in the content of each FA].

Результаты, полученные при исследовании гликолипидов *S. japonica*, собранной в летний и зимний периоды, согласуются с ранее опубликованными данными [14]. В настоящей работе мы использовали эти результаты для оценки эффективности акклимационных изменений.

ЖК состав гликолипидов *S. japonica*. Основной липид фотосинтетических (тилакоидных) мембран МГДГ является небислойным благодаря высокой ненасыщенности своего ЖК состава [20]. Так, содержание полиненасыщенных ЖК (ПНЖК) в данном липиде сахарины японской составляло 75–88% (см. табл. 1). Это способствует естественной деформации мембран и обеспечивает формирование кривизны тилакоидных мембран, необходимой для включения многочисленных мембранных белков [21]. Полиненасыщенные ЖК остатки, обладающие значительной структурной гибкостью, позволяют липидам приспосабливаться к различным формам белков в существующих мембранных комплексах и стабилизировать их [10].

Показано, что и быстрая, и особенно медленная тепловая акклимация приводила к повышению ИН МГДГ *S. japonica* в отличие от эффекта смены сезона от зимы к лету [14] (см. табл. 1). При этом повышение ИН сопровождалось увеличением вклада ненасыщенных ЖК: соотношение ненасыщенные / насыщенные ЖК возрастало в 1,4 и 2 раза при быстрой и медленной акклимации соответственно, тогда как сезонная акклиматизация мало влияла на этот параметр. Наоборот, эффект тепловой акклимации как на соотношение $n-3/n-6$ ПНЖК, так и на большинство отдельных ЖК (16:1 $n-7$, 18:1 $n-9$, 18:2 $n-6$, 18:3 $n-6$, доминирующей 18:4 $n-3$ и 20:4 $n-6$) оказался незначительным в отличие от влияния смены сезона. Отмеченное ранее значительное снижение соотношения $n-3/n-6$ ПНЖК от зимы к лету, т.е. увеличение вклада $n-6$ ПНЖК в наиболее физиологически активный период [14], вероятно, связано с тем, что эти ПНЖК являются предшественниками более сильных медиаторов по сравнению с $n-3$ производными [22–23]. Уровень остальных ЖК снижался с уменьшением скорости тепловой акклимации, но при смене сезона мало изменялся за исключением 20:5 $n-3$, процентное содержание которой последовательно увеличивалось при понижении скорости тепловой акклимации и достигало уровня в летний период, т.е. акклимационные и акклиматизационные эффекты совпадали.

Несмотря на то, что МГДГ является предшественником в биосинтезе ДГДГ [24], суммарные параметры (ИН, ненасыщенные / насыщенные ЖК и $n-3/n-6$ ПНЖК) ЖК состава ДГДГ, в отличие от МГДГ, изменялись при тепловой акклимации зигзагообразно: значительно снижались при быстрой акклимации, что совпадало с направлением изменений при смене сезона от зимы к лету, а затем возрастали и даже превосходили исходный уровень (ИН, ненасыщенные / насыщенные ЖК) при медленной акклимации (см. табл. 2). Также, в отличие от МГДГ, в акклимационных изменениях ЖК состава ДГДГ участвовало большинство ЖК. Так, содержание обеих мажорных ЖК (18:4 $n-3$ и 20:5 $n-3$) изменялось в результате акклимации и акклиматизации в том же направлении, что и суммарные показатели, а уровень остальных ЖК (14:0, 16:0, 18:1 $n-9$ и 18:2 $n-6$), наоборот, повышался при быстрой акклимации, что, тем не менее, совпадало с акклиматизационным трендом для этих ЖК, а затем снижался при медленной акклимации. В процессе аккли-

магии не принимали участия две минорные ЖК (16:1 *n*-7 и 18:0), содержание которых, однако, резко возрастало в летний период, и α -линоленовая кислота 18:3 *n*-3, уровень которой мало изменялся как при акклимации, так и при акклиматизации сахарины японской.

Таблица 2 [Table 2]

ЖК состав ДГДГ *Saccharina japonica* в зависимости от скорости акклимации (% от суммы ЖК)
[FA composition of DGDG of *Saccharina japonica* depending on the rate of thermal acclimation (% of the total FAs)]

ЖК [FAs]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid acclimation], 16°C/day	Медленная акклимация [Slow acclimation], 2°C/day	Лето [Summer]
14:0	6,1 ± 0,2 ^a	8,3 ± 0,5 ^b	2,9 ± 0,1 ^c	9,8 ± 0,3 ^d
16:0	5,4 ± 0,3 ^a	11,1 ± 0,2 ^b	4,9 ± 0,2 ^a	17,4 ± 0,4 ^c
18:0	0,4 ± 0,1 ^a	1,1 ± 0,2 ^b	0,9 ± 0,3 ^b	22,3 ± 0,2 ^c
16:1 <i>n</i> -7	0,6 ± 0,2 ^a	1,0 ± 0,3 ^a	0,7 ± 0,1 ^a	3,6 ± 0,1 ^b
18:1 <i>n</i> -9	1,8 ± 0,1 ^a	5,5 ± 0,4 ^b	2,9 ± 0,3 ^c	15,3 ± 0,5 ^d
18:2 <i>n</i> -6	2,2 ± 0,4 ^a	4,3 ± 0,2 ^b	2,5 ± 0,2 ^a	11,9 ± 0,2 ^c
18:3 <i>n</i> -3	6,8 ± 0,1 ^a	6,5 ± 0,3 ^a	5,2 ± 0,4 ^b	5,7 ± 0,3 ^b
18:4 <i>n</i> -3	41,3 ± 0,5 ^a	33,5 ± 0,4 ^b	39,4 ± 0,2 ^c	3,5 ± 0,3 ^d
20:5 <i>n</i> -3	33,3 ± 0,2 ^a	24,1 ± 0,2 ^b	35,6 ± 0,6 ^c	3,7 ± 0,1 ^d
НЖК [SFA]	12,2 ± 0,2 ^a	20,8 ± 0,3 ^b	8,6 ± 0,2 ^c	30,8 ± 0,3 ^d
МНЖК [MUFA]	2,4 ± 0,1 ^a	8,0 ± 0,2 ^b	4,2 ± 0,2 ^c	40,3 ± 0,4 ^d
ПНЖК [PUFA]	85,4 ± 0,3 ^a	71,2 ± 0,3 ^b	87,2 ± 0,3 ^c	28,9 ± 0,3 ^d
<i>n</i> -3 ПНЖК [<i>n</i> -3 PUFA]	81,4 ± 0,2 ^a	64,0 ± 0,3 ^b	80,3 ± 0,5 ^c	12,8 ± 0,2 ^d
<i>n</i> -6 ПНЖК [<i>n</i> -6 PUFA]	3,4 ± 0,3 ^a	5,8 ± 0,2 ^b	5,5 ± 0,3 ^b	16,1 ± 0,1 ^c
<i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 ПНЖК [<i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 PUFA]	24,0 ± 0,3 ^a	11,1 ± 0,3 ^b	14,5 ± 0,3 ^c	0,8 ± 0,2 ^d
ИН [UI]	363,4 ± 0,2 ^a	295,7 ± 0,4 ^b	372,2 ± 0,3 ^c	128,4 ± 0,3 ^d
Ненасыщ. / насыщ. [UFA/SFA]	7,2 ± 0,2 ^a	3,8 ± 0,3 ^b	10,6 ± 0,2 ^c	2,2 ± 0,2 ^d

Изменения в ЖК составе СХДГ, который является самым насыщенным гликолипидом, оказались подобными таковым в ДГДГ (см. табл. 3): также наблюдался зигзагообразный характер акклимационных изменений суммарных параметров (ИН и ненасыщенные / насыщенные ЖК), но в более сглаженном виде за счет того, что их значения снижались при обеих скоростях акклимации относительно уровня в зимний период. Этому тренду соответствовали изменения в содержании мажорных ПНЖК 18:3 *n*-3, 18:4 *n*-3 и 20:5 *n*-3, тогда как уровень доминирующей насыщенной ЖК (НЖК) 16:0 изменялся противоположным образом. Соотношение *n*-3/*n*-6 ПНЖК также изменялось зигзагообразно, но его величина немного возрастала при быстрой акклимации, а при медленной практически возвращалась к значению в зимний период. В целом акклимационные и акклиматизационные из-

менения всех трех параметров происходили в одном направлении, характеризующемся снижением их уровней относительно зимних значений. Также необходимо отметить, что для медленной акклимации характерен эффект повышения ИН и соотношения ненасыщенные / насыщенные ЖК по сравнению с уровнем этих параметров у всех трёх фотосинтетических гликолипидов *S. japonica*, акклимированной сравнительно быстро.

Таблица 3 [Table 3]

ЖК состав СХДГ *Saccharina japonica* в зависимости от скорости акклимации (% от суммы ЖК)
[FA composition of SQDG of *Saccharina japonica* depending on the rate of thermal acclimation (% of the total FAs)]

ЖК [FAs]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid acclimation], 16 °C/ day	Медленная акклимация [Slow acclimation], 2 °C/day	Лето [Summer]
14:0	2,5 ± 0,1 ^a	3,3 ± 0,2 ^b	2,2 ± 0,5 ^a	3,8 ± 0,4 ^b
16:0	25,5 ± 0,3 ^a	37,1 ± 0,1 ^b	34,1 ± 0,2 ^c	47,3 ± 0,1 ^d
18:0	0,6 ± 0,3 ^a	1,0 ± 0,3 ^a	1,2 ± 0,4 ^a	4,5 ± 0,3 ^b
16:1 <i>n</i> -7	0,2 ± 0,1 ^a	0,3 ± 0,2 ^a	0,2 ± 0,1 ^a	3,8 ± 0,4 ^b
18:1 <i>n</i> -9	15,7 ± 0,5 ^a	20,8 ± 0,1 ^b	18,1 ± 0,3 ^c	22,9 ± 0,1 ^d
18:2 <i>n</i> -6	4,9 ± 0,1 ^a	2,7 ± 0,2 ^b	3,4 ± 0,2 ^c	8,1 ± 0,3 ^d
18:3 <i>n</i> -3	21,5 ± 0,2 ^a	10,2 ± 0,4 ^b	13,0 ± 0,4 ^c	3,1 ± 0,2 ^d
18:4 <i>n</i> -3	13,3 ± 0,3 ^a	12,1 ± 0,2 ^b	13,1 ± 0,5 ^a	0,9 ± 0,1 ^c
20:5 <i>n</i> -3	12,8 ± 0,4 ^a	9,8 ± 0,3 ^b	11,8 ± 0,3 ^c	1,5 ± 0,2 ^d
НЖК [SFA]	28,6 ± 0,3 ^a	41,5 ± 0,2 ^b	37,1 ± 0,3 ^c	54,9 ± 0,2 ^d
МНЖК [MUFA]	16,4 ± 0,3 ^a	22,1 ± 0,1 ^b	19,5 ± 0,2 ^c	27,4 ± 0,3 ^d
ПНЖК [PUFA]	55,0 ± 0,4 ^a	36,4 ± 0,3 ^b	43,4 ± 0,3 ^c	17,7 ± 0,2 ^d
<i>n</i> -3 ПНЖК [<i>n</i> -3 PUFA]	47,6 ± 0,2 ^a	32,1 ± 0,3 ^b	37,9 ± 0,4 ^c	5,5 ± 0,2 ^d
<i>n</i> -6 ПНЖК [<i>n</i> -6 PUFA]	6,5 ± 0,1 ^a	3,6 ± 0,2 ^b	4,9 ± 0,2 ^c	12,1 ± 0,3 ^d
<i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 ПНЖК [<i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 PUFA]	7,3 ± 0,2 ^a	8,9 ± 0,3 ^b	7,7 ± 0,3 ^a	0,5 ± 0,2 ^d
ИН [UI]	213,9 ± 0,5 ^a	158,5 ± 0,2 ^b	182,1 ± 0,3 ^c	79,5 ± 0,2 ^d
Ненасыщ./насыщ. [UFA/SFA]	2,5 ± 0,3 ^a	1,4 ± 0,2 ^b	1,7 ± 0,2 ^b	0,8 ± 0,3 ^c

В целом ГЖХ анализ показал, что изменения в ЖК составе (ИН, соотношения *n*-3/*n*-6 ПНЖК и ненасыщенные / насыщенные ЖК) МГДГ быстро и особенно медленно акклимированной *S. japonica* противоположны тенденциям, которые наблюдались при смене сезона от зимы к лету. Направление акклимационных изменений в ЖК составе ДГДГ и СХДГ частично совпадало с акклиматизационным трендом. При этом быстрая акклимация вызывала более адекватный ответ, чем медленная. Вероятно, при быстрой акклимации срабатывают стрессовые механизмы адаптации, которые становятся неффективными или менее эффективными при понижении скорости акклимации. Так как МГДГ является основным липидом *S. japonica*, на

долю которого приходится примерно 50% от суммы гликолипидов [25], то полученные результаты свидетельствуют об очень ограниченной способности *S. japonica* перестраивать ЖК состав липидного матрикса тилакоидных мембран при исследованных скоростях тепловой акклимации.

Термотропное поведение и молекулярные виды гликолипидов *S. japonica*. Эффективность адаптивных перегруппировок в составе ЖК остатков гликолипидов *S. japonica* при тепловой акклимации оценивали по калориметрическому переходу из кристаллического состояния в оптимальное для функционирования мембран жидкокристаллическое состояние (см. рис. 1).

Исследование ДСК переходов МГДГ сахарины японской подтвердило ранее полученный результат [14] о неадекватном поведении этого гликолипида при смене сезона от зимы к лету с точки зрения классического представления о гомеовязкостной адаптации [10]: T_{\max} смещалась с -10°C в более низкотемпературную область (до -34°C), несмотря на снижение ИН. При этом в области высоких температур дополнительные пики при 20 и 44°C оставались, но их интенсивность резко снижалась (см. рис. 1, а). Более детальный анализ ЖК состава, а именно анализ молекулярных видов (см. табл. 4) показал, что при тепловой акклиматизации происходило увеличение уровня наиболее ненасыщенных форм: мононенасыщенные ЖК (МНЖК) / ПНЖК, а также основных форм ПНЖК / ПНЖК, тогда как содержание более насыщенной формы НЖК / ПНЖК падало почти в 4 раза. Снижению T_{\max} также могло способствовать уменьшение соотношения $n-3/n-6$ ПНЖК, то есть увеличение доли $n-6$ ПНЖК в летний период, которые способствует большему понижению T_{\max} , чем более ненасыщенные $n-3$ ПНЖК [26].

При быстрой тепловой акклимации содержание НЖК / ПНЖК снижалось мягче (в 1,4 раза), что, вероятно, способствовало усилению фазового разделения липида, характеризовавшегося наличием двух главных пиков, примерно одинаковых по интенсивности: низкотемпературного пика при -22°C и высокотемпературного пика при 38°C . Снижение скорости акклимации в 8 раз привело к сдвигу T_{\max} низкотемпературного пика до -46°C , т.е. к его лучшей подгонке к основному пику ДСК перехода летнего образца, чему способствовало увеличение ИН и соотношения ненасыщенные / насыщенные ЖК (см. табл. 1).

Известно, что МГДГ, являясь основным по содержанию липидом тилакоидных мембран, играет решающую роль в структурной гибкости макроансамблей светособирающего комплекса II (ССКII), ФСII и ФСI, цит. b_6/f и CF_0CF_1 -АТФазы в хлоропластах [12, 19]. В связи с этим важно отметить, что расположение значительной части термограммы зимнего образца МГДГ *S. japonica* при температурах выше 4°C свидетельствует о присутствии большой доли липида в кристаллическом состоянии в зимнее время, тогда как калориметрический переход летнего образца МГДГ, практически полностью осуществляющийся в области ниже 20°C , указывает на жидкокристаллическое состояние преобладающей части этого липида в летнее

время. Таким образом, более вязкое состояние основного липида тилакоидных мембран в зимнее время может способствовать более низкой активности фотосинтетических комплексов. Летом, наоборот, активность может возрастать благодаря более подвижному состоянию тилакоидных мембран. Поддержание жидкокристаллического состояния липидного матрикса тилакоидных мембран особенно важно для эффективной замены повреждённых белков реакционного центра ФСII, главным образом D1. Такая замена протекает путем диссоциации ФСII на два мономера путём их латеральной диффузии [27–28]. Так как МГДГ находится в зоне контакта мономеров ФСII, то повышенная вязкость этого гликолипида может замедлять данный процесс и тем самым быть причиной низкотемпературного ингибирования фотосинтеза в зимний период.

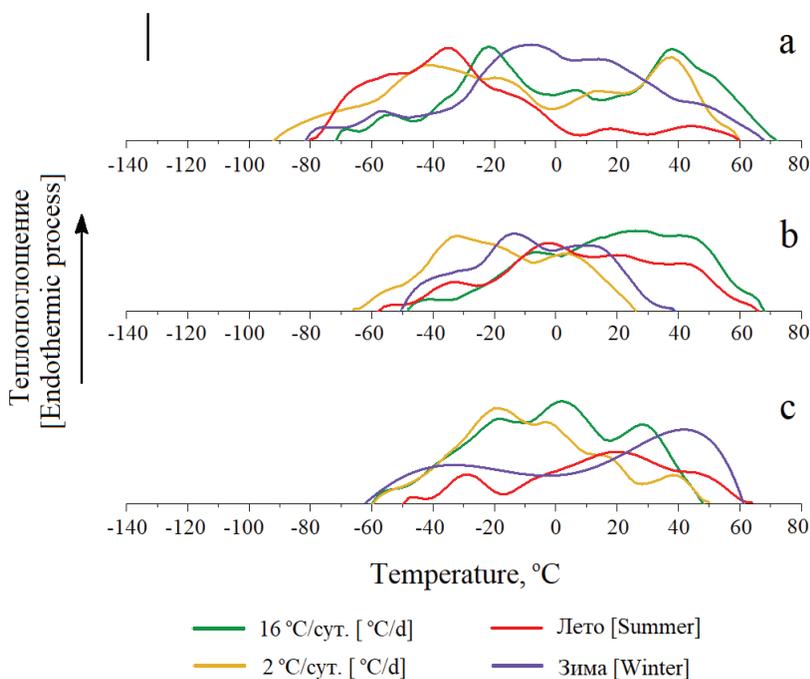


Рис. 1. Типичные ДСК термограммы гликолипидов МГДГ (а), ДГДГ (b), СХДГ (с) *Saccharina japonica* в зависимости от скорости тепловой акклимации (16 и 2 °C/сут) и от сезона (лето и зима). Вертикальная линия – 1 мВт. Скорость сканирования – 16 °C/мин. Вес образца – 10 мг. Каждый образец сканировали минимум 3 раза [Fig. 1. Typical DSC thermograms of glycolipids MGDG (a), DGDG (b), SQDG (c) of *Saccharina japonica* depending on the rate of thermal acclimation (16 and 2 °C/d) and season (summer and winter). The vertical bar - 1 mW. Scanning rate is 16 °C/min. Sample weight is 10 mg. Each sample was scanned at least 3 times]

Таблица 4 [Table 4]
Состав молекулярных видов МГДГ *Saccharina japonica* при прогреве морской воды
(% от суммы молекулярных видов)
[Molecular species composition of MGDG of *Saccharina japonica* when heating seawater
(% of the total molecular species)]

Молекулярные виды [Molecular species]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid ac- climation], 16°C/day	Медленная акклимация [Slow acclimation], 2°C/day	Лето [Summer]
14:0/18:1	5,8 ± 0,2 ^a	6,6 ± 0,1 ^b	7,5 ± 0,7 ^c	6,0 ± 0,1 ^a
16:0/18:1	3,4 ± 0,1 ^a	4,1 ± 0,3 ^b	3,4 ± 0,3 ^a	5,3 ± 0,2 ^c
14:0/18:2	6,8 ± 0,3 ^a	6,5 ± 0,5 ^a	4,8 ± 0,5 ^b	1,6 ± 0,1 ^c
16:0/18:2	3,5 ± 0,2 ^a	4,3 ± 0,3 ^b	4,2 ± 0,1 ^b	2,3 ± 0,4 ^c
14:0/18:3	5,3 ± 0,2 ^a	3,6 ± 0,1 ^b	1,9 ± 0,3 ^c	0,3 ± 0,3 ^d
16:0/18:3	3,3 ± 0,4 ^a	2,4 ± 0,2 ^b	1,7 ± 0,2 ^c	0,8 ± 0,1 ^d
14:0/18:4	3,7 ± 0,1 ^a	0,7 ± 0,2 ^b	0,8 ± 0,1 ^b	0,2 ± 0,1 ^c
16:0/18:4	3,4 ± 0,3 ^a	1,1 ± 0,3 ^b	1,2 ± 0,2 ^b	0,9 ± 0,2 ^b
18:2/20:5	1,2 ± 0,1 ^a	1,2 ± 0,1 ^a	2,3 ± 0,2 ^b	4,7 ± 0,3 ^c
18:3/18:4	7,3 ± 0,6 ^a	7,4 ± 0,3 ^a	5,9 ± 0,3 ^b	4,4 ± 0,4 ^c
18:4/18:4	31,2 ± 0,2 ^a	21,1 ± 0,2 ^b	19,2 ± 0,1 ^c	7,4 ± 0,3 ^d
18:4/20:4	1,0 ± 0,1 ^a	2,0 ± 0,2 ^b	2,6 ± 0,3 ^c	9,7 ± 0,2 ^a
18:4/20:5	10,5 ± 0,2 ^a	14,7 ± 0,4 ^b	14,6 ± 0,2 ^b	12,5 ± 0,1 ^c
НЖК/НЖК [SFA/SFA]	–	–	0,2 ± 0,1 ^a	0,1 ± 0,1 ^a
НЖК/МНЖК [SFA/MUFA]	9,6 ± 0,3 ^a	11,8 ± 0,2 ^b	12,4 ± 0,2 ^c	12,6 ± 0,3 ^c
НЖК/ПНЖК [SFA/PUFA]	26,4 ± 0,2 ^a	19,7 ± 0,3 ^b	15,7 ± 0,2 ^c	7,2 ± 0,2 ^d
МНЖК/МНЖК [MUFA/MUFA]	0,3 ± 0,1 ^a	0,4 ± 0,3 ^a	0,9 ± 0,1 ^b	1,4 ± 0,1 ^c
МНЖК/ПНЖК [MUFA/PUFA]	2,5 ± 0,2 ^a	3,2 ± 0,1 ^b	5,0 ± 0,3 ^c	11,1 ± 0,3 ^d
ПНЖК/ПНЖК [PUFA/PUFA]	61,2 ± 0,4 ^a	64,9 ± 0,2 ^b	65,8 ± 0,2 ^c	67,6 ± 0,3 ^d

Примечание. Молекулярные виды, процентное содержание которых во всех четырёх экспериментальных группах ниже 3%, в таблице не представлены, но учтены при расчетах общих параметров. НЖК, МНЖК, ПНЖК – насыщенные, мононенасыщенные, полиненасыщенные ЖК соответственно. «–» – не обнаружено; сл. – следовые количества (содержание ниже 0,1%). Представлены средние значения ± доверительный интервал, n=9. Надстрочные латинские буквы обозначают статистическую значимость различий средних значений при $p \leq 0,05$ по содержанию каждого молекулярного вида / формы.

[*Note.* Molecular species with content lower than 3% in four experimental groups are excluded but considered in calculations of total parameters. SFA, MUFA and PUFA are saturated, monounsaturated and polyunsaturated FAs, respectively. «–» is not detected; tr. is traces (content less than 0.1%). Mean values ± confidence interval, n = 9, are given. Superscript Latin letters denote the statistical significance of differences in mean values for $p \leq 0.05$ in the content of each molecular species/form].

Так как при обеих скоростях акклимации наблюдался интенсивный пик calorиметрического перехода в области 40°C, то выбранное время прогрева мор-

ской воды оказалось недостаточным для достижения наиболее функционально активного состояния главного липида тилакоидных мембран *S. japonica*.

Термограммы зимних образцов МГДГ и ДГДГ характеризовались сходными профилями и близкими по положению главным и дополнительным менее интенсивным пиками в области -10 и 25°C соответственно. Но в отличие от сезонного изменения термотропного поведения неламинарного МГДГ, T_{max} ламеллярного ДГДГ адекватно повышалась на 10°C , а температурный интервал калориметрического перехода расширялся на 30°C за счет высокотемпературной области при смене сезона от зимы к лету (см. рис. 1, б). Этому, вероятно, способствовало резкое падение ИН и соотношения ненасыщенные / насыщенные ЖК при увеличении содержания наиболее насыщенной формы НЖК / МНЖК в 4 раза и, наоборот, уменьшения вклада самой ненасыщенной формы ПНЖК / ПНЖК в 1,5 раза. Интересно, что содержание двух других молекулярных форм МНЖК / ПНЖК и НЖК / ПНЖК также изменялось противоположным образом (см. табл. 5).

Таблица 5 [Table 5]

Состав молекулярных видов ДГДГ *Saccharina japonica* при прогреве морской воды (% от суммы молекулярных видов) [Molecular species composition of DGDG of *Saccharina japonica* when heating seawater (% of the total molecular species)]

Молекулярные виды [Molecular species]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid acclimation], $16^{\circ}\text{C}/\text{day}$	Медленная акклимация [Slow acclimation], $2^{\circ}\text{C}/\text{day}$	Лето [Summer]
14:0/18:1	$3,4 \pm 0,2^a$	$3,7 \pm 0,3^a$	$2,6 \pm 0,1^b$	$6,4 \pm 0,3^c$
16:0/18:1	сл. [tr.]	$1,1 \pm 0,2^a$	$0,6 \pm 0,3^a$	$6,3 \pm 0,1^b$
14:0/18:2	$4,5 \pm 0,1^a$	$6,4 \pm 0,3^b$	$2,8 \pm 0,2^c$	$2,4 \pm 0,4^c$
14:0/18:3	$6,0 \pm 0,3^a$	$5,8 \pm 0,1^a$	$2,3 \pm 0,3^b$	$1,2 \pm 0,2^c$
16:0/18:3	$4,7 \pm 0,4^a$	$2,4 \pm 0,2^b$	$0,4 \pm 0,2^c$	$2,7 \pm 0,1^b$
14:0/18:4	$3,9 \pm 0,3^a$	$1,1 \pm 0,2^b$	$0,5 \pm 0,2^c$	$0,3 \pm 0,1^c$
16:0/18:4	$5,1 \pm 0,2^a$	$0,5 \pm 0,1^b$	$0,2 \pm 0,2^b$	$0,8 \pm 0,4^b$
16:1/20:5	сл. [tr.]	сл. [tr.]	сл. [tr.]	$7,6 \pm 0,2^a$
18:2/20:5	$0,1 \pm 0,1^a$	$0,1 \pm 0,1^a$	$1,8 \pm 0,3^b$	$8,5 \pm 0,3^c$
18:3/20:5	сл. [tr.]	сл. [tr.]	сл. [tr.]	$6,3 \pm 0,4^a$
18:4/18:4	$0,5 \pm 0,2^a$	$4,6 \pm 0,3^b$	$5,2 \pm 0,4^b$	$0,6 \pm 0,3^a$
18:4/20:4	$4,1 \pm 0,5^a$	$5,6 \pm 0,2^b$	$8,9 \pm 0,2^c$	$10,7 \pm 0,2^d$
18:4/20:5	$63,1 \pm 0,6^a$	$63,3 \pm 0,2^a$	$69,0 \pm 0,3^b$	$14,9 \pm 0,3^c$
НЖК/НЖК [SFA/SFA]	—	—	—	$0,3 \pm 0,1^a$
НЖК/МНЖК [SFA/MUFA]	$3,6 \pm 0,2^a$	$5,5 \pm 0,4^b$	$3,4 \pm 0,3^a$	$15,3 \pm 0,3^c$
НЖК/ПНЖК [SFA/PUFA]	$25,7 \pm 0,1^a$	$18,3 \pm 0,1^b$	$7,6 \pm 0,2^c$	$13,8 \pm 0,2^d$
МНЖК/МНЖК [MUFA/MUFA]	—	—	сл. [tr.]	$1,3 \pm 0,1^a$
МНЖК/ПНЖК [MUFA/PUFA]	$0,3 \pm 0,1^a$	$0,2 \pm 0,1^a$	$1,3 \pm 0,3^b$	$17,3 \pm 0,3^c$
ПНЖК/ПНЖК [PUFA/PUFA]	$70,4 \pm 0,3^a$	$76,0 \pm 0,2^b$	$87,7 \pm 0,2^c$	$52,1 \pm 0,1^d$

Примечание. См. табл. 4.

[Note. See Table 4].

Эффекты быстрой и медленной акклимации на термотропное поведение ДГДГ оказались противоположными. Если при быстрой акклимации максимум теплопоглощения приходился на 30°C (т.е. на существенно более высокую температуру, чем летом), то при медленной акклимации наблюдалась термограмма, подобная таковой зимнего образца ДГДГ, но T_{\max} наблюдался при еще более низкой температуре (-35°C). Это коррелировало с зигзагообразным характером зависимости суммарных параметров ЖК состава ДГДГ (ИН, ненасыщенные / насыщенные ЖК и $n-3/n-6$ ПНЖК), которые значительно снижались при быстрой акклимации. Это совпадало с направлением изменений ЖК состава ДГДГ при смене сезона от зимы к лету. При медленной акклимации значения возрастали и даже превосходили исходный уровень. Среди молекулярных форм в наибольшей степени изменялось содержание форм НЖК / ПНЖК и в меньшей степени ПНЖК / ПНЖК. Причем уровень НЖК / ПНЖК последовательно снижался при быстрой, а затем при медленной акклимации в соответствии с трендом тепловой акклиматизации, а содержание ПНЖК / ПНЖК также последовательно увеличивалось при акклимации в противоположность сезонным изменениям.

Несоответствие сезонных изменений термотропного поведения СХДГ *S. japonica*, подобно МГДГ, классическим представлениям о гомеовязкостной адаптации совпадает с ранее полученными результатами [14]. Понижение T_{\max} СХДГ от зимы к лету сопровождалось резким снижением содержания формы ПНЖК / ПНЖК в 10 раз и возрастанием уровня НЖК / ПНЖК в 2 раза. Возможно, высокая ненасыщенность $n-3$ ПНЖК (18:3 $n-3$, 18:4 $n-3$ и 20:5 $n-3$), входящих в состав форм ПНЖК / ПНЖК, способствует более плотной упаковке молекул СХДГ благодаря структурной гибкости ПНЖК, заполняющих пустоты между одноименно заряженными молекулами. Поэтому драматическое снижение уровня этих молекулярных видов летом может быть главной причиной разрыхления упаковки СХДГ при тепловой акклиматизации *S. japonica*, несмотря на снижение ИН и соотношения ненасыщенные / насыщенные (см. рис. 1, с; табл. 6). Однако при тепловой акклимации место молекулярной формы НЖК / ПНЖК, содержание которой в этом случае мало изменялось, занимала молекулярная форма НЖК / ПНЖК. Но ее уровень повышался, а содержание ПНЖК/ПНЖК снижалось примерно в одинаковой степени (в 2 и 1,5–1,7 раза соответственно) при разных скоростях акклимации. В результате термограммы СХДГ из акклимированных водорослей также сходным образом смещались в сторону температур ниже 0°C и даже более эффективно по сравнению с сезонными изменениями. При этом также наблюдалось усложнение профиля термограмм и соответствующее усиление фазового разделения гликолипида. Снижение скорости акклимации приводило к перераспределению интенсивностей пиков, направленному на усиление наиболее близко расположенных к T_{\max} летнего образца СХДГ.

Таблица 6 [Table 6]
Состав молекулярных видов СХДГ *Saccharina japonica* при прогреве морской воды
(% от суммы молекулярных видов)
[Molecular species composition of SQDG of *Saccharina japonica* when heating seawater
(% of the total molecular species)]

Молекулярные виды [Molecular species]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid acclimation], 16°C/ day	Медленная акклимация [Slow acclimation], 2°C/day	Лето [Summer]
14:0/18:1	0,3 ± 0,2 ^a	2,9 ± 0,1 ^b	3,8 ± 0,4 ^c	4,9 ± 0,3 ^d
16:0/18:1	35,7 ± 0,3 ^a	29,7 ± 0,3 ^b	29,7 ± 0,2 ^b	63,9 ± 0,4 ^c
16:0/18:2	4,0 ± 0,1 ^a	5,7 ± 0,3 ^b	7,2 ± 0,3 ^c	10,0 ± 0,2 ^d
16:0/18:3	7,2 ± 0,2 ^a	19,0 ± 0,4 ^b	21,2 ± 0,1 ^c	6,8 ± 0,3 ^a
18:3/18:4	5,8 ± 0,2 ^a	4,7 ± 0,2 ^b	3,8 ± 0,3 ^c	0,6 ± 0,1 ^d
18:4/20:5	40,6 ± 0,5 ^a	23,5 ± 0,3 ^b	21,1 ± 0,2 ^c	1,0 ± 0,3 ^d
НЖК/НЖК [SFA/SFA]	–	1,7 ± 0,2 ^a	2,6 ± 0,1 ^b	3,5 ± 0,2 ^c
НЖК/МНЖК [SFA/MUFA]	36,1 ± 0,3 ^a	33,3 ± 0,3 ^b	34,3 ± 0,2 ^c	70,7 ± 0,2 ^d
НЖК/ПНЖК [SFA/PUFA]	14,5 ± 0,2 ^a	31,2 ± 0,3 ^b	33,9 ± 0,2 ^c	19,9 ± 0,3 ^d
МНЖК/МНЖК [MUFA/MUFA]	–	сл. [tr.]	сл. [tr.]	0,2 ± 0,1 ^a
МНЖК/ПНЖК [MUFA/PUFA]	–	0,5 ± 0,2 ^a	0,5 ± 0,1 ^a	0,8 ± 0,3 ^a
ПНЖК/ПНЖК [PUFA/PUFA]	49,4 ± 0,4 ^a	33,3 ± 0,3 ^b	28,7 ± 0,2 ^c	4,9 ± 0,2 ^d

Примечание. См. табл. 4.
 [Note. See Table 4].

Предполагалось, что одна из главных функций СХДГ – замещение анионного липида фосфатидилглицерола (ФГ) в фотосинтетических мембранах в условиях недостатка фосфатов для поддержания отрицательного заряда [29]. Однако выяснилось, что для поддержания нормального образования тилакоидных мембран и работы ФСII эти два липида не являются взаимозаменяемыми [30–31]. СХДГ вместе с МГДГ обнаружены в структурах фотосинтетических комплексов в качестве кофакторов, в частности, в зоне контакта мономеров ФСII.

Разделение фаз, характерное для термотропного поведения всех исследованных гликолипидов, возможно, необходимо для обеспечения более вязкой среды для ФСII, сконцентрированных в гранальных тилакоидных мембранах, и более подвижной в стромальных мембранах, где преобладает ФСI [32–33].

Полученные результаты показали, что при разных скоростях тепловой акклимации наблюдается начальный этап подгонки профиля термограмм гликолипидов к таковому летних образцов, сопровождающийся усилением фазового разделения гликолипидов. Однако выявленные изменения скорее можно расценивать как тенденцию: выбранного времени тепловой аккли-

магии оказалось недостаточно для явных сдвигов в профиле термограмм гликолипидов, приближающих их к структуре термограмм летних образцов. Неявный и даже неоднозначный характер акклимационных изменений термотропного поведения основных компонентов липидного матрикса *S. japonica*, возможно, связан с тем, что данный вид является холодолюбивым [4]. Эти водоросли обитают на глубине и не подвергаются в естественных условиях частым перепадам температуры в широком диапазоне [34]. Поэтому *S. japonica*, вероятно, лишена эффективных приспособительных механизмов регуляции физического состояния липидного матрикса мембран в условиях резкого повышения температуры окружающей среды. В результате наблюдаемые изменения тепловых переходов и связанного с ними ЖК состава гликолипидов *S. japonica* носили стрессовый характер.

Заключение

Тепловая акклимация *S. japonica* от 4 до 20°C показала, что параметры ненасыщенности (ИН и соотношение ненасыщенные/насыщенные ЖК) ЖК состава основного гликолипида водоросли МГДГ увеличивались по сравнению с их значениями в зимний период в противоположность акклимационному тренду при смене сезона от зимы к лету. Повышение этих параметров усиливалось при снижении скорости тепловой акклимации с 16 до 2°C/сут. Соотношение $n-3/n-6$ ПНЖК, которое уменьшается при тепловой акклимации в полярных липидах морских макрофитов, мало изменялось в МГДГ и СХДГ *S. japonica* ни при быстрой, ни при медленной акклимации. Только в ДГДГ соотношение $n-3/n-6$ ПНЖК уменьшалось в соответствии с сезонным трендом, особенно при быстрой акклимации. В отличие от МГДГ, параметры ненасыщенности ЖК состава ДГДГ и СХДГ снижались при быстрой акклимации. При медленной акклимации изменения ненасыщенности ослаблялись или носили противоположный характер в СХДГ и ДГДГ соответственно. Результатом тепловой акклимации явилось усиление фазового разделения гликолипидов, которое можно рассматривать как начальный этап подгонки профиля термограмм гликолипидов к таковому летних образцов. Вероятно, выбранные скорости тепловой акклимации слишком высокие для проявления более четких изменений термотропного поведения основных липидов тилакоидных мембран, соответствующих сезонным трендам. Причиной неоднозначного, стрессового характера изменений ЖК состава и калориметрических переходов гликолипидов *S. japonica* при тепловой акклимации, вероятно, являются холодолюбивость и отсутствие резких колебаний температуры в естественных условиях обитания этого вида морских макроводорослей.

Литература

1. Loureiro R., Gachon C.M., Rebours C. Seaweed cultivation: potential and challenges of crop domestication at an unprecedented pace // *New Phytologist*. 2015. Vol. 206. PP. 489–92. doi: 10.1111/nph.13278

2. King N.G., Wilcockson D.C., Webster R., Smale D.A., Hoelters L.S., Moore P.J. Cumulative stress restricts niche filling potential of habitat-forming kelps in a future climate // *Functional Ecology*. 2018. Vol. 32. PP. 288–299. doi: 10.1111/1365-2435.12977
3. Cheng L., Abraham J., Hausfather Z., Trenberth K.E. How fast are the oceans warming? // *Science*. 2019. Vol. 363. PP. 128–129. doi: 10.1126/science.aav7619
4. Smale D.A. Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems // *New Phytologist*. 2019. doi: 10.1111/nph.16107
5. Крупнова Т.Н. Прогнозирование запасов ламинарии с заблаговременностью в два года // *Известия ТИНРО*. 2012. Т. 170. С. 30–44.
6. Gao X., Endo H., Agatsuma Yu. Effect of increased seawater temperature on biomass, growth, and maturation of *Saccharina japonica* near its southern limit in northern Japan // *Journal of Applied Phycology*. 2015. Vol. 27. PP. 1263–1270. doi: 10.1007/s10811-014-0417-0
7. Perkins S.E., Alexander L.V., Nairn J.R. Increasing frequency, intensity and duration of observed global heatwaves and warm spells // *Geophysical Research Letters*. 2012. Vol. 39: L20714. doi: 10.1029/2012GL053361
8. Sandblom E., Gräns A., Axelsson M., Seth H. Temperature acclimation rate of aerobic scope and feeding metabolism in fishes: implications in a thermally extreme future // *Proceedings of Royal Society B*. 2014. Vol. 281: 20141490. doi: 10.1098/rspb.2014.1490
9. Charrier B., Abreu M.H., Araujo R., Bruhn A., Coates J.C., De Clerck O., Katsaros C., Robaina R.R., Wichard T. Furthering knowledge of seaweed growth and development to facilitate sustainable aquaculture // *New Phytologist*. 2017. Vol. 216. PP. 967-975. doi: 10.1111/nph.14728
10. Ernst R., Ejsing C.S., Antonny B. Homeoviscous adaptation and the regulation of membrane lipids // *Journal of Molecular Biology*. 2016. Vol. 428. PP. 4776–4791. doi: 10.1016/j.jmb.2016.08.013
11. Zhang Z., Qu C., Yao R., Nie Y., Xu C., Miao J., Zhong B. The parallel molecular adaptations to the antarctic cold environment in two psychrophilic green algae // *Genome Biology and Evolution*. 2019. Vol. 11, №7. PP. 1897–1908. doi: 10.1093/gbe/evz104
12. Kobayashi K., Endo K., Wada H. Roles of lipids in photosynthesis // *Lipids in Plant and Algae Development*, Subcell. Biochem. / Nakamura Y., Li-Beisson, Y. Eds. Switzerland : Springer International Publishing, 2016. Vol. 86. PP. 21–50.
13. Hölzl G., Dörmann P. Chloroplast Lipids and Their Biosynthesis // *Annual Review of Plant Biology*. 2019. Vol. 70, № 1. doi:10.1146/annurev-arplant-050718-100202
14. Sanina N., Goncharova S., Kostetsky E. Seasonal changes of fatty acid composition and thermotropic behavior of polar lipids from marine macrophytes // *Phytochemistry*. 2008. Vol. 69, № 7. PP. 1517–1527. doi: 10.1016/j.phytochem.2008.01.014
15. Blich E.G., Dyer W.I. A rapid method of total lipid extraction and purification // *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*. 1959. Vol. 37. PP. 911–918. doi: 10.1139/o59-099.
16. Vaskovsky V.E., Khotimchenko S.V. HPTLC of polar lipids of algae and other plants // *Journal of High Resolution Chromatography*. 1982. Vol. 5. PP. 635–636. doi: 10.1002/jhrc.1240051113.
17. Christie W.W. Equivalent chain length of methyl ester derivatives of fatty acids on gas chromatography A reappraisal // *Journal of Chromatography*. 1988. Vol. 447. PP. 305–314. doi: 10.1016/0021-9673(88)90040-4
18. Carrol K.K. Quantitative estimation of peak areas in gas-liquid chromatography // *Nature*. 1961. Vol. 191. PP. 377–378. doi: 10.1038/192965b0
19. Kostetsky E., Chopenko N., Barkina M., Velansky P., Sanina N. Fatty acid composition and thermotropic behavior of glycolipids and other membrane lipids of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) inhabiting different climatic zones // *Marine Drugs*. 2018. Vol. 16. PP. 1–14. doi: 10.3390/md16120494
20. Garab G., Ughy B., Goss R. Role of MGDG and non-bilayer lipid phases in the structure and dynamics of chloroplast thylakoid membranes / Nakamura Yu., Li-Beisson Y. (Eds.).

- Lipids in Plant and Algae Development. Switzerland : Springer International Publishing, 2016. PP. 127–157. doi: 10.1007/978-3-319-25979-6_6
21. Brown M.F. Curvature forces in membrane lipid–protein interactions // *Biochemistry*. 2012. Vol. 51. PP. 9782–9795. doi: 10.1021/bi301332v
 22. Lauritzen L., Hansen H.S., Jorgesen M.H., Michaelsen K.F. The essentiality of long chains n-3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina // *Progress of Lipid Research*. 2001. Vol. 40. PP. 1–94. doi: 10.1016/S0163-7827(00)00017-5
 23. Calder P.C. n-3 Polyunsaturated fatty acids, inflammation, and inflammatory diseases // *American Journal of Clinical Nutrition*. 2006. V. 83 (suppl.). PP. 1505–1519. doi: 10.1093/ajcn/83.6.1505S
 24. Wallis J.G., Browse J. Lipid biochemists salute the genome // *The Plant Journal*. 2010. Vol. 61. PP. 1092–1106. doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04125.x
 25. Костецкий Э.Я., Санина Н.М., Науменко Н.В. Влияние состава жирных кислот на структуру термограммы фазового перехода фосфатидилхолина их голотурии *Cucumaria fraudatrix* // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 1992. Т. 28, № 4. С. 426–433.
 26. Kostetsky E.Y., Goncharova S.N., Sanina N.M., Shnyrov V.L. Season influence on lipid composition of marine macrophytes // *Botanica Marina*. 2004. Vol. 47. PP. 134–139. doi: 10.1515/BOT.2004.013
 27. Umena Y., Kawakami K., Shen J.R., Kamiya N. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å // *Nature*. 2011. Vol. 473. PP. 55–61. doi: 10.1038/nature09913
 28. Becker S., Graeve M., Bischof K. Photosynthesis and lipid composition of the Antarctic endemic rhodophyte *Palmaria decipiens*: effects of changing light and temperature levels // *Polar Biology*. 2010. Vol. 33. PP. 945–955. doi: 10.1007/s00300-010-0772-5
 29. Yu B., Benning C. Anionic lipids are required for chloroplast structure and function of *Arabidopsis* // *The Plant Journal*. 2003. Vol. 36. PP. 762–770. doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01918.x
 30. Sakurai I., Hagio M., Gombos Z., Tuystjarvi T., Paakkari V., Aro E.M., Wada H. Requirement of phosphatidylglycerol for maintenance of photosynthetic machinery // *Plant Physiology*. 2003. Vol. 133. PP. 1376–1384. doi: 10.1104/pp.103.026955
 31. Pineau B., Girard-Bascou J., Eberhard S., Choquet Y., Trémolières A., Gérard-Hirne C., Bennardo-Connan A., Decottignies P., Gillet S., Wollman F.A. A single mutation that causes phosphatidylglycerol deficiency impairs synthesis of photosystem II cores in *Chlamydomonas reinhardtii* // *European Journal of Biochemistry*. 2004. Vol. 271. PP. 329–338. doi: 10.1046/j.1432-1033.2003.03931.x
 32. Austin J.R., Staehelin A.L. Three-dimensional architecture of grana and stroma thylakoids of higher plants as determined by electron tomography // *Plant Physiology*. 2011. Vol. 155. PP. 1601–1611. doi: 10.1104/pp.110.170647
 33. Kirchoff H., Sharpe R.M., Herbstova M., Yarbrough R., Edwards G.E. Differential mobility of pigmentprotein complexes in granal and agranal thylakoid membranes of C₃ and C₄ plants // *Plant Physiology*. 2013. Vol. 161. PP. 497–507. doi: 10.1104/pp.112.207548
 34. Белоус О.С., Титлянова Т.В., Титлянов Э.А. Морские растения бухты Троица и смежных акваторий (залив Петра Великого, Японское море). Владивосток : Дальнаука, 2013. 263 с.

Поступила в редакцию 08.05.2019 г.; повторно 26.10.2019 г.;
принята 07.11.2019 г.; опубликована 27.12.2019 г.

Авторский коллектив:

Баркина Мария Юрьевна – аспирант кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0244-517X>

E-mail: marybarkin@yandex.ru

Помазёнок Людмила Александровна – канд. биол. наук, доцент кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

E-mail: l.vorobushek@mail.ru

Чопенко Наталья Сергеевна – канд. биол. наук, доцент кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0244-517X>

E-mail: natali_1389@mail.ru

Веланский Пётр Владимирович – канд. биол. наук, ведущий инженер кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-9889-9362>

E-mail: velanskiy.pv@dvfu.ru

Костецкий Эдуард Яковлевич – д-р биол. наук, профессор кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

E-mail: kostetskiy.yeya@dvfu.ru

Санина Нина Михайловна – д-р биол. наук, профессор кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-5838-691X>

E-mail: sanina.nm@dvfu.ru

For citation: Barkina MYu, Pomazenkova LA, Chopenko NS, Velansky PV, Kostetsky EYa, Sanina NM. Effect of warm acclimation rate on fatty acid composition and phase transitions of *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) glycolipids. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:135-157. doi: 10.17223/19988591/47/7 In Russian, English Summary

**Maria Yu. Barkina, Ludmila A. Pomazenkova, Natalia S. Chopenko,
Peter V. Velansky, Eduard Ya. Kostetsky, Nina M. Sanina**

Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation

Effect of warm acclimation rate on fatty acid composition and phase transitions of *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) glycolipids

Saccharina japonica is a valuable commercial species and the most common object of mariculture. Temperature is a powerful factor determining the growth and development of macroalgae. Rational mariculture and an understanding of the dynamics of marine ecosystems require the study of the physicochemical basis of temperature adaptation. The key mechanism of this process is the redistribution of the fatty acid (FA) composition of polar lipids, maintaining the optimal liquid-crystalline state of the biomembrane lipid matrix. In the conditions of increasing ambient temperature variability, the rate of changes aimed at the thermal adaptation of ectothermic organisms, which include plants, becomes particularly important. However, to date, the effect of the temperature acclimation rate on ectothermic organisms has been little studied. The present paper aims to study the ability of *S. japonica* to adapt the physicochemical properties of the main polar lipids to elevated ambient temperature at

different rates of seawater heating. Algae were collected in the Sea of Japan in winter at a water temperature of 4 °C and warmed to a summer temperature of 20 °C at rates of 16 °C/d (rapid acclimation) and 2 °C/d (slow acclimation). We isolated glycolipids monogalactosyldiacylglycerol (MGDG), digalactosyldiacylglycerol (DGDG) and sulfoquinovosyldiacylglycerol (SQDG) from acclimated algae as well as their thalli, collected in winter and summer, and studied their FA composition, the composition of molecular species and thermal transitions from crystalline state to liquid crystalline state, which is optimal for functioning of biomembranes, by GLC, HPLC-MS and differential scanning calorimetry (DSC), respectively. Statistical significance was analyzed using Student's *t*-test ($p \leq 0.05$).

The results of this study showed that rapid thermal acclimation caused an increase in the unsaturation index (UI) and the ratio of unsaturated/saturated FA of the main lipid of thylakoid membranes MGDG (See Table 1), in contrast to both acclimatization and acclimation changes in the FA composition of the remaining glycolipids DGDG and SQDG when a season changes from winter to summer (See Tables 2-3). The opposite character of changes in the unsaturation of the FA composition of MGDG compared with DGDG and SQDG was also preserved during slow thermal acclimation. Slow warming only strengthened this feature in MGDG, contributed to increasing the unsaturation of FA composition of DGDG as opposed to the effect of rapid acclimation or weakened its effect in SQDG. The ratio of *n*-3/*n*-6 polyunsaturated fatty acids (PUFAs), the decrease of which, that is, increase in the share of *n*-6 PUFAs in polar lipids of marine macrophytes during thermal acclimatization is important both for regulating the viscosity of membrane lipids, and for strengthening mediators derived from PUFAs in the physiologically active season. However, during thermal acclimation, the *n*-3/*n*-6 ratio of PUFAs changed a little in MGDG and SQDG of *S. japonica* regardless of the acclimation rate. Only in DGDG, the *n*-3/*n*-6 ratio of PUFAs decreased in accordance with the seasonal trend, especially at rapid acclimation. These changes in the FA composition of glycolipids were accompanied by equally ambiguous changes in their thermotropic behavior. Thermal acclimation caused the phase separation of MGDG, which was characterized by splitting of the peak of crystal – liquid crystal thermal transition of the glycolipid into the low and high temperature peaks, while the seasonal effect contributed to a decrease in the peak maximum temperature (T_{\max}) to the low temperature region by 20°C (See Fig. 1a). Phase separation of MGDG was accompanied by an increase in the percentage of molecular PUFA/PUFA forms, as well as monounsaturated FA (MUFA)/PUFA, and a decrease in saturated FA (SFA)/PUFA (See Table 4). However, the warming up of sea water at a rate of 16°C/d and 2°C/d was not enough to bring the profile of the thermogram acclimatization and acclimation closer to that of the summer sample. Similar acclimation changes, which had a character of the emerging trend of fitting the profile of thermograms, were observed in the DGDG and SQDG calorimetric transitions (See Fig. 1b, c), which were based not so much on the FA composition as a whole but on the composition of their molecular species/forms (See Tables 5-6).

Consequently, an increase in seawater temperature from 4 °C to 20 °C at rates of 16 °C/d or 2 °C/d showed an ambiguous, stressful nature of the FA composition and calorimetric transitions of glycolipids from *S. japonica* during thermal acclimation. The low efficiency of molecular mechanisms underlying maintenance of the liquid crystalline state of the main polar lipids of *S. japonica* that is optimal for functioning of the membranes is probably due to cold-loving nature and absence of sharp temperature fluctuations in the natural habitats of this species of marine macroalgae.

The paper contains 1 Figure, 6 Tables and 34 References.

Key words: *Laminaria*; warm acclimation; membrane lipids; fatty acids; polyunsaturated fatty acids; molecular species; calorimetric transitions.

Abbreviations: DGDG - Digalactosyldiacylglycerol; DSC - Differential scanning calorimetry; FA - Fatty acid; GLC - Gas-liquid chromatography; HPLC - High-performance liquid chromatography; MEFA - Methyl esters of fatty acids; MGDG - Monogalactosyldiacylglycerol; MUFA - Monounsaturated FA; PUFA - Polyunsaturated FA; SFA - Saturated FA; SQDG - Sulfoquinovosyldiacylglycerol; T_{\max} - Peak maximum temperature of phase transition; TLC - Thin-layer chromatography; UI - Unsaturation index.

Funding: This research was funded by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation, the State Assignment No 6.5736.2017/6.7.

The authors declare no conflict of interest.

References

1. Loureiro R, Gachon CM, Rebours C. Seaweed cultivation: Potential and challenges of crop domestication at an unprecedented pace. *New Phytol.* 2015;206:489-92. doi: [10.1111/nph.13278](https://doi.org/10.1111/nph.13278)
2. King NG, Wilcockson DC, Webster R, Smale DA, Hoelters LS, Moore PJ. Cumulative stress restricts niche filling potential of habitat-forming kelps in a future climate. *Funct Ecol.* 2018;32:288-299. doi: [10.1111/1365-2435.12977](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12977)
3. Cheng L, Abraham J, Hausfather Z, Trenberth KE. How fast are the oceans warming? *Science.* 2019;363:128-129. doi: [10.1126/science.aav7619](https://doi.org/10.1126/science.aav7619)
4. Smale DA. Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. *New Phytol.* 2019. doi: [10.1111/nph.16107](https://doi.org/10.1111/nph.16107)
5. Krupnova TN. Prognozirovanie zapasov laminarii s zablagovremennost'yu v dva goda [Forecasting of the laminaria *Saccharina japonica* stock with the lead time of two years]. *Izvestiya TINRO = Transactions of the Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography.* 2012;170:30-44. In Russian
6. Gao X, Endo H, Agatsuma Yu. Effect of increased seawater temperature on biomass, growth, and maturation of *Saccharina japonica* near its southern limit in northern Japan. *J Appl Phycol.* 2015;27:1263-1270. doi: [10.1007/s10811-014-0417-0](https://doi.org/10.1007/s10811-014-0417-0)
7. Perkins SE, Alexander LV, Nairn JR. Increasing frequency, intensity and duration of observed global heatwaves and warm spells. *Geophys Res Lett.* 2012;39:L20714. doi: [10.1029/2012GL053361](https://doi.org/10.1029/2012GL053361)
8. Sandblom E, Gräns A, Axelsson M, Seth H. Temperature acclimation rate of aerobic scope and feeding metabolism in fishes: implications in a thermally extreme future. *Proc Biol Sci.* 2014;281:20141490. doi: [10.1098/rspb.2014.1490](https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1490)
9. Charrier B, Abreu MH, Araujo R, Bruhn A, Coates JC, De Clerck O, Katsaros C, Robaina RR, Wichard T. Furthering knowledge of seaweed growth and development to facilitate sustainable aquaculture. *New Phytol.* 2017;216:967-975. doi: [10.1111/nph.1472810](https://doi.org/10.1111/nph.1472810)
10. Ernst R, Ejsing CS, Antonny B. Homeoviscous adaptation and the regulation of membrane lipids. *J Mol Biol.* 2016;428:4776-4791. doi: [10.1016/j.jmb.2016.08.013](https://doi.org/10.1016/j.jmb.2016.08.013)
11. Zhang Z, Qu C, Yao R, Nie Y, Xu C, Miao J, Zhong B. The parallel molecular adaptations to the antarctic cold environment in two psychrophilic green algae. *Genome Biol Evolut.* 2019;11:1897-1908. doi: [10.1093/gbe/evz104](https://doi.org/10.1093/gbe/evz104)
12. Kobayashi K, Endo K, Wada H. Roles of lipids in photosynthesis. Lipids in Plant and Algae Development. Nakamura Y and Li-Beisson Y, editors. Cham: Springer International Publishing; 2016. pp. 21-50.
13. Hölzl G, Dörmann P. Chloroplast Lipids and Their Biosynthesis. *Annu Rev Plant Biol.* 2019;70(1). doi: [10.1146/annurev-arplant-050718-100202](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100202)
14. Sanina N, Goncharova S, Kostetsky E. Seasonal changes of fatty acid composition and thermotropic behavior of polar lipids from marine macrophytes. *Phytochemistry.* 2008;69(7):1517-1527. doi: [10.1016/j.phytochem.2008.01.014](https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2008.01.014)

15. Bligh EG, Dyer WI. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J Biochem Physiol.* 1959;37:911-918. doi: [10.1139/o59-099](https://doi.org/10.1139/o59-099)
16. Vaskovsky VE, Khotimchenko SV. HPTLC of polar lipids of algae and other plants. *J High Resolut Chromatogr.* 1982;5:635-636. doi: [10.1002/jhrc.1240051113](https://doi.org/10.1002/jhrc.1240051113)
17. Christie WW. Equivalent chain length of methyl ester derivatives of fatty acids on gas chromatography A reappraisal. *J Chromatogr.* 1988;447:305-314. doi: [10.1016/0021-9673\(88\)90040-4](https://doi.org/10.1016/0021-9673(88)90040-4)
18. Carrol KK. Quantitative estimation of peak areas in gas-liquid chromatography. *Nature.* 1961;191:377-378. doi: [10.1038/192965b0](https://doi.org/10.1038/192965b0)
19. Kostetsky E, Chopenko N, Barkina M, Velansky P, Sanina N. Fatty acid composition and thermotropic behavior of glycolipids and other membrane lipids of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) inhabiting different climatic zones. *Mar Drugs.* 2018;16:494:1-14. doi: [10.3390/md16120494](https://doi.org/10.3390/md16120494)
20. Garab G, Ughy B, Goss R. Role of MGDG and non-bilayer lipid phases in the structure and dynamics of chloroplast thylakoid membranes. In: *Lipids in plant and algae development.* Nakamura Yu and Li-Beisson Yo, editors. Switzerland: Springer International Publishing; 2016. pp. 127-157. doi: [10.1007/978-3-319-25979-6_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-25979-6_6)
21. Brown MF. Curvature forces in membrane lipid-protein interactions. *Biochemistry.* 2012;51:9782-9795. doi: [10.1021/bi301332v](https://doi.org/10.1021/bi301332v)
22. Lauritzen L, Hansen HS, Jorgesen MH, Michaelsen KF. The essentiality of long chains n-3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina. *Prog Lipid Res.* 2001;40:1-94. doi: [10.1016/S0163-7827\(00\)00017-5](https://doi.org/10.1016/S0163-7827(00)00017-5)
23. Calder PC. n-3 Polyunsaturated fatty acids, inflammation, and inflammatory diseases. *Am J Clin Nutr.* 2006;83(Suppl.):1505-1519. doi: [10.1093/ajcn/83.6.1505S](https://doi.org/10.1093/ajcn/83.6.1505S)
24. Wallis JG, Browse J. Lipid biochemists salute the genome. *Plant J.* 2010;61:1092-1106. doi: [10.1111/j.1365-313X.2010.04125.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04125.x)
25. Kostetsky EYa, Sanina NM, Naumenko NV. Vliyanie sostava zhirnykh kislot na strukturu termogrammy fazovogo perekhoda fosfatidilkholina ikh goloturii *Cucumaria fraudatrix* [Effect of the fatty acid composition on the thermogram structure of phase phosphatidylcholine transition in holothurian *Cucumaria fraudatrix*]. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii.* 1992;28(4):426-433.
26. Kostetsky EY, Goncharova SN, Sanina NM, Shnyrov VL. Season influence on lipid composition of marine macrophytes. *Bot Mar.* 2004;47:134-139. doi: [10.1515/BOT.2004.013](https://doi.org/10.1515/BOT.2004.013)
27. Umena Y, Kawakami K, Shen JR, Kamiya N. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature.* 2011;473:55-61. doi: [10.1038/nature09913](https://doi.org/10.1038/nature09913)
28. Becker S, Graeve M, Bischof K. Photosynthesis and lipid composition of the Antarctic endemic rhodophyte *Palmaria decipiens*: effects of changing light and temperature levels. *Polar Biol.* 2010;33:945-955. doi: [10.1007/s00300-010-0772-5](https://doi.org/10.1007/s00300-010-0772-5)
29. Yu B, Benning C. Anionic lipids are required for chloroplast structure and function of *Arabidopsis*. *Plant J.* 2003;36:762-770. doi: [10.1046/j.1365-313X.2003.01918.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01918.x)
30. Sakurai I, Hagio M, Gombos Z, Tyystjarvi T, Paakkari V, Aro EM, Wada H. Requirement of phosphatidylglycerol for maintenance of photosynthetic machinery. *Plant Physiol.* 2003;133:1376-1384. doi: [10.1104/pp.103.026955](https://doi.org/10.1104/pp.103.026955)
31. Pineau B, Girard-Bascou J, Eberhard S, Choquet Y, Trémoières A, Gérard-Hirne C, Bennardo-Connan A, Decottignies P, Gillet S, Wollman FA. A single mutation that causes phosphatidylglycerol deficiency impairs synthesis of photosystem II cores in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Eur J Biochem.* 2004;271:329-338. doi: [10.1046/j.1432-1033.2003.03931.x](https://doi.org/10.1046/j.1432-1033.2003.03931.x)
32. Austin JR, Staehelin AL. Three-dimensional architecture of grana and stroma thylakoids of higher plants as determined by electron tomography. *Plant Physiol.* 2011;155:1601-1611. doi: [10.1104/pp.110.170647](https://doi.org/10.1104/pp.110.170647)

33. Kirchhoff H, Sharpe RM, Herbstova M, Yarbrough R, Edwards GE. Differential mobility of pigment-protein complexes in granal and agranal thylakoid membranes of C₃ and C₄ plants. *Plant Physiol.* 2013;161:497-507. doi: [10.1104/pp.112.207548](https://doi.org/10.1104/pp.112.207548)
34. Belous OS, Titlyanova TV, Titlyanov EA. Morskie rasteniya bukhty Troitsa i smezhnykh akvatoriy (Zaliv Petra Velikogo, Yaonskoe more) [Marine plants of Troitsa Bay and adjacent waters (Peter the Great Bay, Sea of Japan)]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 2013. 263 p. In Russian

*Received 08 May 2019; Revised 26 October 2019;
Accepted 07 November 2019; Published 27 December 2019*

Author info:

Barkina Maria Yu, Postgraduate Student, Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8651-3709>

E-mail: marybarkin@yandex.ru

Pomazenkova Ludmila A, Cand. Sci. (Biol.), Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

E-mail: l.vorobushek@mail.ru

Chopenko Natalia S, Cand. Sci. (Biol.), Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0244-517X>

E-mail: natali_1389@mail.ru

Velansky Peter V, Cand. Sci. (Biol.), Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-9889-9362>

E-mail: velanskiy.pv@dvfu.ru

Kostetsky Eduard Ya, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

E-mail: kostetskiy.yeya@dvfu.ru

Sanina Nina M, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-5838-691X>

E-mail: sanina.nm@dvfu.ru

УДК 581.1

doi: 10.17223/19988591/48/8

Ю.Е. Колупаев, Т.О. Ястреб

*Харьковский национальный аграрный университет
им. В.В. Докучаева, г. Харьков, Украина*

Сероводород и адаптация растений к действию абиотических стрессоров

Сероводород (H_2S) является одним из ключевых газотрансмиттеров в растительных и животных клетках. Однако представления о его месте в сигнальных сетях растительных клеток, характере взаимодействия с другими посредниками и роли в формировании конкретных защитных реакций при действии стресс-факторов в настоящее время лишь формируются. В обзоре кратко описаны основные пути синтеза сероводорода, его функциональное взаимодействие с другими сигнальными посредниками (ионами кальция, активными формами кислорода, оксидом азота) и некоторыми фитогормонами. Приведены сведения о влиянии H_2S на процессы адаптации растений к действию экстремальных температур, обезвоживания, засоления, тяжелых металлов. Акцентируется внимание на его роли в регуляции состояния антиоксидантной системы, синтеза пролина и вторичных метаболитов с протекторными свойствами. Обсуждены сведения о механизмах влияния сероводорода на состояние устьиц. Рассмотрены возможности использования доноров сероводорода для индуцирования устойчивости растений к стрессорам, регуляции прорастания семян, предотвращения потерь урожая при хранении.

Ключевые слова: *сероводород; активные формы кислорода; кальций; оксид азота; фитогормоны; антиоксидантная система; устойчивость.*

Введение

Сероводород (H_2S), наряду с монооксидом азота (NO) и монооксидом углерода (CO) относится к ключевым молекулам-газотрансмиттерам в клетках растений и животных [1–3]. Под термином «сероводород» подразумевают не только H_2S как растворенное газообразное соединение, но и анион HS^- , в который в физиологически нормальных условиях превращается около 80% молекулярного сероводорода [4].

До 90-х гг. прошлого столетия сероводород в физиологии и биохимии животных и растений рассматривался в основном как токсикант. На при-

Сокращения: GYY4137 – morpholin-4-ium-4-methoxyphenyl [morpholino] phosphinodithioate; РГЮ – 2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide; АБК – абсцизовая кислота; АФК – активные формы кислорода; ЖАК – жасмоновая кислота; НПП – нитропруссид натрия; СОД – супероксиддисмутаза; ФЛ – фосфолипаза; ЭГТА – этиленгликоль-бис(2-аминоэтил-эфир)тетрауксусная кислота.

мере многих видов растений было показано, что фумигация сероводородом вызывает повреждения листьев, дефолиацию и угнетение роста [5, 6]. С другой стороны, достаточно давно были обнаружены эффекты активации роста растений под влиянием H_2S в низких концентрациях [5]. Позднее стали накапливаться экспериментальные данные, свидетельствующие о возможной сигнальной роли сероводорода в клетках растений [7]. В настоящее время получены сведения о его тесных функциональных связях с другими известными сигнальными посредниками (в частности, с ионами кальция, монооксидом азота (NO), активными формами кислорода (АФК)), а также с рядом фитогормонов [8, 9]. В связи с этим сероводород рассматривается как агент, участвующий в регуляции многих функций растительного организма, в частности, ростовых процессов, созревания и старения плодов, адаптации к действию стрессоров самой разной природы [9–12].

Активация адаптивных реакций растений является одним из наиболее ярких физиологических эффектов сероводорода [3, 8, 13]. Однако механизмы активации стресс-протекторных систем растений под влиянием H_2S , непосредственные мишени его действия, сигнальные и гормональные посредники, обеспечивающие физиологические эффекты, остаются малоизученными. Также не сформировались четкие представления о функциях сероводорода как посредника в реализации действия других физиологически активных веществ, в частности, фитогормонов [9–14]. Анализ и систематизация таких сведений и стали целью настоящего обзора.

Образование сероводорода у растений

Одним из критериев, позволяющих отнести то или иное соединение к газотрансмиттерам, является наличие у живых организмов ферментативной системы его синтеза и деградации [4]. К настоящему времени установлено, что сероводород у растений может синтезироваться, как минимум, с помощью шести ферментов.

Одним из основных путей синтеза H_2S у растений считается превращение L-цистеина в пируват с высвобождением сероводорода и аммония (рис. 1) [15]. Эта реакция катализируется L-цистеиндесульфгидразой (КФ 4.4.1.1), которая может быть локализована в цитоплазме, пластидах и митохондриях [7, 16]. Также возможно образование сероводорода из D-цистеина под действием находящейся в цитоплазме D-цистеиндесульфгидразы (КФ 4.4.1.15) [16, 17]. Кроме того, сероводород может синтезироваться путем восстановления сульфита с участием сульфитредуктазы (КФ 1.8.7.1) [7]. При этом в качестве восстановителя серы используется восстановленный ферредоксин.

Образование сероводорода у растений может происходить и с участием β-цианоаланин-синтазы (КФ 4.1.1.9) [8]. Этот митохондриальный фермент катализирует реакцию конденсации L-цистеина и цианида с выделением сероводорода [18]. Считается, что его основная функция связана с контролем

содержания токсичного CN^- . Цистеинсинтаза (КФ 2.5.1.47), локализованная в цитозоле, митохондриях и хлоропластах, также может вносить вклад в образование сероводорода (рис. 1). Она катализирует обратимую реакцию между L-цистеином и ацетатом с образованием O-ацетил-L-серина и H_2S [18, 19]. Наконец, сероводород может выделяться при разложении карбонилсульфида с помощью находящейся в хлоропластах и цитоплазме карбоангидразы (КФ 4.2.1.1) (рис. 1) [20].

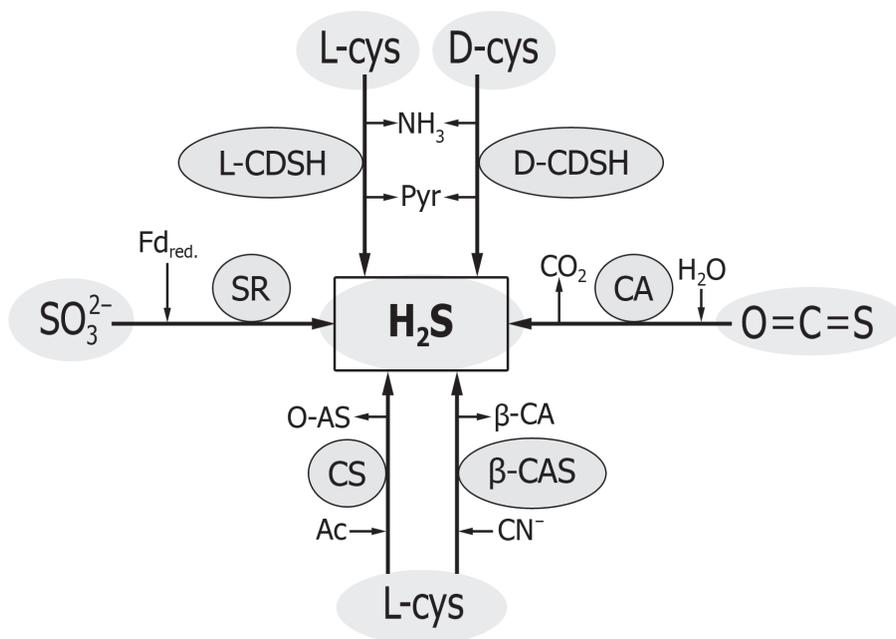


Рис. 1. Пути синтеза сероводорода у растений (пояснения в тексте):

Ac – ацетат; CA – карбоангидраза; SR – сульфитредуктаза; Fd_{red} – ферредоксин восстановленный; CS – цистеинсинтаза; Pyr – пируват; L-cys, D-cys – L- и D-цистеин соотв.; L-, D-CDSH – L- и D-цистеиндесульфгидраза соотв., O-AS – O-ацетилсерин; β -CA – β -цианоаланин; β -CAS – β -цианоаланинсинтаза

[Fig 1. Ways of hydrogen sulfide synthesis in plants (explanation in the text).

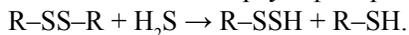
Ac - Acetate; CA - Carbonic anhydrase; SR - Sulfite reductase; Fd_{red} - Ferredoxin reduced; CS - Cysteine synthase; Pyr - Pyruvate; L-cys, D-cys - L- and D-cysteine, resp.; L-, D-CDSH - L- and D-cysteine desulfhydrase, resp., O-AS - O-acetylserine; β -CA - β -cyanoalanine; β -CAS - β -cyanoalanine synthase]

Наряду с ферментативными системами синтеза сероводорода, в растениях присутствует энзим, обеспечивающий его деградацию, – O-ацетилсеринлиаза [21].

Сигналинг с участием сероводорода в растительных клетках

Сероводород, как и другие молекулы-газотрансмиттеры, в растительных клетках не имеет специфических молекулярных рецепторов. Предполагает-

ся, что первичные молекулярные эффекты H_2S связаны с S-сульфгидратацией (персульфидированием) – превращением остатков цистеина $-SH$ в $-SSH$ [22]. Также возможно его взаимодействие с дисульфидами белков, при котором образуются восстановленный и персульфидированный остатки [23]:



Сульфгидратация относится к важным посттрансляционным модификациям белков. Наиболее распространёнными белками, состояние которых регулируется путем сульфгидратации, являются пероксиредоксины [23], которые, в свою очередь, относятся к ключевым участникам клеточной редокс-регуляции [24]. В то же время данные, полученные методами биоинформатики, указывают что персульфидированию может подвергаться до 5% протеома растительной клетки [25]. Среди персульфидированных белков могут быть участники гликолиза, цикла трикарбоновых кислот, цикла Кальвина, биосинтеза крахмала.

Однако сведений, которые бы позволяли связать процессы персульфидирования определенных белковых мишеней с сигнальными процессами, обеспечивающими изменение экспрессии конкретных генов, пока очень мало. Интересным примером может быть зависимый от сероводорода холодоиндуцированный синтез вторичного метаболита кукурбитацина у растений огурца [26]. Этот терпеноид повышает устойчивость растений к патогенам, в частности, к *Phytophthora melonis*. Показано, что его синтез связан с S-сульфгидратацией двух транскрипционных факторов, связывающихся с промотором гена синтазы кукурбитацина. Данный процесс, происходящий в клетках листьев огурца, может быть следствием вызываемого холодом (действием температуры $4^\circ C$) усиления экспрессии генов различных молекулярных форм L- и D-дисульфгидраз и увеличения содержания сероводорода [26].

В целом же более или менее четкие представления о механизмах передачи клеточных сигналов с участием сероводорода еще не сформировались. Предполагается, что сероводород вовлекается в процессы редокс-регуляции, происходящие с участием АФК и NO , а также может влиять на кальциевый гомеостаз (рис. 2) [8].

Вероятно, во многих случаях АФК выступают в роли посредников в реализации сигнальных процессов, в которых задействован сероводород. Так, обработка проростков пшеницы ингибитором синтеза сероводорода аминоксикусной кислотой частично устраняла вызываемое осмотическим стрессом повышение содержания пероксида водорода и нивелировала эффект активации антиоксидантных ферментов [27]. Авторы полагают, что пероксид водорода в цепи сигналинга, индуцируемого обезвоживанием, находится ниже сероводорода.

АФК, в частности, пероксид водорода, могут быть посредниками и в реализации сигнальных эффектов экзогенного сероводорода. Так, вызываемое донором сероводорода гидросульфидом натрия повышение теплоустойчи-

ности клеток coleoptилей пшеницы, которому предшествовало транзитное усиление генерации АФК, устранялось под действием антиоксидантов бутилгидрокситолуола и диметилтиомочевины [28]. Ингибиторными методами показано, что экзогенный сероводород вызывает зависимое от НАДФН-оксидазы, но не от внеклеточной пероксидазы, усиление генерации клеточной поверхностью супероксидного анион-радикала и последующее его превращение в пероксид водорода с помощью супероксиддисмутазы (СОД) [29].

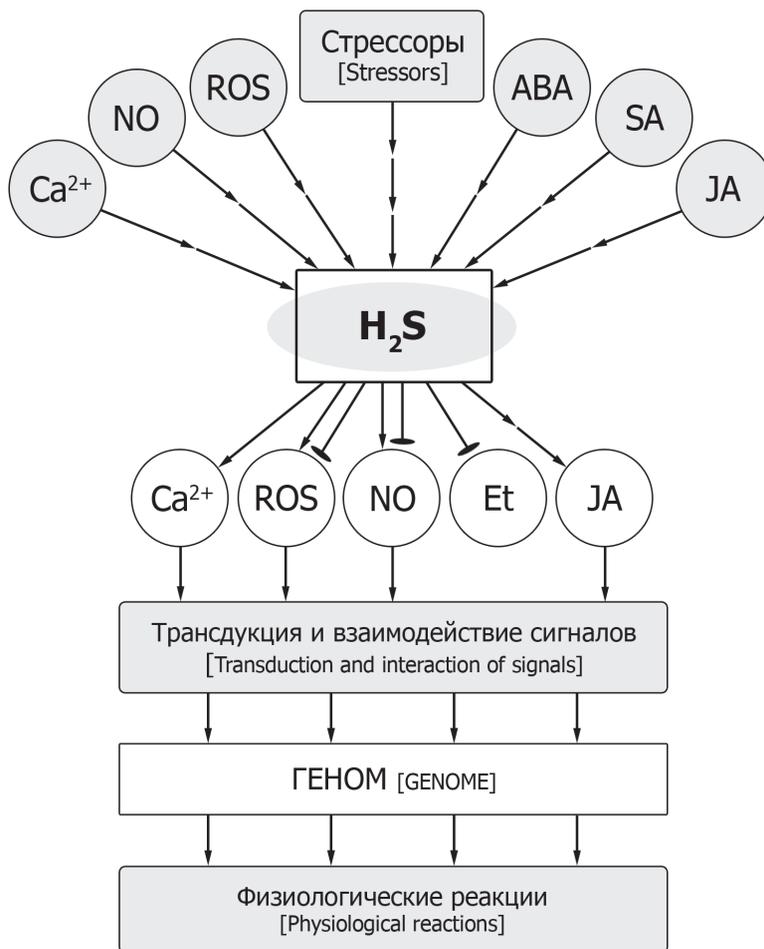


Рис. 2. Функциональное взаимодействие сероводорода с сигнальными посредниками и фитогормонами: ROS – активные формы кислорода; ABA – абсцизовая кислота; SA – салициловая кислота; JA – жасмоновая кислота; Et – этилен
[Fig. 2. Functional interaction of hydrogen sulfide with signaling messengers and phytohormones.

ROS - Reactive oxygen species; ABA - Abscisic acid;
 SA - Salicylic acid; JA - Jasmonic acid; Et - Ethylene]

В то же время пероксид водорода может индуцировать синтез сероводорода в клетках растений. Обработка семян ятрофы (*Jatropha curcas* L.) пероксидом водорода, активирующая их прорастание, вызывала повышение в проростках активности L-цистеиндесульфгидразы и содержания сероводорода [11]. У растений арабидопсиса также происходило усиление экспрессии L-/D-цистеиндесульфгидраз в ответ на обработку пероксидом водорода [13]. У мутантов *atrbohD*, *atrbohF*, *atrbohD/F* не проявлялось усиление образования сероводорода в условиях засухи [30]. При действии солевого стресса на растения бобов в них увеличивалось содержание как сероводорода, так и пероксида водорода. При этом антагонисты H_2S не влияли на эффект повышения количества пероксида водорода [31]. Авторы полагают, что сероводород в сигнальной цепи, индуцируемой солевым стрессом, находится ниже H_2O_2 . Однако имеются и данные, указывающие на роль АФК в реализации эффектов сероводорода при солевом стрессе. Так, активация Na^+/H^+ -антипортера у растений арабидопсиса, вызываемая донором сероводорода, подавлялась антиоксидантами и ингибиторами НАДФН-оксидазы [32].

В целом есть основания полагать, что пероксид водорода и сероводород находятся в сложном функциональном взаимодействии, при этом они могут усиливать синтез друг друга. С другой стороны, между сероводородом и АФК могут быть и антагонистические отношения. В частности, во многих работах показано индуцирование антиоксидантной системы экзогенным сероводородом [33, 34]. В связи с этим предполагается, что увеличение содержания восстановленного глутатиона, аскорбиновой кислоты и активности ряда антиоксидантных ферментов, вызываемое сероводородом, должно приводить к снижению содержания АФК и модификации АФК-сигналов [34]. Сообщается также о прямом взаимодействии H_2S с АФК, в том числе супероксидным и гидроксильным радикалами, пероксидом водорода [35]. Правда, существенность прямого вклада сероводорода в регуляцию содержания АФК остается сомнительной, поскольку его концентрация в клетках намного ниже, чем у других антиоксидантов [34]. Кроме, того, подчеркивается очень низкая скорость взаимодействия H_2S с окислителями.

Другим посредником, с которым сероводород находится в очень тесном функциональном взаимодействии, является оксид азота (NO) (см. рис. 2). Одним из таких механизмов является прямое взаимодействие молекул. Сероводород может реагировать с NO и пероксинитритом ($ONOO^-$) [21, 36]. Следствием такого взаимодействия будет их взаимная нейтрализация и ослабление сигналов, а также появление нового соединения – нитрозотиола, который сам может обладать сигнальными свойствами [37].

Взаимодействие между H_2S и NO может обуславливаться и наличием у них общих сайтов связывания с белковыми мишенями. В первую очередь, речь идет о тиоловых группах. Оксид азота способен изменять состояние этих групп путем S-нитрозилирования, а сероводород – путем персульфидирования [22]. Одним из примеров белков, состояние которых регулируется

таким образом, является глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа, играющая ключевую роль в процессе гликолиза [38, 39]. Взаимодействие этого белка с сероводородом приводит к появлению у него способности транспортироваться из цитоплазмы в ядро и самому выступать в иной роли, влияя на состояние факторов регуляции транскрипции и экспрессию генов [22].

Еще одним и, пожалуй, наиболее изученным в физиологических экспериментах механизмом взаимодействия между сероводородом и оксидом азота является их влияние на синтез друг друга. В ряде работ сообщается о том, что физиологические эффекты сероводорода могут быть опосредованы оксидом азота и наоборот. Так, положительное влияние донора сероводорода NaHS на солеустойчивость растений люцерны и экспрессию генов антиоксидантных ферментов устранялось скавенджером оксида азота РТЮ (2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide) [40]. Повышение устойчивости проростков гороха к токсичному действию мышьяка обработкой гидросульфидом натрия было опосредовано увеличением содержания оксида азота [41]. Индуцирование гидросульфидом натрия теплоустойчивости проростков пшеницы сопровождалось транзиторным увеличением в них содержания пероксида водорода и оксида азота. При этом скавенджер пероксида водорода диметилтиомочевина и ингибитор НАДФН-оксидазы имидазол полностью устраняли влияние сероводорода на содержание NO, а антагонисты оксида азота слабо влияли на содержание H_2O_2 [42]. По-видимому, в сигнальном пути сероводорода, индуцирующем развитие теплоустойчивости, оксид азота находится ниже пероксида водорода. Под влиянием донора сероводорода NaHS у растений томата уменьшались последствия окислительного стресса, вызываемого действием высокой (100 мМ) концентрации нитрата [43]. При этом донор H_2S вызывал повышение эндогенного содержания NO в корнях, которое ассоциировалось с увеличением активности нитратредуктазы, но не фермента, подобного NO-синтазе животных [43].

С другой стороны, в отдельных работах показаны эффекты повышения содержания сероводорода в тканях растений под влиянием экзогенного оксида азота. Например, при повышении теплоустойчивости проростков кукурузы, вызываемом действием донора NO нитропрусида натрия (НПН), зафиксировано увеличение эндогенного содержания сероводорода [44]. Ингибиторы ферментов синтеза сероводорода устраняли этот эффект. В то же время донор H_2S GYY4137 (morpholin-4-ium-4-methoxyphenyl [morpholino] phosphinodithioate) усиливал положительное влияние НПН на теплоустойчивость проростков. Авторы полагают, что сероводород как сигнальный посредник расположен после оксида азота [44]. Следует отметить, что в некоторых случаях эффект увеличения содержания H_2S при обработке растений донором NO НПН может быть методическим артефактом, связанным с образованием цианида из НПН, который может индуцировать β -цианоаланинсинтазу, обезвреживающую SCN^- с использованием L-цистеина и образованием сероводорода [2].

Кальций, как известно, является универсальным вторичным мессенджером растительных клеток [45, 46]. Имеются сведения о его участии как в образовании сероводорода, так и в трансдукции сигналов H_2S в генетический аппарат (см. рис. 2). Так, экзогенный кальций в концентрациях, повышающих теплоустойчивость клеток суспензионной культуры табака, вызывал увеличение содержания сероводорода, связанное с ростом активности L-цистеиндесульфгидразы [47]. Активация L-цистеиндесульфгидразы в клетках суспензионной культуры табака в условиях теплового стресса угнеталась предобработкой хелатором внеклеточного кальция ЭГТА, что указывает на роль кальция в индуцируемом тепловым стрессом синтезе сероводорода [47]. Зависимым от кальция и кальмодулина оказалось и образование сероводорода в проростках арабидопсиса, вызываемое действием хрома (Cr^{6+}) [48]. Показано, что кальций в комплексе с кальмодулином 2 взаимодействует с транскрипционным фактором TGA3, что необходимо для его связывания с промотором гена L-цистеиндесульфгидразы и усиления его экспрессии. Похожие механизмы усиления синтеза сероводорода в ответ на действие никеля, по-видимому, функционируют и в клетках корней и листьев *Cucurbita pepo* L. Индуцируемое Ni^{2+} повышение содержания сероводорода устранялось ЭГТА, блокатором потенциалзависимых кальциевых каналов верапамилем и антагонистом кальмодулина трифторперазином [49].

Кальций задействован и в передаче сигналов H_2S . Так, обработка гидросульфидом натрия *Setaria italica* уменьшала проявление токсического влияния Cr^{6+} [50]. При этом экзогенный кальций вызывал усиление эффектов обработки растений сероводородом, а воздействие его хелатора, ЭГТА, наоборот, нивелировало проявление физиологического влияния сероводорода. Растения арабидопсиса, мутантные по гену L-цистеиндесульфгидразы, отличались слабым выходом кальция в цитозоль в ответ на действие засухи [51]. Авторами сделано заключение, что сероводород оказывает влияние на состояние кальциевых каналов. С этим предположением согласуются данные об угнетении различными антагонистами кальция влияния сероводорода на теплоустойчивость клеток колеоптилей пшеницы, генерацию АФК и активность антиоксидантных ферментов [28].

Сероводород взаимодействует и со сложной сетью гормонального сигналинга (см. рис. 2) [8, 12, 52, 53].

Получены экспериментальные данные, указывающие на роль АБК в синтезе сероводорода. Экзогенная АБК повышала содержание сероводорода у растений арабидопсиса [13]. Мутанты арабидопсиса по синтезу АБК отличались пониженным эндогенным содержанием сероводорода и низкой засухоустойчивостью [51]. С другой стороны, показана роль сероводорода как посредника в реализации эффектов АБК. Антагонисты сероводорода угнетали положительное влияние экзогенной АБК на функционирование аскорбат-глутатионового цикла у проростков пшеницы при осмотическом стрессе [53].

Есть сведения о том, что сероводород блокирует физиологические реакции, контролируемые этиленом, в частности, старение плодов. Предполагается, что он связывается с атомом меди, входящим в состав белка-рецептора этилена [12].

Сероводород, по-видимому, является положительным регулятором реакций, активируемых жасмонатами. Так, показано повышение эндогенного содержания сероводорода у растений арабидопсиса и проса под влиянием экзогенных жасмоновой кислоты (ЖАК) и метилжасмоната [54, 55]. Индуцируемое метилжасмонатом повышение устойчивости растений к токсическому действию кадмия было опосредовано сероводородом и устранялось обработкой растений ингибитором L-цистеиндисульфгидразы гидроксиламином [55]. С другой стороны, молекулярно-биологическими методами показано, что сероводород может активировать экспрессию гена, кодирующего белок-рецептор ЖАК COI1 и таким образом участвовать в регуляции жасмонатного сигналинга [9]. По-видимому, сероводород может индуцировать и синтез ЖАК. Так, воздействие на растения табака высокой температуры, вызывающее синтез никотина, сопровождалось быстрым усилением генерации H_2S и синтезом ЖАК. Подавление сигнала сероводорода действием его скавенджеров или ингибиторов L-цистеиндисульфгидразы снимало высокотемпературную индукцию синтеза ЖАК и никотина [52]. Авторы делают заключение, что в сигнальном пути, индуцирующем синтез никотина, сероводород находится выше ЖАК.

Еще одним стрессовым фитогормоном, в сигнальных эффектах которого задействован сероводород, является салициловая кислота. Индуцируемое экзогенной салициловой кислотой повышение теплоустойчивости проростков кукурузы сопровождалось активацией L-цистеиндисульфгидразы и увеличением содержания сероводорода [56]. Эффект индуцируемого салициловой кислотой повышения теплоустойчивости проростков и увеличения в них содержания H_2S устранялся действием скавенджера сероводорода гипотаурина и ингибитора его синтеза пропаргилглицина. С другой стороны, ингибитор синтеза салициловой кислоты паклобутразол не влиял на индуцированное донором сероводорода $NaHS$ развитие теплоустойчивости проростков кукурузы, что позволяет сделать заключение о роли сероводорода как посредника в реализации эффектов салициловой кислоты, а не наоборот [56].

Недавно появились сведения об участии сероводорода в реализации стресс-протекторного действия на растения одного из наиболее распространенных полиаминов путресцина [57]. Полиамины в последнее время рассматриваются не столько в качестве стрессовых метаболитов, обладающих протекторными свойствами, сколько как физиологически активные соединения, индуцирующие многие компоненты сигнальных сетей и проявляющие активность, подобную стрессовым фитогормонам [58]. Показано, что при действии ультрафиолета (УФ) В у молодых растений ячменя повышалось содержание путресцина [57]. Их обработка путресцином уменьшала повреждения, вызываемые действием УФ-В. При этом действие как УФ-В, так и путресцина увеличивало содержание сероводорода в листьях. Стресс-

протекторное влияние путресцина, выражающееся в повышении активности антиоксидантных ферментов и уменьшении окислительных повреждений, устранялось действием скавенджера сероводорода гипотаурина [57].

В целом сероводород, по-видимому, вовлечен в сложную регуляторную сеть сигнальных и гормональных посредников. С такими представлениями хорошо согласуются многочисленные феноменологические данные об индуцировании сероводородом многих стресс-протекторных систем и его участии в формировании перекрестной устойчивости растений к действию стресс-факторов.

Сероводород и адаптивные реакции растений

Увеличение эндогенного содержания сероводорода у растений в настоящее время обнаружено при стрессах различной природы. Так, при действии низкой температуры показано транзиторное повышение эндогенного содержания сероводорода и усиление экспрессии генов ключевых ферментов его синтеза – L-/D-цистеиндисульфидраз у растений арабидопсиса, винограда и огурца [26, 59, 60]. В отдельных работах показан эффект транзиторного увеличения содержания сероводорода в ответ на действие гипертермии [21, 52].

Установлена активация экспрессии генов L- и D-цистеиндисульфидразы у растений арабидопсиса при засухе, сопровождающаяся усилением образования сероводорода [61]. Повышение содержания H_2S в ответ на действие осмотического стресса обнаружено и у растений пшеницы [33].

При солевом стрессе также зафиксировано повышение содержания сероводорода у растений. Показано увеличение количества транскриптов L-цистеиндисульфидразы и содержания H_2S у люцерны и огурца при действии стрессовых концентраций NaCl [62, 63]. Активация L-/D-цистеиндисульфидраз и увеличение содержания H_2S оказались необходимы для индуцируемого солевым стрессом закрывания устьиц у растений бобов [31].

На ряде объектов изучено изменение содержания сероводорода в ответ на действие токсических доз тяжелых металлов и алюминия. У растений арабидопсиса оно увеличивалось под влиянием Cr^{6+} [48]. Подобный эффект при действии солей никеля обнаружен у растений цуккини [49]. Под влиянием токсических концентраций алюминия у растений сои повышалась активность L-/D-цистеиндисульфидраз и β -цианоаланинсинтазы, а также эндогенное содержание сероводорода [64].

Влияние сероводорода на функционирование стресс-протекторных систем растений обычно изучается с использованием его экзогенных доноров. Чаще всего в таком качестве используется гидросульфид натрия (NaHS). Однако показано, что обработка растений этим соединением в достаточно высоких концентрациях вызывает существенное, но кратковременное повышение внутриклеточного содержания сероводорода [21]. Для использования в биомедицинских исследованиях были разработаны доноры с более «мягким» и пролонгированным действием, которые теперь используются и в физио-

логии растений. Одним из них является соединение, известное, как GYY4137 (morpholin-4-ium 4-methoxyphenyl(morpholino) phosphinodithionate) [65, 66]. Установлено, что обработка им растений арабидопсиса вызывала более длительное увеличение содержания H_2S в тканях по сравнению с действием гидросульфида натрия [67]. Тем не менее NaHS до сих пор остается наиболее популярным донором сероводорода в физиологических исследованиях [8, 68].

Под влиянием доноров сероводорода зарегистрировано повышение устойчивости растений различных таксономических групп к действию абиотических стрессоров самой разной природы: гипо- и гипертермии, засухи, засоления, ионов тяжелых металлов, УФ-В (таблица).

Исследовано функционирование ключевых стресс-протекторных систем при действии на растения доноров сероводорода в обычных условиях и на фоне стрессоров. Весьма подробно изучено влияние экзогенного сероводорода на функционирование антиоксидантной системы, которая относится к универсальным стресс-протекторным системам [24].

Так, у винограда в условиях гипотермии отмечалось повышение активности СОД при обработке NaHS [59]. Повышение устойчивости растений бермудской травы (*Cynodon dactylon* L.) к действию холода, вызываемое донором сероводорода, сопровождалось увеличением активности каталазы, гваяколпероксидазы и глутатионредуктазы [69]. Предобработка проростков пшеницы гидросульфидом натрия на фоне холодового закаливания способствовала повышению активности гваяколпероксидазы и каталазы, содержания сахаров и пролина [71], обладающих антиоксидантными свойствами [78, 79]. Также установлено, что под действием донора сероводорода при холодовом закаливании проростков пшеницы существенно повышалась активность фенилаланинаммонийлиазы [72] – фермента, который превращает L-фенилаланин в *транс*-коричную кислоту, являющуюся предшественником большинства вторичных метаболитов, и считается стартовым ферментом в сложных процессах синтеза флавоноидов [80]. При этом в проростках повышалось общее содержание флавоноидов и количество антоцианов, которые обладают очень высокой антиоксидантной активностью [81].

Индукция донором сероводорода теплоустойчивости coleoptилей пшеницы сопровождалась повышением активности ключевых антиоксидантных ферментов. Этот эффект угнетался различными антагонистами кальция и был зависимым от генерации АФК с участием НАДФН-оксидазы [28].

У обработанных гидросульфидом натрия этиолированных проростков пшеницы показано усиление экспрессии генов и повышение активности аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы и монодегидроаскорбатредуктазы при осмотическом стрессе [27]. Ингибирование синтеза сероводорода в проростках пшеницы обработкой аминоксикусной кислотой устраняло вызываемое осмотическим стрессом повышение активности аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы, дегидроаскорбатредуктазы и монодегидроаскорбатредуктазы [27].

**Индукция стресс-протекторных систем растений сероводородом
[Induction of plant protective systems by hydrogen sulfide]**

Стрессор [Stressor]	Вид [Species]	Донор H ₂ S (мМ) [H ₂ S donor (mM)]	Физиологический эффект [Physiological effect]	Источ- ник [Ref.]
Гипотермия [Hypothermia]	<i>Vitis vinifera</i> L.	NaHS (0,1)	Уменьшение холодоиндуцируемых окислительных повреждений, усиление экспрессии холодочувствительных генов <i>VvICE1</i> и <i>VvCBF3</i> [Reduction of cold-induced oxidative damage; increased expression of cold-sensitive genes <i>VvICE1</i> and <i>VvCBF3</i>]	[59]
	<i>Cucumis sativus</i> L.	NaHS (0,1)	Повышение активности H ⁺ -АТФазы плазмалеммы при холодовом стрессе [Increased activity of H ⁺ -ATPase in plasmalemma under cold stress]	[63]
	<i>Cynodon dactylon</i> L.	NaHS (0,5)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, повышение выживания растений после промораживания [Increased activity of antioxidant enzymes; increased plant survival after freezing]	[69, 70]
	<i>Triticum aestivum</i> L.	NaHS (0,1; 0,5)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, содержания пролина, сахаров и флавоноидов, повышение выживания растений после промораживания [Increased activity of antioxidant enzymes and the content of proline and sugars; increased plant survival after freezing]	[71, 72]
	<i>Secale cereale</i> L.	NaHS (0,1; 0,5)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, содержания пролина и сахаров, повышение выживания растений после промораживания [Increased activity of antioxidant enzymes and the content of proline and sugars; increased plant survival after freezing]	[71]
Гипертермия [Hyperthermia]	<i>Zea mays</i> L.	GY4137 (0,1)	Уменьшение окислительных повреждений, вызываемых нагревом [Reduction of heat-induced oxidative damage]	[44]
	<i>Triticum aestivum</i> L.	NaHS (0,1)	Повышение выживания отрезков coleoptилей, увеличение активности антиоксидантных ферментов [Increased survival of coleoptile segments, increased activity of antioxidant enzymes]	[28]

Продолжение таблицы [Table (cont.)]

Стрессор [Stressor]	Вид [Species]	Донор H ₂ S (мМ) [H ₂ S donor (mM)]	Физиологический эффект [Physiological effect]	Источ- ник [Ref.]
	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	NaHS (0,1)	Уменьшение вызываемых нагревом окислительных повреждений клеток [Reduction of heat-induced oxidative damage to cells]	[47]
Обезво- живание [Dehydration]	<i>Triticum aestivum</i> L.	NaHS (0,1)	Усиление прорастания семян в присутствии ПЭГ [Enhanced seed germination in PEG presence]	[73]
		NaHS (0,1; 0,5)	Усиление роста растений при почвенной засухе, повышение активности супероксиддисмутазы, содержания пролина и антоцианов [Enhanced plant growth during soil drought; increased superoxide dismutase activity and the content of proline and anthocyanins]	[74]
	<i>Spinacia oleracea</i> L.	NaHS (0,1)	Повышение относительного содержания воды, снижение окислительных повреждений, повышение содержания глицин-бетаина, сахаров и полиаминов [Increase in relative water content; decrease in oxidative damage; increase in the content of glycine-betaine, sugars and polyamines]	[75]
Солевой стресс [Salt stress]	<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	NaHS (0,1)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов [Increased activity of antioxidant enzymes]	[13]
	<i>Triticum aestivum</i> L.	NaHS (0,1)	Усиление прорастания семян в присутствии NaCl [Enhanced seed germination in NaCl presence]	[76]
	<i>Medicago sativa</i> L.	NaHS (0,1)	Поддержание ионного гомеостаза [Maintaining ion homeostasis]	[40]
	<i>Vicia faba</i> L.	–	Участие эндогенного H ₂ S в индуцируемом солевым стрессом закрывании устьиц [Participation of endogenous H ₂ S in salt-induced stomata closure]	[31]
Ni ²⁺	<i>Cucurbita pepo</i> L.	NaHS (0,1)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, усиление роста растений [Increased activity of antioxidant enzymes and enhanced plant growth]	[49]
Cr ⁶⁺	<i>Zea mays</i> L.	NaHS (0,1)	Увеличение активности антиоксидантных ферментов, уменьшение окислительных повреждений [Increased activity of antioxidant enzymes and reduced oxidative damage]	[77]

Окончание таблицы [Table (end)]

Стрессор [Stressor]	Вид [Species]	Донор H ₂ S (мМ) [H ₂ S donor (mM)]	Физиологический эффект [Physiological effect]	Источ- ник [Ref.]
	<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	NaHS (0,1)	Уменьшение накопления ионов хрома в тканях [Reducing chromium ions accumulation in tissues]	[48]
Al ³⁺	<i>Glycine max</i> L.	NaHS (0,025)	Снижение накопления ионов алюминия в тканях, смягчение ростингибирующего эффекта [Reducing accumulation of aluminium ions in tissues; mitigating growth-inhibiting effect]	[64]
УФ-В [UV-B]	<i>Hordeum vulgare</i> L.	NaHS (1,0)	Предотвращение окислительных повреждений, уменьшение выхода электролитов из тканей после стрессового воздействия [Prevention of oxidative damage; reduced release of electrolytes from tissues after stress exposure]	[57]

Обработка зеленых растений пшеницы раствором гидросульфида натрия перед почвенной засухой способствовала повышению активности СОД и предотвращала вызываемое стрессом снижение активности каталазы и гваяколпероксидазы в листьях [74]. Также под влиянием донора сероводорода при почвенной засухе в листьях растений пшеницы повышалось содержание низкомолекулярных протекторов – пролина и антоцианов [74].

Показано повышение активности пероксидазы, каталазы и глутатионредуктазы у растений бермудской травы при их обработке донором сероводорода NaHS, предшествовавшей осмотическому стрессу, вызываемому действием ПЭГ 6000. Такая обработка также стабилизировала пул восстановленного глутатиона [70]. Повышение содержания аскорбата и восстановленного глутатиона, а также увеличение соотношения GSH/GSSG под влиянием обработки растений донором сероводорода отмечались в условиях осмотического и солевого стрессов у растений земляники (*Fragaria × ananassa* cv. Camarosa) [68]. У растений *Spinacia oleracea* L. под влиянием донора сероводорода в условиях засухи происходило повышение содержания глицин-бетаина и трегалозы, обладающих осмопротекторными и антиоксидантными свойствами [75]. После возобновления полива в варианте с действием донора сероводорода также отмечалось повышение содержания полиаминов – путресцина и спермидина [75]. Полиамины могут оказывать прямое антиоксидантное и мембранопротекторное действие, а также рассматриваются в качестве регуляторов адаптивных процессов, связанных с изменением экспрессии ряда генов [58].

Обнаружена активация СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы и гваяколпероксидазы донором сероводорода у растений пшеницы при солевом

стрессе [27, 82]. Обработка растений арабидопсиса NaHS вызывала повышение их выживания при продолжительном солевом стрессе и увеличение активности СОД, глутатиоредуктазы и неспецифической пероксидазы [13].

Усиление прорастания семян пшеницы, вызываемое донором H_2S на фоне токсического действия кадмия, сопровождалось повышением активности гваяколпероксидазы, аскорбатпероксидазы и каталазы [83]. Стресс-протекторное действие гидросульфида натрия на проростки кукурузы, подвергнутые действию Cr^{6+} , проявлялось в усилении активности СОД и пероксидаз, появлении их новых молекулярных форм, а также в стабилизации активности каталазы [77].

По-видимому, положительное влияние доноров сероводорода на устойчивость растений к стрессорам не исчерпывается активацией антиоксидантной и осмопротекторной систем. В экспериментах с растениями земляники показано индуцирование при обработке гидросульфидом натрия экспрессии генов БТШ 90, БТШ 80, БТШ 70, а также аквапоринов в корнях [68]. Такой эффект сопровождался повышением теплоустойчивости растений.

Еще одним физиологическим эффектом сероводорода, важным для устойчивости растений к засухе и засолению, является его влияние на состояние устьичного аппарата. Показано, что при действии осмотического стресса, индуцируемого ПЭГ, у растений арабидопсиса Col-0 устьичная апертура уменьшалась, в то время как у мутантов *des*, дефектных по генам ферментов синтеза сероводорода цистеиндесульфгидраз, она почти не изменялась [84]. Вызываемое солевым стрессом закрывание устьиц в листьях бобов устранялось скавенджером сероводорода гипотаурином и ингибиторами цистеиндесульфгидраз [31]. Воздействие 100 мкМ гидросульфидом натрия в течение 90 мин вызывало уменьшение апертуры устьиц у растений арабидопсиса [85]. Обработка эпидермиса листьев сладкого картофеля (*Ipomoea batatas* L.) 100 мкМ NaHS увеличивала относительное количество полностью закрытых устьиц [85]. В то же время в работах Lisjak et al. [67, 86] было показано увеличение устьичной апертуры у растений разных видов после 2,5-часовой обработки эпидермиса 100 и 200 мкМ NaHS на свету. Обнаружено, что при обработке отделенных листьев арабидопсиса органическим донором сероводорода GYY4137 в концентрации 100 мкМ через 90 мин происходило закрывание устьиц, а через 120 мин, наоборот, отмечалось увеличение апертуры с последующим уменьшением к 180 мин [87]. Таким образом, эффекты доноров сероводорода на состояние устьиц могут иметь сложную временную динамику.

Влияние сероводорода на устьичную апертуру, как и других индукторов закрывания устьиц, связано с изменением состояния ионных каналов, в частности, калиевых каналов (K^+_{out}) замыкающих клеток. Установлено, что их открывание, обуславливающее выход калия из замыкающих клеток, происходит с участием АФК, генерируемых под влиянием НАДФН-оксидазы [88]. Другим посредником в реализации устьичных эффектов сероводорода

является кальций. В работе Honda et al. [87] показано, что обработка листьев арабидопсиса проницаемым для клеток хелатором кальция снимала вызываемое GYY4137 закрытие устьиц. Наши исследования показали, что в реализации действия сероводорода на состояние устьиц принимают участие различные пулы кальция. Вызываемое донором сероводорода уменьшение устьичной апертуры и относительного количества открытых устьиц почти полностью нивелировалось предобработкой листьев блокатором кальциевых каналов хлоридом лантана, хелатором внеклеточного кальция ЭГТА, ингибитором фосфолипазы С неомицином и антагонистом образования циклической аденозин-5'-дифосфатрибозы никотинамидом [89]. Также устьичный эффект донора H_2S частично устранялся антагонистом кальмодулина хлорпромазином. Нивелирование действия донора сероводорода на состояние устьичного аппарата листьев арабидопсиса отмечалось и при предварительной обработке листьев бутанолом-1 – ингибитором зависимого от фосфолипазы D образования фосфатидной кислоты [89]. Можно предположить, что в сложном пути действия сероводорода на состояние устьиц принимают участие два фермента липидного сигналинга – фосфолипазы (ФЛ) С и D. Какова конкретная роль продуктов реакций, катализируемых этими ферментами, в проявлении влияния сероводорода на состояние устьиц, пока не ясно. Возможно, что посредники, образующиеся под влиянием ФЛ С, участвуют в регуляции кальциевого гомеостаза. Фосфатидная кислота, которая образуется под влиянием ФЛ D, может активировать НАДФН-оксидазу, генерирующую сигнал АФК, по-видимому, также необходимый для проявления индуцированного сероводородом эффекта закрытия устьиц у растений арабидопсиса. Так, показано, что у мутантов арабидопсиса по двум формам НАДФН-оксидазы (*rbohD* и *rbohE*) не происходило закрытия устьиц в ответ на обработку $NaHS$ [85].

В целом можно полагать, что действие сероводорода на состояние устьичного аппарата реализуется с участием цитозольного кальция, компонентов липидного сигналинга [89], АФК [85] и оксида азота [87]. По-видимому, эти посредники функционируют как взаимосвязанные элементы большой сигнальной сети, однако характер этих взаимосвязей во многом остается неясным.

Возможно, что участие в регуляции состояния устьиц является одной из причин положительного влияния экзогенного сероводорода на засухо- и солеустойчивость растений. В частности, есть данные о предотвращении обработкой донором сероводорода падения относительного содержания воды у растений в неблагоприятных условиях [75]. Следует, однако, отметить, что данные о механизмах влияния сероводорода на состояние устьиц были получены в основном в экспериментах с эпидермисом листьев либо с отделенными кусочками листьев, в связи с чем экстраполяция этих результатов на процессы регуляции водного обмена интактных растений в естественных условиях весьма дискуссионна.

Заключение

Несмотря на то, что физиологические функции сероводорода изучены значительно меньше по сравнению с функциями таких сигнальных посредников, как ионы кальция, АФК и оксид азота, его роль в устойчивости растений к большинству известных стресс-факторов не вызывает сомнений. Об этом свидетельствуют обнаруженные эффекты увеличения эндогенного содержания сероводорода в клетках при действии стресс-факторов, блокирования многих адаптивных реакций при обработке растений его скавенджерами либо ингибиторами основных ферментов синтеза H_2S и многочисленные данные о повышении устойчивости растений действием его доноров. Первичные молекулярные эффекты сероводорода, по-видимому, обусловлены с S-сульфидратацией (персульфидированием) белковых мишеней. Связь этого эффекта с процессами передачи сигналов в генетический аппарат через сигнальные сети остается малоизученной. Однако накоплены многочисленные примеры опосредованности эффектов сероводорода путем изменения кальциевого гомеостаза, образования АФК и оксида азота (см. рис. 2). Правда, последовательность расположения этих посредников при формировании тех или иных адаптивных реакций растений во многих случаях остается неизвестной. Так, о неоднозначности связей между двумя ключевыми газотрансмиттерами – сероводородом и оксидом азота – свидетельствует остроумное название недавнего обзора Corpas et al. [90] «Nitric oxide (NO) and hydrogen sulfide (H_2S) in plants: Which is first?». Показано, что эти газотрансмиттеры могут действовать на одни и те же белковые мишени, вызывая эффекты персульфидирования либо нитрозилирования [90]. В то же время NO и H_2S оказывают влияние и на внутриклеточное содержание друг друга. Результаты исследований свидетельствуют о том, что в зависимости от природы стресс-фактора и регулируемых процессов NO в сигнальных цепях может быть расположен как выше, так и ниже сероводорода [90]. Не менее сложным, по-видимому, может быть и функциональное взаимодействие сероводорода с другими посредниками. Так, активация синтеза сероводорода, связанная с усилением экспрессии гена L-цистеиндесульфгидразы, может быть индуцирована с помощью кальция и кальмодулина [48]. С другой стороны, кальций является посредником в трансдукции сигналов сероводорода [49]. Многие физиологические эффекты сероводорода опосредованы усилением генерации АФК растительными клетками, но и H_2S может выступать в роли посредника в реализации эффектов пероксида водорода [91].

Сероводород является участником трансдукции сигналов ключевых фитогормонов, задействованных в адаптивных процессах: АБК, ЖАК и салициловой кислоты [8, 9]. С другой стороны, H_2S может индуцировать синтез ЖАК [75] и активировать экспрессию гена *COI1*, кодирующего рецептор жасмоната [9].

Функциональное взаимодействие со многими сигнальными посредниками и фитогормонами, по-видимому, обуславливает участие сероводорода в

формировании перекрестной устойчивости растений к стрессорам различной природы [12]. Сероводород оказывает выраженное активирующее влияние на адаптивные процессы, обуславливающие неспецифическую устойчивость растений к стрессорам, в частности, на экспрессию генов антиоксидантных ферментов и на накопление полифункциональных низкомолекулярных соединений с защитными эффектами, например вторичных метаболитов. Эти эффекты сероводорода позволяют рассматривать его доноры в качестве соединений, перспективных для применения в растениеводстве [92]. Однако их использование пока ограничивается недостаточной изученностью механизмов действия сероводорода и отсутствием технологически «удобных» доноров. Наиболее популярный донор сероводорода NaHS, как уже отмечалось, быстро разлагается и вызывает резкое и кратковременное повышение содержания H₂S в клетках. В то же время органические доноры сероводорода, используемые в фармакологии, пока являются дорогими и малодоступными для применения в растениеводстве. Более успешным оказалось практическое применение сероводорода в технологии хранения сельскохозяйственной продукции. Так, использование NaHS при хранении плодов и ягод препятствует их созреванию и старению, способствует сохранению пула антиоксидантов, в частности, аскорбиновой кислоты, фенольных соединений, флавоноидов [12, 93]. Также сероводород может быть использован для продления жизни срезанных цветков [10]. В целом, несомненно, что дальнейшее изучение эффектов сероводорода позволит, с одной стороны, глубже понять механизмы адаптации и, вероятно, скорректировать представления о действии уже достаточно изученных стресс-протекторов, с другой – создать теоретические основы для новых подходов в агробиотехнологиях.

Литература

1. He H., He L. The role of carbon monoxide signaling in the responses of plants to abiotic stresses // *Nitric Oxide*. 2014. Vol. 42. PP. 40–43. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2014.08.011>
2. Yamasaki H., Cohen M.F. Biological consilience of hydrogen sulfide and nitric oxide in plants: Gases of primordial earth linking plant, microbial and animal physiologies // *Nitric Oxide*. 2016. Vol. 55–56. PP. 91–100. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2016.04.002>
3. Singh S., Kumar V., Kapoor D., Kumar S., Singh S., Dhanjal D.S., Datta S., Samuel J., Dey P., Wang S., Prasad R., Singh J. Revealing on hydrogen sulfide and nitric oxide signals co-ordination for plant growth under stress conditions // *Physiologia Plantarum*. 2019. <https://doi.org/10.1111/pp1.13002>
4. Сукманский О.И., Реутов В.П. Газотрансмиттеры: физиологическая роль и участие в патогенезе заболеваний // *Успехи физиологических наук*. 2016. Т. 47, № 3. С. 30–58.
5. Rennenberg H. The fate excess of sulfur in higher plants // *Annual Review of Plant Physiology*. 1984. Vol. 35. PP. 121–153.
6. Wang R. Physiological implications of hydrogen sulfide: a whiff exploration that blossomed // *Physiological Reviews*. 2012. Vol. 92, № 2. PP. 791–896. <https://doi.org/10.1152/physrev.00017.2011>
7. Li Z.G. Hydrogen sulfide: a multifunctional gaseous molecule in plants // *Russian J Plant Physiology*. 2013. Vol. 60, № 6. PP. 733–740. <https://doi.org/10.1134/S1021443713060058>

8. Li Z.-G., Min X., Zhou Z.-H. Hydrogen sulfide: A signal molecule in plant cross-adaptation // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7, № 1621. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01621>
9. Li H., Li M., Wei X., Zhang X., Xue R., Zhao Y., Zhao H. Transcriptome analysis of drought-responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves // *Molecular Genetics and Genomics*. 2017. Vol. 292, № 5. PP. 1091–1110. <https://doi.org/10.1007/s00438-017-1330-4>
10. Zhang H., Hu S.-L., Zhang Z.-J., Hu L.-Y., Jiang C.-X., Wei Z.-J., Liu J., Wang H.-L., Jiang S.-T. Hydrogen sulfide acts as a regulator of flower senescence in plants // *Postharvest Biology and Technology*. 2011. Vol. 60, № 3. PP. 251–257. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.01.006>
11. Li Z.-G., Gong M., Liu P. Hydrogen sulfide is a mediator in H₂O₂-induced seed germination in *Jatropha curcas* // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2012. Vol. 34, № 6. PP. 2207–2213. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1021-z>
12. Ziogas V., Molassiotis A., Fotopoulos V., Tanou G. Hydrogen sulfide: A potent tool in postharvest fruit biology and possible mechanism of action // *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 9. P. 1375. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01375>
13. Shi H., Ye T., Han N., Bian H., Liu X., Chan Z. Hydrogen sulfide regulates abiotic stress tolerance and biotic stress resistance in *Arabidopsis* // *Journal of Integrative Plant Biology*. 2015. Vol. 57, № 7. PP. 628–640. <https://doi.org/10.1111/jipb.12302>
14. Banerjee A., Tripathi D.K., Roychoudhury A. Hydrogen sulphide trapeze: environmental stress amelioration and phytohormone crosstalk // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018. Vol. 132. PP. 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.08.028>
15. Romero L.C., Garcia I., Gotor C. L-cysteine desulphydrase 1 modulates the generation of the signaling molecule sulfide in plant cytosol // *Plant Signaling & Behavior*. 2013. Vol. 8, № 5. PP. 4621–4634. <https://doi.org/10.4161/psb.24007>
16. Riemenschneider A., Wegele R., Schmidt A., Papenbrock J. Isolation and characterization of a D-cysteine desulphydrase protein from *Arabidopsis thaliana* // *The FEBS Journal*. 2005. Vol. 272, № 5. PP. 1291–1304. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2005.04567.x>
17. Guo H., Xiao T., Zhou H., Xie Y., Shen W. Hydrogen sulfide: a versatile regulator of environmental stress in plants // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016. Vol. 38. P. 16. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-2038-x>
18. Li Z.G. Chapter thirteen – Analysis of some enzymes activities of hydrogen sulfide metabolism in plants // *Methods Enzymology*. 2015. Vol. 555. PP. 253–269. <https://doi.org/10.1016/bs.mie.2014.11.035>
19. Wirtz M., Hell R. Functional analysis of the cysteine synthase protein complex from plants: structural, biochemical and regulatory properties // *Journal of Plant Physiology*. 2006. Vol. 163, № 3. PP. 273–286. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.11.013>
20. Zhang H. Hydrogen Sulfide in Plant Biology // *Signaling and Communication in Plants*. Lamattina L and Garcia-Mata C., editors. Vol. Gasotransmitters in Plants. The Rise of a New Paradigm in Cell Signaling. Baluška F., series editor. Switzerland : Springer International Publishing, 2016. PP. 23–51.
21. Lisjak M., Teklic T., Wilson I.D., Whiteman M., Hancock J.T. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? // *Plant Cell & Environment*. 2013. Vol. 36, № 9. PP. 1607–1616. <https://doi.org/10.1111/pce.12073>
22. Hancock J.T. Hydrogen sulfide and environmental stresses // *Environmental and Experimental Botany*. 2019. Vol. 161. PP. 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.034>
23. Gruhlke M.C. Reactive Sulfur Species A New Player in Plant Physiology? // *Reactive Oxygen, Nitrogen and Sulfur Species in Plants: Production, Metabolism, Signaling and Defense Mechanisms* / eds Hasanuzzaman M. et al. John Wiley & Sons Ltd., 2019. Vol. 2. PP. 715–728.

24. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Кабашникова Л.Ф. Антиоксидантная система растений: клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55, № 5. С. 419–440.
25. Cuevasanata E., Lange M., Bonanata J., Coitino E.L., Ferrer-Sueta G., Filipovic M.R., Alvarez B. Reaction of hydrogen sulphide with disulfide and sulfenic acid to form the strongly nucleophilic persulfide // The Journal of Biological Chemistry. 2015. Vol. 290, № 45. PP. 26866–26880. doi: 10.1074/jbc.M115.672816
26. Liu Z., Li Y., Cao C., Liang S., Ma Y., Liu X., Pei Y. The role of H₂S in low temperature-induced cucurbitacin C increases in cucumber // Plant Molecular Biology. 2019. Vol. 99, № 6. PP. 535–544. <https://doi.org/10.1007/s11103-019-00834-w>
27. Shan C., Zhang S., Ou X. The roles of H₂S and H₂O₂ in regulating AsA-GSH cycle in the leaves of wheat seedlings under drought stress // Protoplasma. 2018. Vol. 255, № 4. PP. 1257–1262. <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1213-5>
28. Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Луговая А.А. Участие ионов кальция и активных форм кислорода в индуцировании антиоксидантных ферментов и теплоустойчивости растительных клеток донором сероводорода // Прикладная биохимия и микробиология. 2017. Т. 53, № 5. С. 502–509.
29. Kolupaev Yu.E., Firsova E.N., Yastreba T.O. Induction of plant cells heat resistance by hydrogen sulfide donor is mediated by H₂O₂ generation with participation of NADPH oxidase and superoxide dismutase // The Ukrainian Biochemical Journal. 2017. Vol. 89, № 4. PP. 34–42. doi: <https://doi.org/10.15407/ubj89.04.034>
30. Wang L., Hou Z., Hou L., Zhao F., Liu X. H₂S induced by H₂O₂ mediates drought-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana* // Chinese Bulletin of Botany. 2012. Vol. 47, № 3. PP. 217–225.
31. Ma Y., Zhang W., Niu J., Ren Y., Zhang F. Hydrogen sulfide may function downstream of hydrogen peroxide in salt stress-induced stomatal closure in *Vicia faba* // Functional Plant Biology. 2019. Vol. 46, № 2. PP. 136–145. <https://doi.org/10.1071/FP18096>
32. Li Z.G., Yi X.Y., Li Y.T. Effect of pretreatment with hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide on heat tolerance in relation to antioxidant system in maize (*Zea mays*) seedlings // Biologia. 2014. Vol. 69, № 8. PP. 1001–1009. <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0396-2>
33. Shan C.J., Zhang S.L., Li D.F., Zhao Y.Z., Tian X.L., Zhao X.L., Wu Y.X., Wei X.Y., Liu R.Q. Effects of exogenous hydrogen sulfide on the ascorbate and glutathione metabolism in wheat seedlings leaves under water stress // Acta Physiologiae Plantarum. 2011. Vol. 33. PP. 2533–2540. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0746-4>
34. Hancock J.T., Whiteman M. Hydrogen sulfide and cell signaling: Team player or referee? // Plant Physiology and Biochemistry. 2014. Vol. 78. PP. 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.02.012>
35. Li Q., Lancaster J.R. Chemical foundations of hydrogen sulfide biology // Nitric Oxide. 2013. Vol. 35. PP. 21–34. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2013.07.001>
36. Carballal S., Trujillo M., Cuevasanta E., Bartesaghi S., Möller M.N., Folkes L.K., García-Bereguain M.A., Gutiérrez-Merino C., Wardman P., Denicola A., Radi R., Alvarez B. Reactivity of hydrogen sulfide with peroxynitrite and other oxidants of biological interest // Free Radical Biology and Medicine. 2011. Vol. 50, № 1. PP. 196–205. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2010.10.705>
37. Whiteman M., Li L., Kostetski I., Chu S.H., Siau J.L., Bhatia M., Moore P.K. Evidence for the formation of a novel nitrosothiol from the gaseous mediators nitric oxide and hydrogen sulphide // Biochemical and Biophysical Research Communications. 2006. Vol. 343, № 1. PP. 303–310. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2006.02.154>
38. Hancock J.T., Henson D., Nyirenda M., Desikan R., Harrison J., Lewis M., Hughes J., Neill S.J. Proteomic identification of glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase as an inhibitory target of hydrogen peroxide in *Arabidopsis* // Plant Physiology and Biochemistry. 2005. Vol. 43, № 9. PP. 828–835. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2005.07.012>

39. Aroca A., Schneider M., Scheibe R., Gotor C., Romero L.C. Hydrogen sulfide regulates the cytosolic/nuclear partitioning of glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase by enhancing its nuclear localization // *Plant and Cell Physiology*. 2017. Vol. 58, № 6. PP. 983–992. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx056>
40. Wang Y., Li L., Cui W., Xu S., Shen W., Wang R. Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway // *Plant and Soil*. 2012. Vol. 351, № 1–2. PP. 107–119. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0936-2>
41. Singh V.P., Singh S., Kumar J., Prasad S.M. Hydrogen sulfide alleviates toxic effects of arsenate in pea seedlings through up-regulation of the ascorbate-glutathione cycle: possible involvement of nitric oxide // *Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 181. PP. 20–29. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.03.015>
42. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Beschastny S.P., Dmitriev A.P. Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells // *Cytology and Genetics*. 2019. Vol. 53, № 5. PP. 392–406. DOI: 10.3103/S0095452719050098
43. Liang Y., Zheng P., Li S., Li K., Xu H. Nitrate reductase-dependent NO production is involved in H₂S-induced nitrate stress tolerance in tomato via activation of antioxidant enzymes // *Scientia Horticulturae*. 2018. Vol. 229. PP. 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.044>
44. Li Z.G., Yang S.Z., Long W.B., Yang G.X., Shen Z.Z. Hydrogen sulfide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings // *Plant, Cell & Environment*. 2013. Vol. 36. № 8. PP. 1564–1572. <https://doi.org/10.1111/pce.12092>
45. Kaur N., Gupta A.K. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant // *Current Science*. 2005. Vol. 88, № 11. PP. 1771–1780.
46. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species // *Cytology and Genetics*. 2015. Vol. 49, № 5. PP. 338–348. <https://doi.org/10.3103/S0095452715050047>
47. Li Z.G., Long W.B., Yang S.Z., Wang Y.C., Tang J.H., Wen L., Zhu B.Yu., Min X. Endogenous hydrogen sulfide regulated by calcium is involved in thermotolerance in tobacco *Nicotiana tabacum* L. suspension cell cultures // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015. Vol. 37 : 219. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1971-z>
48. Fang H., Liu Z., Long Y., Liang Y., Jin Z., Zhang L., Liu D., Li H., Zhai J., Pei Y. The Ca²⁺/calmodulin2-binding transcription factor TGA3 elevates LCD expression and H₂S production to bolster Cr⁶⁺ tolerance in *Arabidopsis* // *The Plant Journal*. 2017. Vol. 91, № 6. PP. 1038–1050. <https://doi.org/10.1111/tpj.13627>
49. Valivand M., Amooaghaie R., Ahadi A. Interplay between hydrogen sulfide and calcium/calmodulin enhances systemic acquired acclimation and antioxidative defense against nickel toxicity in zucchini // *Environmental and Experimental Botany*. 2019. Vol. 158. PP. 40–50. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.006>
50. Fang H.H., Pei Y.X., Tian B.H., Zhang L.P., Qiao Z.J., Liu Z.Q. Ca²⁺ participates in H₂S induced Cr⁶⁺ tolerance in *Setaria italica* // *Chinese Journal of Cell Biology*. 2014. Vol. 36, № 6. PP. 758–765.
51. Jin Z., Xue S., Luo Y., Tian B., Fang H., Li H., Pei Y. Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid in stomatal regulation responses to drought stress in *Arabidopsis* // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013. Vol. 62. PP. 41–46. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.10.017>
52. Chen X., Chen Q., Zhang X., Li R., Jia Y., Ef A.A., Jia A., Hu L., Hu X. Hydrogen sulfide mediates nicotine biosynthesis in tobacco (*Nicotiana tabacum*) under high temperature conditions // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2016. Vol. 104. PP. 174–179. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.02.033>

53. Shan C., Zhang S., Zhou Y. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate-glutathione cycle by exogenous ABA in wheat seedling leaves under osmotic stress // *Cereal Research Communications*. 2017. Vol. 45, № 3. PP. 411–420. <https://doi.org/10.1556/0806.45.2017.021>
54. Shan C., Wang T., Zhou Y., Wang W. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate and glutathione metabolism by jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana* // *Biologia Plantarum*. 2018. Vol. 62, № 1. PP. 188–193. <https://doi.org/10.1007/s10535-017-0740-9>
55. Tian B., Zhang Y., Jin Z., Liu Z., Pei Y. Role of hydrogen sulfide in the methyl jasmonate response to cadmium stress in foxtail millet // *Frontiers in Bioscience (Landmark)*. 2017. Vol. 22. PP. 530–538. <http://dx.doi.org/10.2741/4500>
56. Li Z.-G., Xie L.-R., Li X.-J. Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings // *Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 177. PP. 121–127. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.12.018>
57. Li Q., Wang Z., Zhao Y., Zhang X., Zhang S., Bo L., Wang Y., Ding Y., An L. Putrescine protects hullless barley from damage due to UV-B stress via H₂S- and H₂O₂-mediated signaling pathways // *Plant Cell Reports*. 2016. Vol. 35, № 5. PP. 1155–1168. <https://doi.org/10.1007/s00299-016-1952-8>
58. Pal M., Szalai G., Janda T. Speculation: Polyamines are important in abiotic stress signaling // *Plant Science*. 2015. Vol. 237. PP. 16–23. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.003>
59. Fu P.N., Wang W.J., Hou L.X., Liu X. Hydrogen sulfide is involved in the chilling stress response in *Vitis vinifera* L. // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2013. Vol. 82, № 4. PP. 295–302. <https://doi.org/10.5586/asbp.2013.031>
60. Du X., Jin Z., Liu D., Yang G., Pei Y. Hydrogen sulfide alleviates the cold stress through MPK4 in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2017. Vol. 120. PP. 112–119. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.09.028>
61. Jin Z.P., Shen J.J., Qiao Z.J., Yang G.D., Wang R., Pei Y.X. Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana* // *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2011. Vol. 414, № 3. PP. 481–486. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.09.090>
62. Lai D.W., Mao Y., Zhou H., Li F., Wu M., Zhang J., He Z., Cui W., Xie Y. Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K⁺ loss in seedlings of *Medicago sativa* // *Plant Science*. 2014. Vol. 225. PP. 117–129. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.06.006>
63. Janicka M., Reda M., Czyzewska K., Kabala K. Involvement of signalling molecules NO, H₂O₂ and H₂S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress // *Functional Plant Biology*. 2018. Vol. 45, № 4. PP. 428–439. <https://doi.org/10.1071/FP17095>
64. Wang H., Ji F., Zhang Y., Hou J., Liu W., Huang J., Liang W. Interactions between hydrogen sulphide and nitric oxide regulate two soybean citrate transporters during the alleviation of aluminium toxicity // *Plant, Cell & Environment*. 2019. Vol. 42, № 8. PP. 2340–2356. <https://doi.org/10.1111/pce.13555>
65. Li L., Whiteman M., Guan Y.Y., Neo K.L., Cheng Y., Lee S.W., Zhao Y., Baskar R., Tan C.H., Moore P.K. Characterization of a novel, water-soluble hydrogen sulfide-releasing molecule (GYY4137): new insights into the biology of hydrogen sulfide // *Circulation*. 2008. Vol. 117. PP. 2351–2360. <https://doi.org/10.1161/CIRCULATIONAHA.107.753467>
66. Fox B., Schantz J.T., Haigh R., Wood M.E., Moore P.K., Viner N., Spencer J.P., Winyard P.G., Whiteman M. Inducible hydrogen sulfide synthesis in chondrocytes and mesenchymal progenitor cells: is H₂S a novel cytoprotective mediator in the inflamed joint? // *Journal of Cellular and Molecular Medicine*. 2012. Vol. 16, № 4. PP. 896–910. <https://doi.org/10.1111/j.1582-4934.2011.01357.x>
67. Lisjak M., Srivastava N., Teklic T., Civale L., Lewan-dowski K., Wilson I., Wood M.E., Whiteman M., Hancock J.T. A novel hydrogen sulphide donor causes stomatal opening

- and reduces nitric oxide accumulation // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010. Vol. 48, № 12. PP. 931–935. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.09.016>
68. Christou A., Manganaris G.A., Papadopoulou I., Fotopoulos V. Hydrogen sulfide induces systemic tolerance to salinity and non-ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways // *Journal of Experimental Botany*. 2013. Vol. 64, № 7. PP. 1953–1966. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert055>
69. Shi H., Ye T., Chan Z. Nitric oxide-activated hydrogen sulfide is essential for cadmium stress response in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014. Vol. 74. PP. 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.11.001>
70. Shi H., Ye T., Chan Z. Exogenous application of hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide enhanced multiple abiotic stress tolerance in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013. Vol. 71. PP. 226–234. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.021>
71. Колупаев Ю.Е., Горелова Е.И., Ястреб Т.О., Рябчун Н.И., Кириченко В.В. Стресс-протекторные реакции проростков пшеницы и ржи при индуцировании устойчивости к низким температурам донором сероводорода // *Физиология растений*. 2019. Т. 66, № 4. С. 277–285.
72. Kolupaev Yu.E., Horielova E.I., Yastreb T.O., Popov Yu.V., Ryabchun N.I. Phenylalanine ammonia-lyase activity and content of flavonoid compounds in wheat seedlings at the action of hypothermia and hydrogen sulfide donor // *The Ukrainian Biochemical Journal*. 2018. Vol. 90, № 6. PP. 12–20. <https://doi.org/10.15407/ubj90.06.012>
73. Чжан Ш., Ван М.И., Ху Л.Я., Ван С.Ш., Ху К.Д., Бао Л.И., Ло И.П. Сероводород стимулирует прорастание семян пшеницы при осмотическом стрессе // *Физиология растений*. 2010. Т. 57, № 4. С. 571–579.
74. Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Рябчун Н.И., Кириченко В.В. Влияние донора сероводорода на состояние антиоксидантной системы и устойчивость растений пшеницы к почвенной засухе // *Физиология растений*. 2019. Т. 66, № 1. С. 26–34.
75. Chen J., Shang Y.T., Wang W.H., Chen X.Y., He E.M., Zheng H.L., Shangguan Z. Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. P. 1173. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01173>
76. Ye S.C., Hu L.Y., Hu K.D., Li Y.-H., Yan H., Zhang XQ, Zhang H. Hydrogen sulfide stimulates wheat grain germination and counteracts the effect of oxidative damage caused by salinity stress // *Cereal Research Communications*. 2015. Vol. 43, № 2. PP. 213–224. <https://doi.org/10.1556/CRC.2014.0037>
77. Kharbech O., Houmani H., Chaoui A., Corpas F.J. Alleviation of Cr(VI)-induced oxidative stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings by NO and H₂S donors through differential organ-dependent regulation of ROS and NADPH-recycling metabolisms // *Journal of Plant Physiology*. 2017. Vol. 219. PP. 71–80. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.09.010>
78. Синькевич М.С., Дерябин А.Н., Трунова Т.И. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // *Физиология растений*. 2009. Т. 56, № 2. С. 186–192.
79. Шевякова Н.И., Бакулина Е.А., Кузнецов Вл.В. Антиоксидантная роль пролина у галофита хрустальной травки при действии засоления и параквата, инициирующих окислительный стресс // *Физиология растений*. 2009. Т. 56, № 5. С. 736–742.
80. Luo Z., Li D., Du R., Mou W. Hydrogen sulfide alleviates chilling injury of banana fruit by enhanced antioxidant system and proline content // *Scientia Horticulturae*. 2015. Vol. 183. PP. 144–151. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.12.021>
81. Khlestkina E.K. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals // *Cereal Research Communications*. 2013. Vol. 41. PP. 185–198. <https://doi.org/10.1556/CRC.2013.0004>

82. da-Silva C.J., Modolo L.V. Hydrogen sulfide: a new endogenous player in an old mechanism of plant tolerance to high salinity // *Acta Botanica Brasiliica*. 2018. Vol. 32. PP. 150–160. <http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062017abb0229>
83. Huang Z.-Q., Shao-Can Y.L. Hu L.-Y., Hu D. Hydrogen sulfide promotes wheat grain germination under cadmium stress // *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*. 2016. Vol. 86, № 4. PP. 887–895. <https://doi.org/10.1007/s40011-015-0554-5>
84. Jin Z., Wang Z., Ma Q., Sun L., Zhang L., Liu Z., Liu D., Hao X., Pei Y. Hydrogen sulfide mediates ion fluxes inducing stomatal closure in response to drought stress in *Arabidopsis thaliana* // *Plant and Soil*. 2017. Vol. 419, № 1–2. PP. 141–152. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3335-5>
85. Scuffi D., Nietzel T., Di Fino L.M., Meyer A.J., Lamattina L., Schwarzländer M., Laxalt A.M., García-Mata C. Hydrogen sulfide increases production of NADPH oxidase-dependent hydrogen peroxide and phospholipase D-derived phosphatidic acid in guard cell signaling // *Plant Physiology*. 2018. Vol. 176, № 3. PP. 2532–2542. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01636>
86. Lisjak M., Teklić T., Wilson I.D., Wood M.E., Whiteman M., Hancock J.T. Hydrogen sulfide effects on stomatal apertures // *Plant Signaling & Behavior*. 2011. Vol. 6, № 10. PP. 1444–1446. <https://doi.org/10.4161/psb.6.10.17104>
87. Honda K., Yamada N., Yoshida R., Ihara H., Sawa T., Akaike T., Iwai S. 8-Mercapto-Cyclic GMP mediates hydrogen sulfide-induced stomatal closure in *Arabidopsis* // *Plant Cell Physiol*. 2015. Vol. 56, № 8. PP. 1481–1489. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv069>
88. Wang L., Ma X., Che Y., Hou L., Liu X., Zhang W. Extracellular ATP mediates H₂S-regulated stomatal movements and guard cell K⁺ current in a H₂O₂-dependent manner in *Arabidopsis* // *Science Bulletin*. 2015. Vol. 60, № 4. PP. 419–427. <https://doi.org/10.1007/s11434-014-0659-x>
89. Yastreb T.O., Kolupaev Yu.E., Havva E.N., Shkliarevskiy M.A., Dmitriev A.P. Calcium and components of lipid signaling in implementation of hydrogen sulfide influence on state of stomata in *Arabidopsis thaliana* // *Cytology and Genetics*. 2019. Vol. 53, № 2. PP. 99–105. <https://doi.org/10.3103/S0095452719020099>
90. Corpas F.J., González-Gordo S., Canas A., Palma J.M. Nitric oxide (NO) and hydrogen sulfide (H₂S) in plants: Which is first? // *Journal of Experimental Botany*. 2019. Vol. 70, № 17. PP. 4391–4404. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz031>
91. Li Z.G., Luo L.J., Sun Y.F. Signal crosstalk between nitric oxide and hydrogen sulfide may be involved in hydrogen peroxide induced thermotolerance in maize seedlings // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 62, № 4. PP. 507–514. <https://doi.org/10.1134/S1021443715030127>
92. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Yastreb T.O. Induction of wheat plant resistance to stressors by donors of nitric oxide and hydrogen sulfide // *Wheat Production in Changing Environments*, eds. Hasanuzzaman M. et al. Singapore : Springer Nature Pte Ltd., 2019. PP. 521–556. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7_21
93. Aghdam M.S., Mahmoudi R., Razavi F., Rabiei V., Soleimani A. Hydrogen sulfide treatment confers chilling tolerance in hawthorn fruit during cold storage by triggering endogenous H₂S accumulation, enhancing antioxidant enzymes activity and promoting phenols accumulation // *Scientia Horticulturae*. 2018. Vol. 238. PP. 264–271. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.04.063>

Поступила в редакцию 27.09.2019 г.;
принята 13.11.2019 г.; опубликована 27.12.2019 г.

Авторский коллектив:

Колупаев Юрий Евгеньевич – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой ботаники и физиологии растений, факультет защиты растений Харьковского национального аграрного университета им. В.В. Докучаева (Украина, 62483, г. Харьков, п/о Докучаевское-2).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7151-906X>

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com

Ястреб Татьяна Олеговна – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений, факультет защиты растений Харьковского национального аграрного университета им. В.В. Докучаева (Украина, 62483, г. Харьков, п/о Докучаевское-2).

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com

For citation: Kolupaev YuE, Yastreb TO. Hydrogen sulfide and plant adaptation to abiotic stressors. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:158-190. doi: 10.17223/19988591/47/8 In Russian, English Summary

Yuriy E. Kolupaev, Tetiana O. Yastreb

Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, Kharkiv, Ukraine

Hydrogen sulfide and plant adaptation to abiotic stressors

Hydrogen sulfide (H₂S) is one of the key gasotransmitters in plant and animal cells. The term “hydrogen sulfide” means not only H₂S as a dissolved gaseous compound, but also the HS⁻ anion, into which, under physiologically normal conditions, about 80% of molecular hydrogen sulfide is converted. One of the most notable hydrogen sulfide physiological effects is the activation of adaptive plant responses. However, the activation mechanisms of plant stress-protective systems under the H₂S influence, direct targets of its action, signaling and hormonal mediators providing physiological effects, remain poorly understood. Analysis and systematization of information on hydrogen sulfide synthesis, signaling, and activation of adaptive reactions with its participation became the aim of this review.

Hydrogen sulfide synthesis. To date, it has been found that in plants hydrogen sulfide can be synthesized using six enzymes (See Fig. 1). Conversion of L-cysteine to pyruvate catalyzed by L-cysteine desulfhydrase with release of hydrogen sulfide and ammonium is considered as one of the main ways of synthesizing H₂S in plants. It is also possible to form hydrogen sulfide from D-cysteine under the action of D-cysteine desulfhydrase. Hydrogen sulfide can also be synthesized by sulfite reduction with the participation of sulfite reductase. Formation of hydrogen sulfide in plants involving β-cyanoalanine synthase, cysteine synthase and carbonic anhydrase is also expected.

Hydrogen sulfide signaling. Hydrogen sulfide does not have specific molecular receptors. It is assumed that primary molecular effects of H₂S are associated with S-sulphydration (persulfidation) – conversion of –SH cysteine residues to –SSH. The most common proteins whose state is regulated by sulphydration are peroxyredoxins, which, in turn, are among the key participants in cellular redox regulation. Hydrogen sulfide is also involved in processes of redox regulation occurring with participation of reactive oxygen species (ROS) and nitric oxide (NO), and can affect cell calcium homeostasis (See Fig. 2). In this case, however, the sequence of arrangement of these intermediaries in formation of various adaptive reactions of plants in many cases remains unknown. There is evidence of an increase in the ROS content in plant cells under the influence of hydrogen sulfide, due, primarily, to the activation of NADPH oxidase. At the same time, synthesis of hydrogen sulfide can be induced by an action of hydrogen peroxide on plant objects. Hydrogen sulfide can directly and indirectly influence activity and expression of antioxidant enzyme genes, which also affects cell redox homeostasis.

It was shown that hydrogen sulfide and nitric oxide can act on the same protein targets, causing effects of persulfidation or nitrosylation. Moreover, NO and H₂S also affect the intracellular content of each other. Hydrogen sulfide is in a rather complex functional interaction with calcium ions. Activation of hydrogen sulfide synthesis associated with increased expression of L-cysteine desulphydrase gene can be induced with calcium and calmodulin. On the other hand, hydrogen sulfide can cause an opening of calcium channels of plant cells.

Hydrogen sulfide interacts with a complex network of hormonal signaling too (*See Fig. 2*). In particular, its synthesis can be induced by abscisic acid (ABA). On the other hand, H₂S can mediate physiological effects of ABA. Hydrogen sulfide can activate synthesis of jasmonic acid in plants. Also, H₂S is involved in plant adaptive reactions induction under influence of salicylic acid and polyamines. In general, hydrogen sulfide is involved in a complex regulatory network of signaling and hormonal mediators.

Participation in plant adaptation. In response to the impact of many stressors (high and low temperatures, dehydration, salinization), the content of endogenous hydrogen sulfide in plants increases. Moreover, mutants defective in the hydrogen sulfide synthesis were not resistant to action of these stress factors. Plant treatment with hydrogen sulfide donors (in particular, sodium hydrosulfide NaHS) increases resistance of plants to stress temperatures, drought, salt stress, action of heavy metals, UV-B and other factors (*See Table*). Hydrogen sulfide has a pronounced activating effect on expression of antioxidant enzyme genes, accumulation of polyfunctional low-molecular-weight protective compounds, in particular proline and sugars. Of particular importance for plant adaptation is the accumulation under the influence of hydrogen sulfide of a wide range of secondary metabolites, including phenolic compounds and flavonoids, which have a pronounced antioxidant effect. Hydrogen sulfide is also involved in regulation of plant stomatal reactions. Dependence of the stomata closing process under osmotic and salt stress on the activity of cysteine desulphydrase and H₂S synthesis was shown. The effect of hydrogen sulfide on stomatal aperture, as well as other stomata closing inducers, is associated with a change in the ion channels state, in particular, potassium channels (K⁺_{out}) of guard cells. ROS, calcium ions and, possibly, components of lipid signaling are involved in the implementation of these effects of hydrogen sulfide.

Hydrogen sulfide donors can be used not only to induce adaptive reactions of plants, but also in storage technology for agricultural products. The use of NaHS during storage of fruit and berries prevents their ripening and aging, contributes to the preservation of a pool of antioxidants, in particular, ascorbic acid, phenolic compounds and flavonoids. Also, hydrogen sulfide can be used to extend the life of cut flowers. A further study of stress-protective effects of hydrogen sulfide will allow, on the one hand, to more deeply understand the adaptation mechanisms, and, on the other hand, to create theoretical foundations for new approaches in agrobiotechnology.

The paper contains 2 Figures, 1 Table and 93 References.

Key words: hydrogen sulfide; reactive oxygen species; calcium; nitric oxide; phytohormones; antioxidant system; resistance.

The authors declare no conflict of interest.

References

1. He H, He L. The role of carbon monoxide signaling in the responses of plants to abiotic stresses. *Nitric Oxide*. 2014;42:40-43. doi: <https://doi.org/10.1016/j.niox.2014.08.011>
2. Yamasaki H, Cohen MF. Biological consilience of hydrogen sulfide and nitric oxide in plants: Gases of primordial earth linking plant, microbial and animal physiologies. *Nitric Oxide*. 2016;55-56:91-100. doi: <https://doi.org/10.1016/j.niox.2016.04.002>

3. Singh S, Kumar V, Kapoor D, Kumar S, Singh S, Dhanjal DS, Datta S, Samuel J, Dey P, Wang S, Prasad R, Singh J. Revealing on hydrogen sulfide and nitric oxide signals coordination for plant growth under stress conditions. *Physiologia Plantarum*. 2019. doi: <https://doi.org/10.1111/ppl.13002>
4. Sukmanskiy OI, Reutov VP. Gasotransmitters: Physiological role and involvement in the pathogenesis of the diseases. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk*. 2016;47(3):30-58. In Russian
5. Rennenberg H. The fate excess of sulfur in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 1984;35:121-153.
6. Wang R. Physiological implications of hydrogen sulfide: a whiff exploration that blossomed. *Physiological Reviews*. 2012;92(2):791-896. doi: <https://doi.org/10.1152/physrev.00017.2011>
7. Li ZG. Hydrogen sulfide: a multifunctional gaseous molecule in plants. *Russian J Plant Physiology*. 2013;60(6):733-740. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443713060058>
8. Li ZG, Min X, Zhou ZH. Hydrogen sulfide: A signal molecule in plant cross-adaptation. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1621. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01621>
9. Li H, Li M, Wei X, Zhang X, Xue R, Zhao Y, Zhao H. Transcriptome analysis of drought-responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Molecular Genetics and Genomics*. 2017;292(5):1091-1110. doi: <https://doi.org/10.1007/s00438-017-1330-4>
10. Zhang H, Hu SL, Zhang ZJ, Hu LY, Jiang CX, Wei ZJ, Liu J, Wang HL, Jiang ST. Hydrogen sulfide acts as a regulator of flower senescence in plants. *Postharvest Biology and Technology*. 2011;60(3):251-257. doi: <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.01.006>
11. Li ZG, Gong M, Liu P. Hydrogen sulfide is a mediator in H₂O₂-induced seed germination in *Jatropha curcas*. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2012;34(6):2207-2213. doi: <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1021-z>
12. Ziogas V, Molassiotis A, Fotopoulos V, Tanou G. Hydrogen sulfide: A potent tool in postharvest fruit biology and possible mechanism of action. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:1375. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01375>
13. Shi H, Ye T, Han N, Bian H, Liu X, Chan Z. Hydrogen sulfide regulates abiotic stress tolerance and biotic stress resistance in *Arabidopsis*. *J of Integrative Plant Biology*. 2015;57(7):628-640. doi: <https://doi.org/10.1111/jipb.12302>
14. Banerjee A, Tripathi DK, Roychoudhury A. Hydrogen sulphide trapeze: environmental stress amelioration and phytohormone crosstalk. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018;132:46-53. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.08.028>
15. Romero LC, Garcia I, Gotor C. L-cysteine desulfhydrase 1 modulates the generation of the signaling molecule sulfide in plant cytosol. *Plant Signaling & Behavior*. 2013;8(5):4621-4634. doi: <https://doi.org/10.4161/psb.24007>
16. Riemenschneider A, Wegele R, Schmidt A, Papenbrock J. Isolation and characterization of a D-cysteine desulfhydrase protein from *Arabidopsis thaliana*. *The FEBS J*. 2005;272(5):1291-1304. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2005.04567.x>
17. Guo H, Xiao T, Zhou H, Xie Y, Shen W. Hydrogen sulfide: A versatile regulator of environmental stress in plants. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016;38:16. doi: <https://doi.org/10.1007/s11738-015-2038-x>
18. Li ZG. Chapter thirteen – Analysis of some enzymes activities of hydrogen sulfide metabolism in plants. *Methods Enzymology*. 2015;555:253-269. doi: <https://doi.org/10.1016/bs.mie.2014.11.035>
19. Wirtz M, Hell R. Functional analysis of the cysteine synthase protein complex from plants: structural, biochemical and regulatory properties. *J Plant Physiology*. 2006;163(3):273-286. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.11.013>
20. Zhang H. Hydrogen sulfide in plant biology. In: *Signaling and Communication in Plants*. Lamattina L and Garcia-Mata C editors. Vol. *Gasotransmitters in Plants. The Rise of a New*

- Paradigm in Cell Signaling*. Baluška F, series editor. Switzerland: Springer International Publishing; 2016. pp. 23-51. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-40713-5_
21. Lisjak M, Teklic T, Wilson ID, Whiteman M, Hancock JT. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? *Plant Cell & Environment*. 2013;36(9):1607-1616. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.12073>
 22. Hancock JT. Hydrogen sulfide and environmental stresses. *Environmental and Experimental Botany*. 2019;161:5056. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.034>
 23. Gruhlik MC. Reactive sulfur species a new player in plant physiology? In: *Reactive Oxygen, Nitrogen and Sulfur Species in Plants: Production, Metabolism, Signaling and Defense Mechanisms*. Vol. 2. Hasanuzzaman M, Fotopoulos V, Nahar K and Fujita M, editors. John Wiley & Sons Ltd.; 2019. pp. 715-728.
 24. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Kabashnikova LF. Antioxidative system of plants: Cellular compartmentalization, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (Review). *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2019;55(5):441-459. doi: <https://doi.org/10.1134/S0003683819050089>
 25. Cuevasanata E, Lange M, Bonanata J, Coitino EL, Ferrer-Sueta G, Filipovic MR, Alvarez B. Reaction of hydrogen sulphide with disulfide and sulfenic acid to form the strongly nucleophilic persulfide. *The J Biological Chemistry*. 2015;290(45):26866-26880. doi: <http://www.jbc.org/cgi/doi/10.1074/jbc.M115.672816>
 26. Liu Z, Li Y, Cao C, Liang S, Ma Y, Liu X, Pei Y. The role of H₂S in low temperature-induced cucurbitacin C increases in cucumber. *Plant Molecular Biology*. 2019;99(6):535-544. doi: <https://doi.org/10.1007/s11103-019-00834-w>
 27. Shan C, Zhang S, Ou X. The roles of H₂S and H₂O₂ in regulating AsA-GSH cycle in the leaves of wheat seedlings under drought stress. *Protoplasma*. 2018;255(4):1257-1262. doi: <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1213-5>
 28. Kolupaev YuE, Firsova EN, Yastreb TO, Lugovaya AA. The participation of calcium ions and reactive oxygen species in the induction of antioxidant enzymes and heat resistance in plant cells by hydrogen sulfide donor. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2017;53(5):573-579. doi: <https://doi.org/10.1134/S0003683817050088>
 29. Kolupaev Yu, Firsova EN, Yastreb TO. Induction of plant cells heat resistance by hydrogen sulfide donor is mediated by H₂O₂ generation with participation of NADPH oxidase and superoxide dismutase. *The Ukrainian Biochemical J*. 2017;89(4):34-42. doi: <https://doi.org/10.15407/ubj89.04.034>
 30. Wang L, Hou Z, Hou L, Zhao F, Liu X. H₂S induced by H₂O₂ mediates drought-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Bulletin of Botany*. 2012;47(3):217-225.
 31. Ma Y, Zhang W, Niu J, Ren Y, Zhang F. Hydrogen sulfide may function downstream of hydrogen peroxide in salt stress-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Functional Plant Biology*. 2019;46(2):136-145. doi: <https://doi.org/10.1071/FP18096>
 32. Li ZG, Yi XY, Li YT. Effect of pretreatment with hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide on heat tolerance in relation to antioxidant system in maize (*Zea mays*) seedlings. *Biologia*. 2014;69(8):1001-1009. <https://doi.org/10.2478/s11756-014-0396-2>
 33. Shan CJ, Zhang SL, Li DF, Zhao YZ, Tian XL, Zhao XL, Wu YX, Wei XY, Liu RQ. Effects of exogenous hydrogen sulfide on the ascorbate and glutathione metabolism in wheat seedlings leaves under water stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2011;33:2533-2540. doi: <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0746-4>
 34. Hancock JT, Whiteman M. Hydrogen sulfide and cell signaling: Team player or referee? *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014;78:37-42. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.02.012>
 35. Li Q, Lancaster JR. Chemical foundations of hydrogen sulfide biology. *Nitric Oxide*. 2013;35:21-34. doi: <https://doi.org/10.1016/j.niox.2013.07.001>
 36. Carballal S, Trujillo M, Cuevasanta E, Bartesaghi S, Möller MN, Folkes LK, Garcia-Bereguiaín MA, Gutiérrez-Merino C, Wardman P, Denicola A, Radi R, Alvarez B.

- Reactivity of hydrogen sulfide with peroxyxynitrite and other oxidants of biological interest. *Free Radical Biology and Medicine*. 2011;50(1):196-205. doi: <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2010.10.705>
37. Whiteman M, Li L, Kostetski I, Chu SH, Siau JL, Bhatia M, Moore PK. Evidence for the formation of a novel nitrosothiol from the gaseous mediators nitric oxide and hydrogen sulphide. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2006;343(1):303-310. doi: <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2006.02.154>
 38. Hancock JT, Henson D, Nyirenda M, Desikan R, Harrison J, Lewis M, Hughes J, Neill SJ. Proteomic identification of glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase as an inhibitory target of hydrogen peroxide in *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2005;43(9):828-835. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2005.07.012>
 39. Aroca A, Schneider M, Scheibe R, Gotor C, Romero LC. Hydrogen sulfide regulates the cytosolic/nuclear partitioning of glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase by enhancing its nuclear localization. *Plant and Cell Physiology*. 2017;58(6):983-992. doi: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx056>
 40. Wang Y, Li L, Cui W, Xu S, Shen W, Wang R. Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway. *Plant and Soil*. 2012;351(1-2):107-119. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0936-2>
 41. Singh VP, Singh S, Kumar J, Prasad SM. Hydrogen sulfide alleviates toxic effects of arsenate in pea seedlings through up-regulation of the ascorbate-glutathione cycle: Possible involvement of nitric oxide. *J Plant Physiology*. 2015;181:20-29. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.03.015>
 42. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Beschasiy SP, Dmitriev AP. Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells. *Cytology and Genetics*. 2019;53(5):392-406. doi: <https://doi.org/10.3103/S0095452719050098>
 43. Liang Y, Zheng P, Li S, Li K, Xu H. Nitrate reductase-dependent NO production is involved in H₂S-induced nitrate stress tolerance in tomato via activation of antioxidant enzymes. *Scientia Horticulturae*. 2018;229:207-214. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.044>
 44. Li ZG, Yang SZ, Long WB, Yang GX, Shen ZZ. Hydrogen sulfide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant, Cell & Environment*. 2013;36(8):1564-1572. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.12092>
 45. Kaur N, Gupta AK. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant. *Current Science*. 2005;88(11):1771-1780.
 46. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Dmitriev AP. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: Calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytology and Genetics*. 2015;49(5):338-348. doi: <https://doi.org/10.3103/S0095452715050047>
 47. Li ZG, Long WB, Yang SZ, Wang YC, Tang JH, Wen L, Zhu BYu, Min X. Endogenous hydrogen sulfide regulated by calcium is involved in thermotolerance in tobacco *Nicotiana tabacum* L. suspension cell cultures. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015;37: 219. doi: <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1971-z>
 48. Fang H, Liu Z, Long Y, Liang Y, Jin Z, Zhang L, Liu D, Li H, Zhai J, Pei Y. The Ca²⁺/calmodulin2-binding transcription factor TGA3 elevates LCD expression and H₂S production to bolster Cr⁶⁺ tolerance in *Arabidopsis*. *The Plant J*. 2017;91(6):1038-1050. doi: <https://doi.org/10.1111/tpj.13627>
 49. Valivand M, Amooaghaie R, Ahadi A. Interplay between hydrogen sulfide and calcium/calmodulin enhances systemic acquired acclimation and antioxidative defense against nickel toxicity in zucchini. *Environmental and Experimental Botany*. 2019;158:40-50. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.006>
 50. Fang HH, Pei YX, Tian BH, Zhang LP, Qiao ZJ, Liu ZQ. Ca²⁺ participates in H₂S induced Cr⁶⁺ tolerance in *Setaria italica*. *Chinese J Cell Biology*. 2014;36(6):758-765.

51. Jin Z, Xue S, Luo Y, Tian B, Fang H, Li H, Pei Y. Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid in stomatal regulation responses to drought stress in *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;62:41-46. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.10.017>
52. Chen X, Chen Q, Zhang X, Li R, Jia Y, EfAA, Jia A, Hu L, Hu X. Hydrogen sulfide mediates nicotine biosynthesis in tobacco (*Nicotiana tabacum*) under high temperature conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2016;104:174-179. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.02.033>
53. Shan C, Zhang S, Zhou Y. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate-glutathione cycle by exogenous ABA in wheat seedling leaves under osmotic stress. *Cereal Research Communications*. 2017;45(3):411-420. doi: <https://doi.org/10.1556/0806.45.2017.021>
54. Shan C, Wang T, Zhou Y, Wang W. Hydrogen sulfide is involved in the regulation of ascorbate and glutathione metabolism by jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Biologia Plantarum*. 2018;62(1):188-193. doi: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10535-017-0740-9>
55. Tian B, Zhang Y, Jin Z, Liu Z, Pei Y. Role of hydrogen sulfide in the methyl jasmonate response to cadmium stress in foxtail millet. *Frontiers in Bioscience (Landmark)*. 2017;22:530-538. doi: <http://dx.doi.org/10.2741/4500>
56. Li ZG, Xie LR, Li XJ. Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *J Plant Physiology*. 2015;177:121-127. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.12.018>
57. Li Q, Wang Z, Zhao Y, Zhang X, Zhang S, Bo L, Wang Y, Ding Y, An L. Putrescine protects hullless barley from damage due to UV-B stress via H₂S- and H₂O₂-mediated signaling pathways. *Plant Cell Reports*. 2016;35(5):1155-1168. doi: <https://doi.org/10.1007/s00299-016-1952-8>
58. Pal M, Szalai G, Janda T. Speculation: Polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Science*. 2015;237:16-23. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.003>
59. Fu PN, Wang WJ, Hou LX, Liu X. Hydrogen sulfide is involved in the chilling stress response in *Vitis vinifera* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2013;82(4):295-302. doi: <https://doi.org/10.5586/asbp.2013.031>
60. Du X, Jin Z, Liu D, Yang G, Pei Y. Hydrogen sulfide alleviates the cold stress through MPK4 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2017;120:112-119. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.09.028>
61. Jin ZP, Shen JJ, Qiao ZJ, Yang GD, Wang R, Pei YX. Hydrogen sulfide improves drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2011;414(3):481-486. doi: <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.09.090>
62. Lai DW, Mao Y, Zhou H, Li F, Wu M, Zhang J, He Z, Cui W, Xie Y. Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K⁺ loss in seedlings of *Medicago sativa*. *Plant Science*. 2014;225:117-129. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.06.006>
63. Janicka M, Reda M, Czyzewska K, Kabala K. Involvement of signalling molecules NO, H₂O₂ and H₂S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress. *Functional Plant Biology*. 2018;45(4):428-439. doi: <https://doi.org/10.1071/FP17095>
64. Wang H, Ji F, Zhang Y, Hou J, Liu W, Huang J, Liang W. Interactions between hydrogen sulphide and nitric oxide regulate two soybean citrate transporters during the alleviation of aluminium toxicity. *Plant, Cell & Environment*. 2019;42(8):2340-2356. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.13555>
65. Li L, Whiteman M, Guan YY, Neo KL, Cheng Y, Lee SW, Zhao Y, Baskar R, Tan CH, Moore PK. Characterization of a novel, water-soluble hydrogen sulfide-releasing molecule (GYY4137): New insights into the biology of hydrogen sulfide. *Circulation*. 2008;117:2351-2360. doi: <https://doi.org/10.1161/CIRCULATIONAHA.107.753467>

66. Fox B, Schantz JT, Haigh R, Wood ME, Moore PK, Viner N, Spencer JP, Winyard PG, Whiteman M. Inducible hydrogen sulfide synthesis in chondrocytes and mesenchymal progenitor cells: Is H₂S a novel cytoprotective mediator in the inflamed joint? *J Cellular and Molecular Medicine*. 2012;16(4):896–910. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1582-4934.2011.01357.x>
67. Lisjak M, Srivastava N, Teklic T, Civale L, Lewan-dowski K, Wilson I, Wood ME, Whiteman M, Hancock JT. A novel hydrogen sulphide donor causes stomatal opening and reduces nitric oxide accumulation. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010;48(12):931–935. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.09.016>
68. Christou A, Manganaris GA, Paradopoulos I, Fotopoulos V. Hydrogen sulfide induces systemic tolerance to salinity and non-ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways. *J Experimental Botany*. 2013;64(7):1953–1966. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert055>
69. Shi H, Ye T, Chan Z. Nitric oxide-activated hydrogen sulfide is essential for cadmium stress response in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.). *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014(7):4 99–107. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.11.001>
70. Shi H, Ye T, Chan Z. Exogenous application of hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide enhanced multiple abiotic stress tolerance in bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.). *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;71:226–234. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.021>
71. Kolupaev YuE, Horielova EI, Yastreb TO, Ryabchun NI, Kirichenko VV. Stress-protective responses of wheat and rye seedlings whose chilling resistance was induced with a donor of hydrogen sulfide. *Russian J Plant Physiology*. 2019;66(4):540–547. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443719040058>
72. Kolupaev YuE, Horielova EI, Yastreb TO, Popov YuV, Ryabchun NI. Phenylalanine ammoniolyase activity and content of flavonoid compounds in wheat seedlings at the action of hypothermia and hydrogen sulfide donor. *The Ukrainian Biochemical J*. 2018;90(6):12–20. doi: <https://doi.org/10.15407/ubj90.06.012>
73. Zhang H, Wang MJ, Hu LY, Wang SH, Hu KD, Bao LJ, Luo JP. Hydrogen sulfide promotes wheat seed germination under osmotic stress. *Russian J Plant Physiology*. 2010;57(4):532–539. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443710040114>
74. Kolupaev YuE, Firsova EN, Yastreb TO, Ryabchun NI, Kirichenko VV. Effect of hydrogen sulfide donor on antioxidant state of wheat plants and their resistance to soil drought. *Russian J Plant Physiology*. 2019;66(1):59–66. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443719010084>
75. Chen J, Shang YT, Wang WH, Chen XY, He EM, Zheng HL, Shangguan Z. Hydrogen sulfide-mediated polyamines and sugar changes are involved in hydrogen sulfide-induced drought tolerance in *Spinacia oleracea* seedlings. *Frontiers in Plant Science*. 2016. 7:1173. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01173>
76. Ye SC, Hu LY, Hu KD, Li YH, Yan H, Zhang XQ, Zhang H. Hydrogen sulfide stimulates wheat grain germination and counteracts the effect of oxidative damage caused by salinity stress. *Cereal Research Communications*. 2015;43(2):213–224. doi: <https://doi.org/10.1556/CRC.2014.0037>
77. Kharbech O, Houmani H, Chaoui A, Corpas FJ. Alleviation of Cr(VI)-induced oxidative stress in maize (*Zea mays* L.) seedlings by NO and H₂S donors through differential organ-dependent regulation of ROS and NADPH-recycling metabolisms. *J Plant Physiology*. 2017;219:71–80. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.09.010>
78. Sin'kevich MS, Deryabin AN, Trunova TI. Characteristics of oxidative stress in potato plants with modified carbohydrate metabolism. *Russian J Plant Physiology*. 2009;56(2):168–174. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443709020046>
79. Shevyakova NI, Bakulina EA, Kuznetsov VIV. Proline antioxidant role in the common ice plant subjected to salinity and paraquat treatment inducing oxidative stress. *Russian J Plant Physiology*. 2009;56(5):663–669. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443709050124>

80. Luo Z, Li D, Du R, Mou W. Hydrogen sulfide alleviates chilling injury of banana fruit by enhanced antioxidant system and proline content. *Scientia Horticulturae*. 2015;183:144-151. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.12.021>
81. Khlestkina EK. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Research Communications*. 2013;41:185-198. doi: <https://doi.org/10.1556/CRC.2013.0004>
82. da-Silva CJ, Modolo LV. Hydrogen sulfide: a new endogenous player in an old mechanism of plant tolerance to high salinity. *Acta Botanica Brasílica*. 2018;32:150-160. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062017abb0229>
83. Huang ZQ, Shao-Can YL, Hu LY, Hu D. Hydrogen sulfide promotes wheat grain germination under cadmium stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*. 2016;86(4):887-895. doi: <https://doi.org/10.1007/s40011-015-0554-5>
84. Jin Z, Wang Z, Ma Q, Sun L, Zhang L, Liu Z, Liu D, Hao X, Pei Y. Hydrogen sulfide mediates ion fluxes inducing stomatal closure in response to drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil*. 2017;419(1-2):141-152. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3335-5>
85. Scuffi D, Nietzel T, Di Fino LM, Meyer AJ, Lamattina L, Schwarzländer M, Laxalt AM, García-Mata C. Hydrogen sulfide increases production of NADPH oxidase-dependent hydrogen peroxide and phospholipase D-derived phosphatidic acid in guard cell signaling. *Plant Physiology*. 2018;176(3):2532-2542. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.17.01636>
86. Lisjak M, Teklić T, Wilson ID, Wood ME, Whiteman M., Hancock JT. Hydrogen sulfide effects on stomatal apertures. *Plant Signaling & Behavior*. 2011;6(10):1444-1446. <https://doi.org/10.4161/psb.6.10.17104>
87. Honda K, Yamada N, Yoshida R, Ihara H, Sawa T, Akaike T, Iwai S. 8-Mercapto-Cyclic GMP mediates hydrogen sulfide-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiology*. 2015;56(8):1481-1489. doi: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv069>
88. Wang L, Ma X, Che Y, Hou L, Liu X, Zhang W. Extracellular ATP mediates H₂S-regulated stomatal movements and guard cell K⁺ current in a H₂O₂-dependent manner in *Arabidopsis*. *Science Bulletin*. 2015;60(4):419-427. doi: <https://doi.org/10.1007/s11434-014-0659-x>
89. Yastreb TO, Kolupaev YuE, Havva EN, Shkliarevskiy MA, Dmitriev AP. Calcium and components of lipid signaling in implementation of hydrogen sulfide influence on state of stomata in *Arabidopsis thaliana*. *Cytology and Genetics*. 2019;53(2):99-105. doi: <https://doi.org/10.3103/S0095452719020099>
90. Corpas FJ, González-Gordo S, Canas A, Palma JM. Nitric oxide (NO) and hydrogen sulfide (H₂S) in plants: Which is first? *J Experimental Botany*. 2019;70(17):4391-4404. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/erz031>
91. Li ZG, Luo LJ, Sun YF. Signal crosstalk between nitric oxide and hydrogen sulfide may be involved in hydrogen peroxide induced thermotolerance in maize seedlings. *Russian J Plant Physiology*. 2015;62(4):507-514. doi: <https://doi.org/10.1134/S1021443715030127>
92. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Yastreb TO. Induction of wheat plant resistance to stressors by donors of nitric oxide and hydrogen sulfide. In: *Wheat Production in Changing Environments*. Hasanuzzaman M, Nahar K and Hossain A, editors. Singapore: Springer Nature Pte Ltd.; 2019. pp. 521-556. doi: https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7_21
93. Aghdam MS, Mahmoudi R, Razavi F, Rabiei V, Soleimani A. Hydrogen sulfide treatment confers chilling tolerance in hawthorn fruit during cold storage by triggering endogenous H₂S accumulation, enhancing antioxidant enzymes activity and promoting phenols accumulation. *Scientia Horticulturae*. 2018;238:264-271. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.04.063>

Received 27 September 2019;

Revised 13 November 2019; Accepted 27 December 2019

Author info:

Kolupaev Yuriy E, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Plant Protection, Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, p/o Dokuchaevske-2, Kharkiv 62483, Ukraine.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7151-906X>

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com

Yastreba Tetiana O, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Plant Protection, Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, p/o Dokuchaevske-2, Kharkiv 62483, Ukraine.

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com