

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 556.561+556.565

doi: 10.17223/19988591/18/1

Е.С. Иванова, Ю.А. Харанжевская, Е.С. Воистинова

Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа Россельхозакадемии (г. Томск, Россия)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ГУМИНОВЫХ ВЕЩЕСТВ В ВОДАХ НИЗИННОГО БОЛОТА В ЮЖНО-ТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Исследования проведены при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (ГК № 14.740.11.0199).

Проведены исследования многолетней динамики содержания гуминовых веществ в водах типичного террасного низинного болота, выполнен корреляционный и факторный анализ. Отмечено, что главным поставщиком органических веществ в болотных водах является гумус торфяной залежи, а количество гуминовых веществ определяется степенью разложения торфов и зависит от вида растений-торфообразователей. Корреляционный анализ позволил установить ярко выраженную зависимость между количеством гуминовых веществ и окислительно-восстановительным потенциалом торфяной залежи; тесная связь в отдельные годы отмечается с уровнями болотных вод, влажностью торфа, температурой торфяной залежи и температурой воздуха. В сезонной динамике содержания гуминовых веществ отмечено их закономерное увеличение только к концу периода вегетации (август–сентябрь). Как правило, в периоды с более высокими температурами воздуха происходит накопление гуминовых веществ в торфяной залежи болот, а поступление их в болотные воды осуществляется при выпадении атмосферных осадков и увеличении уровня болотных вод. Проведенный анализ многолетних изменений концентрации гуминовых веществ в водах низинного болота не выявил статистически значимых различий, однако отмечены некоторое уменьшение концентрации фульвокислот и увеличение гуминовых кислот. В результате хозяйственное использование торфяных болот, изменение природно-климатических условий в сторону повышения температуры воздуха будут способствовать увеличению содержания органических веществ в болотных водах, а также в подземных и речных водах заболоченных территорий, ухудшению геоэкологической обстановки региона.

Ключевые слова: болотные экосистемы; устойчивость; болотные воды; гуминовые вещества; Западная Сибирь.

Введение

Процессы трансформации органического вещества являются одним из главных звеньев биологического круговорота. Они обеспечивают устойчивость биосферы в целом. Основными процессами трансформации орга-

нического вещества являются разложение с выделением CO_2 и CH_4 и гумификация, процесс образования особого класса соединений – гуминовых и фульвокислот. Однако до сих пор существует неоднозначность взглядов на проблему гумификации. Есть предположение, что фульвокислоты как особый класс не существуют. Данные соединения являются суммой либо простых низкомолекулярных веществ, либо отщепленными от гуминовых кислот фрагментами, т.е. «обломками» как самих гуминовых кислот, так и различных природных низкомолекулярных соединений [1]. С учетом этого в данной работе используется термин «гуминовые вещества», который характеризует суммарное содержание гуминовых кислот как класс соединений торфа, нерастворимых или слаборастворимых в воде, и фульвокислот как водорастворимую фракцию гуминовых кислот [2].

Гуминовые вещества в водных растворах выполняют целый ряд функций (транспортную, аккумулятивную, регуляторную, протекторную), фульвокислоты легко мигрируют как в форме свободных кислот, так и в составе различных соединений. В настоящее время данные по содержанию гуминовых веществ в болотных водах представлены в работах целого ряда авторов [3–6]. Однако, несмотря на большое разнообразие материалов, посвященных данному направлению, некоторые вопросы остаются до конца не решенными. Так, например, в опубликованных материалах имеются данные по содержанию гуминовых веществ преимущественно в водах верховых болот, практически отсутствуют данные по низинным болотам. В настоящее время не изучены условия, определяющие высокие концентрации гуминовых веществ в болотных водах, их миграцию и пространственно-временную динамику на уровне конкретного болотного массива. Изучение вопроса миграции органических веществ приобретает особую важность в условиях образования подвижных комплексов гуминовых и фульвокислот с тяжёлыми металлами, что должно учитываться при размещении крупных промышленных объектов на заболоченных территориях, при территориальном планировании и формировании структуры водоотведения. Поэтому в работе предполагается провести анализ многолетних исследований динамики гуминовых веществ в водах низинного болота, а также условий и факторов, определяющих их содержание в зависимости от основных показателей природных процессов функционирования болот: влажность торфа, температура залежи, уровни болотных вод и окислительно-восстановительного потенциала, количество атмосферных осадков, температура воздуха.

Материалы и методики исследования

В качестве модельного объекта изучения содержания органических веществ в болотных водах было выбрано низинное болото «Самара». Объект исследования расположен на юго-западе Томской области и является типичным для южно-таежной подзоны Западной Сибири низинным болотом, ха-

рактерным для речных террас. Болотный массив является частью сложной болотной системы, протянувшейся вдоль уступа второй надпойменной левобережной террасы р. Бакчар. Болотная система поделена на участки долинами мелких рек и ручьев, впадающих в р. Бакчар, и состоит из нескольких элементарных болотных массивов, сформировавшихся в понижениях рельефа [6]. Источниками питания низинного болота являются атмосферные осадки и грунтовые воды верхней гидродинамической зоны. Однако в периоды с избыточным увлажнением может наблюдаться отток влаги на окраины болота, а также вертикальная фильтрация в подстилающий грунт. Разгрузка подземных вод происходит в период спада уровней на болоте.

Исследования проводились в пределах березово-осоково-гипнового биогеоценоза. Торфяная залежь болота относится к низинному типу, топяному подтипу. Средняя ее мощность составляет 3–4 м, максимальная глубина – до 5,5 м. Торфяная залежь болотного массива сложена топяными гипновыми и осоково-гипновыми видами торфа [7].

Методика исследований включала анализ многолетней динамики содержания гуминовых веществ в водах низинного болота и условий в зависимости от основных показателей природных процессов функционирования болот (температура воздуха, атмосферные осадки, влажность торфа, температура залежи, уровни болотных вод, окислительно-восстановительный потенциал); для оценки тесноты связи осуществлялся корреляционный анализ. Оценка статистически значимых тенденций изменения содержания гуминовых веществ в болотных водах проводилась с использованием критерия Питмена. Графические материалы выполнены в программе MS Excel, данные на рисунках представлены в виде средних арифметических величин показателя с доверительными интервалами. Статистический анализ данных проводился с помощью программы StatSoft STATISTICA 6.0.

Для определения содержания органических веществ проводился отбор проб воды из специальной скважины глубиной 1 м, организованной в торфяной залежи болота. Определение гуминовых веществ выполнялось в соответствии с методикой [8]. Для оценки влияния на содержание органических веществ в болотных водах процессов, происходящих в торфяной залежи, проводились наблюдения за окислительно-восстановительным (ОВП) и температурным режимами по 10-сантиметровым слоям до минерального грунта с помощью стационарно заложенных датчиков [9–10]. Отбор образцов торфа на влажность производился в бюксы по всей глубине торфяной залежи согласно ГОСТу 11305-65. Гидрологические наблюдения на болотах были выполнены в соответствии с [11]. Наблюдения за окислительно-восстановительным потенциалом, температурой торфяной залежи, влажностью, отбор образцов на химический анализ и определение гуминовых веществ проводились раз в месяц с мая по сентябрь с 2006 по 2009 г. За период с 2002 по 2005 г. были использованы результаты исследований, представленные в работах [7, 12–15 и др.]. В статье также использовались данные

Росгидромета по температуре воздуха и количеству атмосферных осадков по метеостанции у с. Бакчар.

Результаты исследования и обсуждение

Главным поставщиком органических веществ в болотных водах является гумус торфяной залежи. Количество гуминовых веществ определяется степенью разложения торфов и зависит от вида растений-торфообразователей, природно-климатических условий. Проведенные ранее исследования показали [7], что торф в залежи низинного болота на 46,8% и более представлен органической составляющей, содержит в среднем около 394 г общего углерода ($C_{\text{общ}}$) на 1 кг сухого торфа. Общее содержание гуминовых кислот в исследуемых торфах изменяется от 17,3 до 22,5% от $C_{\text{общ}}$. Содержание фульвокислот в торфах в среднем составляет 17,3% от $C_{\text{общ}}$. Минимальное содержание фульвокислот отмечается в придонном слое торфяной залежи с древесно-хвощовым торфом. Следует отметить, что гуминовые вещества в торфах содержатся в меньших концентрациях, чем фульвокислоты, что в дальнейшем определяет их количество и соотношение в болотных водах. С глубиной наблюдается снижение концентрации общего углерода до 23%, в придонных слоях с увеличением степени разложения торфов отмечается увеличение доли минеральных веществ и соответственно зольности торфов. В результате состав болотных вод и содержание в них органических веществ преимущественно определяются строением торфяной залежи, причем наибольшее влияние оказывают верхние слои торфяной залежи, которые характеризуются высоким содержанием общего углерода. Высокое содержание гуминовых кислот в болотных водах определяется присутствием растительных остатков вахты, хвоща, древесины и др. Поступление фульвокислот в высоких концентрациях в болотные воды происходит при накоплении в торфяной залежи остатков травяной растительности и гипновых мхов. Таким образом, состав органического вещества торфяной залежи болота определяет общее количество углерода, которое может поступить в болотные воды. Анализ результатов показал, что в растворенную форму переходит только небольшая часть содержащихся в торфяной залежи гуминовых веществ, причем в большей степени поступают фульвокислоты как более растворимые соединения. Сезонные изменения концентрации гуминовых веществ в болотных водах определяются преимущественно природно-климатическими условиями.

Следует отметить, что период наблюдений 2002–2009 гг. характеризуется достаточно контрастными по степени тепло- и влагообеспеченности условиями и включает влажные (2002, 2004, 2007, 2009), умеренно-влажные (2005, 2008) и сухие (2003, 2006) годы. Во влажные годы сумма осадков составила 359–458 мм. Гидротермический коэффициент за исследуемый период изменялся от 0,26 до 5,13. К наиболее теплообеспеченным можно отнести 2003

и 2004 гг., сумма температур выше 10°C в этот период достигала 2058 и 2045°C. Характеристика температурных условий в 2002–2009 гг. представлена в табл. 1. В среднем за период исследований температура метровой толщи торфяной залежи составила 11,5°C. В результате сложившихся климатических условий амплитуда колебаний уровня болотных вод (УБВ) достигала 48 см, а влажность торфа в среднем составила 92%. Высокие уровни болотных вод отмечались в весенний период, в дальнейшем наблюдалось снижение с переходом в летне-осеннюю межень. Исключение составили 2002 и 2006 гг., где к сентябрю было отмечено повышение УБВ на 11 и 8 см относительно данных, полученных в августе.

Проведенный анализ показал, что болотные воды характеризуются более высокими концентрациями фульвокислот (от 33,8 до 137,9 мг/л) и меньшими – гуминовых (от 1,2 до 19,81 мг/л) (рис. 1, 2).

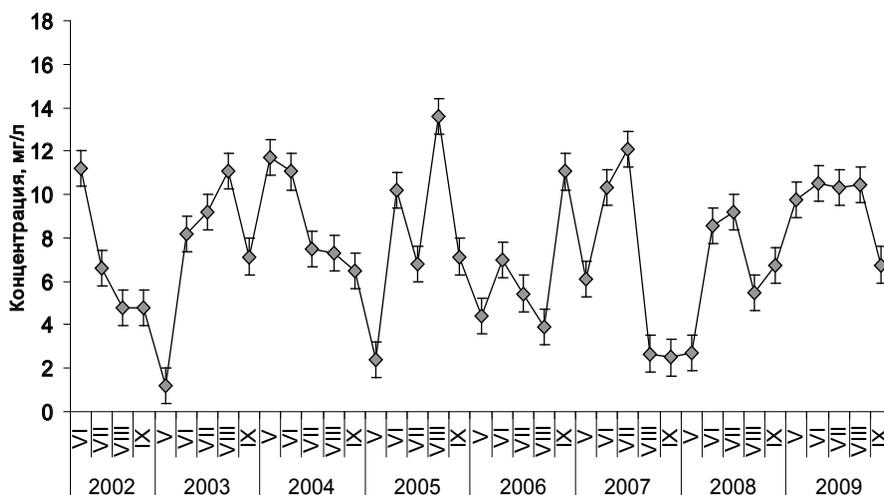


Рис. 1. Содержание гуминовых кислот в болотных водах (при уровне значимости $\alpha = 10\%$): V – май, VI – июнь, VII – июль, VIII – август, IX – сентябрь

Таблица 1
Температурный режим приземного слоя воздуха в 2002–2009 гг. по данным метеостанции Бакчар, °С

Показатель	Год							
	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Среднегодовая температура	1,4	1,3	0,5	0,7	-0,52	1,74	1,21	-1,01
Сумма температур выше 10°C	1928	2058	2045	1913	1903	1762	1839	1733

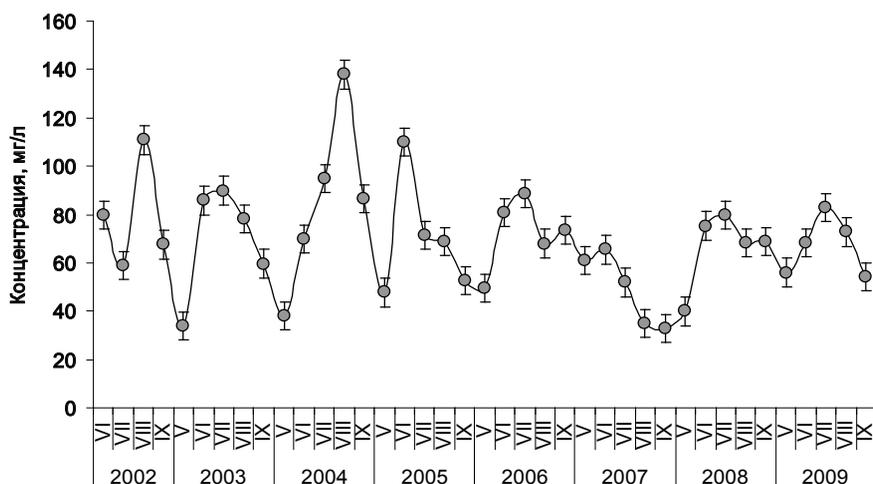


Рис. 2. Содержание фульвокислот в болотных водах (при уровне значимости $\alpha = 10\%$):
V – май, VI – июнь, VII – июль, VIII – август, IX – сентябрь

Концентрация гуминовых кислот в болотных водах за исследуемый период изменялась незначительно и составила $7,5 \pm 1,3$ мг/л, в отличие от фульвокислот, содержание которых более вариабельно – $70,3 \pm 20$ мг/л. В 2004 г. отмечается максимальное содержание гуминовых кислот при самых высоких уровнях болотных вод за исследуемый период и высоких температурах воздуха. В 2006 г. содержание гуминовых кислот в болотных водах минимально при самых низких уровнях болотных вод (средняя отметка уровня за вегетационный период составила 28 см). Концентрация фульвокислот с 2004 по 2007 г. постепенно уменьшалась. В 2004 г. содержание фульвокислот было максимальным. Снижение концентраций в последующие годы наблюдений отмечалось на фоне понижения уровней болотных вод. Фульвокислоты по сравнению с гуминовыми кислотами хорошо растворимы и легко мигрируют как в форме свободных кислот, так и в составе различных соединений, поэтому было отмечено, что концентрация этих веществ в основном увеличивается при поступлении атмосферных осадков и повышении уровня болотных вод. В течение года наблюдается следующая закономерность изменения концентраций органических веществ в болотных водах. Отмечено, что в зимний период происходит увеличение концентрации органических и минеральных веществ в болотных водах. Это происходит в результате концентрирования в условиях замедленного водообмена. Согласно исследованиям, представленным в работе [16], в процессе промерзания торфяной залежи происходит увеличение концентрации ионов в воде за счет некоторого вытеснения их из замерзшего раствора. Весной происходят в первую очередь разбавление талыми водами и снижение концентрации органических веществ в болотных водах. Увеличение содержания органи-

ческих и минеральных веществ наблюдается, как правило, только к концу периода вегетации (август – сентябрь). Именно в этот период формируются наиболее благоприятные условия для разложения растительных остатков и поступления органических веществ в водный раствор.

Проведенный корреляционный анализ показал отсутствие однозначных зависимостей, коэффициенты корреляции не только отличаются по величине, но и имеют разный знак (табл. 2). Так, например, лимитирующими факторами корреляционных зависимостей концентраций гуминовых веществ в болотных водах с температурой торфяной залежи, окислительно-восстановительным потенциалом в разные годы являются уровень болотных вод, температура воздуха или сумма атмосферных осадков. Однако, как правило, содержание гуминовых веществ в болотных водах определяется комплексом факторов окружающей среды.

Таблица 2

Матрица коэффициентов корреляции между концентрацией гуминовых веществ в болотной воде и гидрометеорологическими параметрами

Параметр	Концентрация органических веществ, мг/л	Годы							
		2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
Температура торфяной залежи (0–100 см), °С	Гуминовые кислоты	-0,70	0,92	-0,83	0,78	-0,94	0,33	0,66	–
	Фульвокислоты	0,72	0,97	0,83	0,32	0,38	-0,30	0,94	0,50
УБВ, см	Гуминовые кислоты	–	-0,74	-0,60	-0,17	–	0,60	0,54	–
	Фульвокислоты	0,98	-0,43	0,86	0,30	-0,55	0,82	–	–
Температура воздуха, °С	Гуминовые кислоты	0,55	0,48	0,50	0,54	-0,90	0,64	0,77	0,43
	Фульвокислоты	–	0,74	–	0,70	0,84	–	0,61	0,99
Атмосферные осадки, мм	Гуминовые кислоты	0,34	0,38	-0,50	0,31	-0,44	0,55	0,44	0,31
	Фульвокислоты	-0,64	0,70	0,40	–	0,40	0,90	0,73	0,15
ОВП, мВ	Гуминовые кислоты	-0,87	0,70	0,95	–	0,36			
	Фульвокислоты	0,24	0,33	-0,91	0,39	0,80			
Влажность, %	Гуминовые кислоты						-0,92	0,59	0,89
	Фульвокислоты						-0,89	0,56	0,72

Примечание. Знак «–» означает, что коэффициент корреляции по абсолютной величине меньше 0,1. Пустые ячейки означают отсутствие отбора образцов и измерения показателей.

Между тем практически в течение всего периода наблюдается средняя и высокая корреляция между температурой торфяной залежи и концентраци-

ей гуминовых веществ, для гуминовых кислот в отдельных случаях выявлена обратная зависимость или ее отсутствие. Как отмечено, на содержание гуминовых веществ в болотных водах также оказывает влияние уровень болотных вод и сумма атмосферных осадков, температура воздуха. Увеличение температуры воздуха в целом способствует увеличению в большей степени концентрации фульвокислот и в меньшей степени гуминовых кислот.

Поступление атмосферных осадков, в одном случае, способствует увеличению концентрации фульвокислот в болотных водах в результате трансформации органических остатков и поступления их в раствор при снижении уровней болотных вод, в другом – происходят разбавление болотных вод атмосферными осадками и снижение концентрации веществ. Во влажные годы наблюдается высокая корреляция фульвокислот с уровнями болотных вод, тогда как в остальные годы коэффициент корреляции либо меняет знак, либо эта связь ослабевает. Поступление атмосферных осадков оказывает меньшее влияние на изменение концентраций гуминовых кислот. Как показали проведенные исследования, практически основным фактором, определяющим количество гуминовых кислот в болотных водах, является окислительно-восстановительный потенциал торфяной залежи болота. Влажность торфа влияет на содержание гуминовых веществ преимущественно в средние по влагообеспеченности годы. Многими авторами отмечается тесная корреляционная связь между окислительно-восстановительным потенциалом торфяной залежи и ее гидротермическим режимом [17], в частности с влажностью торфяной залежи [18], что, по нашему мнению, косвенно определяет концентрацию гуминовых кислот в болотных водах.

Заключение

Таким образом, торфяная залежь является многокомпонентной системой, где одновременно протекают реакции окисления и восстановления разной природы и с разными скоростями. Проведенный анализ многолетних изменений концентрации гуминовых веществ в водах низинного болота не выявил статистически значимых тенденций, однако отмечены некоторое уменьшение концентрации фульвокислот и увеличение гуминовых кислот. Корреляционный анализ позволил установить ярко выраженную зависимость между количеством гуминовых кислот и окислительно-восстановительным потенциалом торфяной залежи: при переходе от окислительных к восстановительным условиям концентрация гуминовых кислот возрастает. Тесная связь в отдельные годы отмечается с уровнями болотных вод, влажностью торфа, температурой торфяной залежи, температурой воздуха. В сезонной динамике содержания гуминовых веществ отмечено их закономерное увеличение только к концу периода вегетации (август – сентябрь). Именно в этот период формируются наиболее благоприятные условия для разложения растительных остатков и поступления органических веществ

в водный раствор, что объясняется высокой микробиологической активностью прогретого 50–70-сантиметрового слоя и интенсивностью биохимических процессов в системе «торфяная залежь – болотные воды». Как правило, в периоды с более высокими температурами воздуха происходит накопление гуминовых веществ в торфяной залежи болот, а поступление их в болотные воды осуществляется при выпадении атмосферных осадков и увеличении уровня болотных вод. Таким образом, хозяйственное использование торфяных болот, повышение температуры воздуха будут способствовать увеличению содержания органических веществ в болотных водах, а также в подземных и речных водах региона. Поэтому мониторинг содержания гуминовых веществ в водах болот особо важен в условиях природно-климатических изменений и изучении вопросов устойчивости болотных экосистем.

Литература

1. Орлов Д.С. Почвенные фульвокислоты: история их изучения, значение и реальность // Почвоведение. 1999. № 9. С. 1165–1171.
2. Лиштван И.И., Базин Е.Т., Гамаюнов Н.И., Терентьев А.А. Физика и химия торфа. М. : Недра, 1989. 304 с.
3. Шварцев С.Л., Рассказов Н.М., Сидоренко Т.Н., Здвижков М.А. Геохимия природных вод района Большого Васюганского болота // Большое Васюганское болото. Современное состояние и процессы развития. Томск, 2002. С. 139–149.
4. Черняев А.М., Черняева Л.Е., Еремеева М.Н. Гидрохимия болот. Л. : Гидрометеиздат, 1989. 429 с.
5. Савичев О.Г. Химический состав болотных вод Томской области (Россия) в естественном и нарушенном состояниях // Торф в решении проблем энергетики, сельского хозяйства и экологии : материалы Междунар. конф. Минск, 2006. С. 242–245.
6. Савичев О.Г., Базанов В.А., Скугарев А.А. и др. Водный и гидрохимический режим восточной части Васюганского болота (Западная Сибирь, Россия) // Известия ТПУ. 2010. Т. 316, № 1. С. 119–124.
7. Инишева Л.И., Дементьева Т. В., Головацкая Е.А., Порохина Е.В. Научно-исследовательский полигон «Васюгань». Программа научной экскурсии. Томск : ЦНТИ, 2003. 88 с.
8. Алекин О.А. Основы гидрохимии. Л. : Гидрометеиздат, 1970. 444 с.
9. Лурье Ю.Ю. Унифицированные методы анализа вод. М. : Наука, 1973. 376 с.
10. Инишева Л.И., Юхлин В.И., Зелингер Ф.Ф. Определение ОВП почв прибором ЭСК-1. Томск : Томский ЦНТИ, 1975. № 35–75. 2 с.
11. Инишева Л.И., Инишев Н.Г., Зелингер Ф.Ф., Юхлин В.И. Определение температуры почв и торфов терморезисторами ММТ-4. Томск : Томский ЦНТИ, 1975. № 36, 75. 4 с.
12. Наставления гидрометеорологическим станциям и постам. Л. : Гидрометеиздат, 1990. Вып. 8. 201 с.
13. Инишева Л.И., Инишев Н.Г. Элементы водного баланса и гидрохимическая характеристика олиготрофных болот южно-таежной подзоны Западной Сибири // Водные ресурсы. 2001. Т. 24, № 4. С. 410–417.
14. Васюганское болото. Природные условия, структура и функционирование. 2-е изд. / под ред. Л.И. Инишевой. Томск : ЦНТИ, 2003. 212 с.
15. Инишева Л.И., Юдина Н.В. Торфогенез и гуминовые вещества // Тезисы докладов Третьей всероссийской конференции «Гуминовые вещества в биосфере». СПб., 2005. С. 31–32.

16. Тюремнов С.Н., Ларгин И.Ф. Изменение химического состава вод торфяных болот в зависимости от условий их залегания // Труды ГГИ. 1966. Вып. 135. С. 223–242.
17. Ларешин В.Г., Илюхин М.Н. Окислительно-восстановительные условия засоленных почв при избыточном увлажнении // Доклады ТСХА. 1970. Вып. 160. С. 75–84.
18. Орлов Д.С., Розанов Б.Г., Саакян С.Г. Образование железистых аккумуляций в долинах малых рек южной тайги // Почвоведение. 1970. № 7. С. 5–14.

Поступила в редакцию 11.12.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 7–16

doi: 10.17223/19988591/18/1

Ekaterina S. Ivanova, Julia A. Kharanzhevskaya, Elena S. Voistinova

*Siberian Research Institute of Agriculture and Peat of the Russian
Academy of Agricultural Sciences, Tomsk, Russia*

LONG-TERM DYNAMICS OF THE HUMIC SUBSTANCES CONTENT IN FEN WATER IN THE SOUTH-TAIGA SUBZONE OF WESTERN SIBERIA

In the given work the analysis of long-term humic substances content dynamics in water of a typical fen has been carried out, the correlation and factorial analysis has been executed. It is noted that the main supplier of organic substances in bog water is humus of peat deposit, and the humic substances content dynamics is defined by a degree of decomposition of peats and depends on the kind of plants. The correlation analysis has allowed to establish strongly pronounced dependence between humic substances content and oxidation-reduction potential of a peat deposit, close communication in separate years is marked with levels of bog water, moisture of peat, temperature of a peat deposit, temperature of air. Researches have shown that a complex of factors of the environment defines humic substances content in bog water. The increase in air temperature, as a whole, promotes an increase in the concentration of fulvic acid more than humic acids. The receipt of atmospheric precipitation, in one case, promotes an increase in concentration fulvic acid as a result of transformation of fossils and their receipt in a solution at a decrease in levels of bog water, in other cases occurs rain dilution of bog water and a decrease in concentration of substances. In wet period high correlation fulvic acid content with levels of bog water whereas in other years the factor of correlation or sign changes are observed, or this communication weakens. Humic acids are less water-soluble than fulvic acid; therefore, the receipt of atmospheric precipitation practically does not influence their concentration change. In seasonal dynamics of the humic substances content, their increase only by the end of the period of vegetations (August-September) is noted. As a rule, during the periods with high air temperature there is an accumulation of humic substances in a peat deposit and their receipt in bog water is carried out in a wet period and while an increase in bog water level. The conducted analysis of long-term changes of humic substances concentration in fen water has not revealed statistically significant tendencies, some reduction of fulvic acid concentration and an increase in humic acids, however, is noted. As a result, economic use of peat bogs, changes of environmental conditions towards increases in air temperature will promote a raise of organic substances content in water; ground-water and river water, as well as deterioration of geoecological conditions of region.

Key words: mire ecosystems; stability; bog waters; humic substances; Western Siberia.

Received December 11, 2011

УДК 631.618

doi: 10.17223/19988591/18/2

Д.А. Соколов

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия)

СПЕЦИФИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ ПЕДОГЕННОЙ ПРИРОДЫ В ПОЧВАХ ТЕХНОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ КУЗБАССА

Рассматриваются вопросы, связанные с природой и свойствами органического вещества почв, сформированных на отвалах каменноугольных разрезов Кемеровской области. Показано, что компонентный состав исследуемых почв имеет сложную структуру и состоит из веществ литогенного, биогенного, педогенного и хемогенного происхождения. Предлагается способ определения содержания педогенных органических веществ в почвах отвалов каменноугольных разрезов. Выявлены особенности накопления и распределения органических веществ в почвах инициальной, органо-аккумулятивной, дерновой и гумусово-аккумулятивной стадий почвообразования в техногенных ландшафтах Кузбасса. Установлено, что образование органических веществ педогенной природы осуществляется не только путем гумификации биогенных соединений, но и посредством химического превращения продуктов литогенеза.

Ключевые слова: органическое вещество почв; эмбриоземы; гумус; педогенные вещества; литогенные соединения.

Введение

Известно, что преобразование в почвах органических веществ в гуминовые обусловлено развитием различных окислительно-восстановительных процессов. Если в естественных почвах в результате этих процессов поступающие органические вещества имеют биогенную природу, то в почвах техногенных ландшафтов к этим веществам добавляются соединения, имеющие литогенное происхождение [1]. Дальнейшее превращение веществ литогенной и биогенной природы в результате окислительных процессов происходит по двум направлениям. Первое из них – это педогенное преобразование веществ, или гумификация, посредством которой образуются гумусовые соединения [2]. Второе – это химическое окисление, или хемогенное преобразование, в результате которого не формируются гумусовые вещества, но из таких продуктов способны образовываться органические соединения, сходные с гумусовыми по свойствам.

Учитывая такую специфику процессов, протекающих в молодых почвах отвалов каменноугольных разрезов, органические вещества по их природе можно разделить на следующие группы: педогенные, биогенные, литогенные и хемогенные. При этом органические соединения *литогенной природы*

представляют собой вещества, образующиеся в результате литогенеза допочвенных этапов развития почвообразующих пород [3]. Эти вещества в исследуемых почвах содержатся в аргиллитах, алевролитах, песчаниках, углях и других породах, отсыпаемых при формировании техногенного ландшафта. Иными словами, изначально практически все соединения, входящие в состав отсыпаемых пород, можно отнести к литогенным. В результате действия гипергенеза литогенные вещества преобразуются либо в хемогенные, либо в педогенные соединения. Собственно литогенные органические соединения в достаточно «взрослом» техногенном ландшафте (30–40 лет) способны сохраниться только в центре крупных гранулометрических фракций или в камнях, где так же, как и в недрах земли, преобладают процессы восстановления [4].

Образование *хемогенных органических веществ* в почвах происходит в результате химических превращений соединений любой природы, протекающих без участия биогенных или педогенных процессов. В почвах эти вещества, как правило, формируются при окислении соединений литогенной, биогенной или педогенной природы. Важной особенностью хемогенных веществ является то, что преобразование их происходит через образование целого ряда устойчивых в данных условиях соединений. Исследуемые почвы характеризуются повышенным содержанием хемогенных органических соединений. Это обусловлено тем, что литогенные вещества в силу недостаточной развитости биогенных и педогенных процессов в значительной степени преобразуются химическим путем.

В отличие от них, *педогенными соединениями* следует называть вещества, преобразованные в результате действия элементарных почвенных процессов. К органическим веществам педогенной природы относятся гумусовые вещества. Формирование этих веществ находится в зависимости от всех факторов почвообразования, определяющих протекание почвенных процессов. В эмбриоземах ранних стадий эволюции почв этих веществ гораздо меньше, чем в естественных почвах. По мере развития почвы накопление педогенных органических соединений происходит медленно и заметно выражено только на дерновой и гумусово-аккумулятивной стадиях.

Особенностью педогенных органических веществ почв техногенных ландшафтов является то, что образование их возможно при вовлечении в гумификацию углистых частиц и продуктов их неполного окисления.

Биогенными соединениями называют те органические вещества, которые образуются в результате биологических процессов. Формирование таких веществ, как правило, происходит внутри живой клетки [5], и поэтому к биогенным компонентам относят довольно широкий спектр различных веществ. Это могут быть населяющие почву живые организмы, их продукты, выделяемые в процессе жизнедеятельности, а также остатки организмов, не утратившие анатомического строения.

Исходя из этого, следует отметить, что гумусообразование в почвах, сформированных на отвалах каменноугольных разрезов, возможно не толь-

ко из веществ биогенной природы, таких как лигнин [6], но и из хемотропных продуктов окисления углистых частиц, например фенолов [7].

Компонентный состав образовавшихся в таких условиях гуминовых веществ имеет очень сложную структуру, что определяет неоднородность их свойств и функций. Поэтому для понимания экологических и технологических проблем при рекультивации нарушенных земель необходимо уметь различать органическое вещество педогенного (гумус) и непедогенного происхождения.

К свойствам, благодаря которым можно отличить различные группы органических соединений, относятся:

1. Неодинаковая устойчивость к окислению.
2. Способность связываться с минеральной частью почвы.
3. Свойство определенных органических соединений извлекаться или осаждаться в различных растворах.

Материалы и методики исследования

Объектами исследований были выбраны почвы, сформированные на отвалах Ольжерасского каменноугольного разреза, расположенного в горно-таежной зоне Кузбасса. В настоящее время на поверхности отвала сформированы эмбриоземы, относящиеся, в соответствии с классификацией почв техногенных ландшафтов [8], к типам инициальных, органо-аккумулятивных, дерновых и гумусово-аккумулятивных. В профиле каждого типа эмбриоземов по глубинам 0–10, 20–30 и 40–50 см отбирали образцы почвы, из которых впоследствии удаляли растительные остатки. Для сравнения были отобраны и проанализированы образцы зональных дерново-глубокоподзолистых почв, а также образцы углистых частиц и свежееотсыпанной вскрышной породы.

Принимая во внимание то, что все органические соединения представляют собой восстановленные вещества с различной степенью устойчивости к окислению, был разработан способ, позволяющий достаточно достоверно определить содержание органического углерода в исследуемых почвах [9]. Кроме этого, методом И.В. Тюрина определялось содержание углерода во фракции физической глины. Также методом И.В. Тюрина в модификации Пономаревой и Плотниковой был определен групповой состав гумуса, содержащегося во фракции физической глины [10].

Результаты исследования и обсуждение

Исследования показали, что среднее по профилю содержание углерода в мелкоземле исследуемых почв изменяется следующим образом: с 16,2% – в инициальном эмбриоземе, снижается до 11,3% в органо-аккумулятивном, и увеличивается до 11,9 и 13,9% – в дерновом и гумусово-аккумулятивном эмбриоземах (табл. 1). Повышенное содержание углерода в инициальном эмбри-

оземе объясняется высоким содержанием угля в почвообразующей породе. В последующие стадии эволюции почв при формировании органо-аккумулятивного и дернового эмбриоземов наблюдается резкое снижение количества органических соединений литогенной природы. Это вызвано развитием в этих типах почв биологических процессов, что сопровождается окислением углистых веществ. Далее на стадии формирования гумусово-аккумулятивных эмбриоземов снова наблюдается увеличение содержания углерода. Это объясняется тем, что в профиле гумусово-аккумулятивного эмбриозема хотя и сосуществуют органические вещества различной природы, тем не менее начинают накапливаться соединения биогенного и педогенного происхождения.

Таблица 1

**Расчетное и фактическое (по Тюрину) содержание гумуса
в гранулометрических фракциях почв**

Почва	Глубина (горизонт), см	Содержание физической глины в мелкозем, %	Содержание гумуса, %			
			в мелкозем по Тюрину	в физической глине	в почве при 100% гумуса в физической глине	в почве с учетом КГС
Дерново-глубокоподзолистая	0–3 (А _д)	42	5,18	6,35	2,66	–
	3–15(А _д , А _с)	48	3,84	6,62	3,21	–
	15–57(А _с)	56	0,86	1,32	0,74	–
	57–118(В _с)	63	0,79	1,07	0,68	–
Инициальный эмбриозем	0–10	21	24,92	7,12	1,47	1,73
	20–30	20	30,96	5,66	1,15	1,35
	40–50	22	28,72	6,35	1,37	1,61
Органо-аккумулятивный эмбриозем	0–10	23	22,05	17,84	4,03	4,74
	20–30	29	19,21	11,68	3,33	3,91
	40–50	31	16,98	9,99	3,14	3,69
Дерновый эмбриозем	0–10	29	19,66	18,08	5,14	6,05
	20–30	30	23,65	15,70	4,74	5,57
	40–50	28	18,09	14,69	4,06	4,77
Гумусово-аккумулятивный эмбриозем	0–10	28	22,02	24,11	6,70	7,88
	20–30	31	25,23	18,77	5,86	6,89
	40–50	32	24,68	18,40	5,82	6,85

Таким образом, следует отметить, что развитие почвообразовательных процессов в эмбриоземах сопровождается усложнением природы органических веществ. Поэтому для определения содержания их педогенной составляющей необходимо обратить внимание также и на другие их свойства.

Наиболее важной особенностью, отличающей гумусовые вещества от других органических соединений почвы, является их способность прочно связываться с минеральной частью, в частности с фракциями менее 0,01 мм (физической глины). Поэтому с учетом того, что практически весь гумус по-

чвы сосредоточен в физической глине [11], наряду с традиционным определением гумуса в мелкозем были получены данные по содержанию гумуса во фракции физической глины (см. табл. 1).

При анализе материалов выяснилось, что содержание гумуса во фракции физической глины естественных почв меньше значений, полученных при анализе мелкозема по Тюрину. В среднем по профилю, за исключением биогенного горизонта A_d , содержание гумуса оказалось меньше на 15%. Следовательно, во фракции физической глины содержится не 100, а 85% гумуса, что согласуется с данными, полученными другими исследователями [12]. Возможно, подобное распределение гумуса в гранулометрических фракциях является зональной особенностью. Поэтому для характеристики этих явлений предлагается отношение количества гумусовых веществ в какой-либо гранулометрической фракции, пересчитанной на мелкозем, к общему количеству гумуса в мелкоземе называть *коэффициентом гранулометрической специфичности* (КГС) гумуса. Этот коэффициент можно применить и к другим веществам, содержание которых в какой-либо гранулометрической фракции отличается от другой, более крупной.

С применением расчета КГС гумуса к исследуемым почвам были получены следующие данные по содержанию в них гумуса (табл. 1). Очевидно, что содержание гумуса в профиле эмбриоземов значительно превышает таковое в зональных почвах. Подобное явление отмечается также и другими исследователями [2, 11, 12]. Это связано с тем, что расчет гумуса по содержанию углерода во фракции физической глины позволяет не учитывать органические вещества биогенной природы, не связанные с минеральной частью, а также литогенные вещества, способные сохраниться в центре более крупных гранулометрических фракций. Однако подобный расчет не позволяет отделить органику хемогенной природы от педогенной, поскольку, будучи производными литогенных, хемогенные вещества могут быть связаны с минеральной частью и встречаться во всех гранулометрических фракциях.

Сходство веществ хемогенной природы с веществами педогенного происхождения не случайно. Обе эти группы веществ являются продуктами аналогичных, преимущественно окислительных, процессов. Поэтому можно считать, что в эмбриоземах хемогенные вещества наряду с биогенными участвуют в процессах гумусообразования [13, 14] и являются *потенциально гумусовыми*, или *предгумусовыми, веществами* (ПГВ).

Учитывая эти особенности ПГВ, становится понятным, что для определения педогенной составляющей органических веществ необходимо использовать свойство гумусовых соединений растворяться в кислых или щелочных растворах. Известно, что по способности к растворению в различных растворах педогенные вещества (гумус) делят на три крупные группы. Это гуминовые кислоты ($C_{гк}$), растворимые только в щелочных растворах и осаждаемые в кислых растворах, фульвокислоты ($C_{фк}$), растворимые как в щелочных, так и в кислых растворах, и гумины ($C_{гум}$) – вещества, нераство-

римые или, негидролизующие [10, 15]. Поэтому, основываясь на том, что в своем развитии эмбриоземы стремятся к климаксовому состоянию, которое характеризуется набором свойств, отвечающих условиям данной природно-климатической зоны [4], можно предположить, что соотношение групп веществ педогенной природы в почвах техногенных ландшафтов должно соответствовать таковому в зональных почвах.

Исследования, проводимые с образцами дерново-глубокоподзолистых почв, показали, что соотношение $C_{гк}/C_{фк}$ в горизонтах, обогащенных органическим веществом (Ад), соответствует среднему соотношению этих фракций, отмечаемому в эмбриоземах. Это соответствие позволяет говорить о схожести формирующихся систем гумусовых веществ почв техногенных ландшафтов с таковыми зональных почв. Из этого следует, что отношение гидролизующей и негидролизующей частей гумусовых веществ в дерново-глубокоподзолистых почвах также должно соответствовать таковому в эмбриоземах. Однако анализ, проводимый на содержание негидролизующей части гумусовых веществ в зональных почвах, показал, что содержание углерода этой группы составляет в среднем 21% от общего содержания углерода в физической глине (табл. 2). В то же время в образцах эмбриозем этот показатель колеблется от 68 до 80%, т.е. в 3–4 раза превышает значения в дерново-глубокоподзолистых почвах. Превышение содержания углерода негидролизующего остатка в эмбриоземах является следствием его хемотропной, а не педогенной природы.

Таблица 2

Расчетное соотношение гумусовых веществ в различных почвах

Почва	Глубина (горизонт), см	$C_{гк}/C_{фк}$	Содержание, %			
			$C_{фк} + C_{гк} + C_{гум}$ в физической глине	$C_{гум}$ в физической глине	$C_{гум} \cdot V_{фк} + C_{гк} + C_{гум}$	гумуса в мелкоземе с учетом КГС
Дерново-глубокоподзолистая почва	0–3 (Ад)	0,7	3,69	1,14	30,9	–
	3–15 (A ₁ A ₂)	0,4	3,85	1,68	43,6	–
	15–57 (A ₃)	0,3	0,77	0,10	13,0	–
	57–118 (B ₁)	0,2	0,62	0,07	11,3	–
Инициальный эмбриозем	0–10	0,9	4,14	2,82	68,1	0,70
	20–30	0,4	3,29	2,25	68,4	0,54
	40–50	0,4	3,69	2,62	71,0	0,59
Органоаккумулятивный эмбриозем	0–10	0,5	10,37	7,54	72,7	1,64
	20–30	0,6	6,79	4,49	66,1	1,68
	40–50	0,4	5,81	3,72	64,0	1,68
Дерновый эмбриозем	0–10	0,8	10,51	8,00	76,1	1,83
	20–30	0,7	9,13	6,79	74,4	1,81
	40–50	0,7	8,54	6,34	74,2	1,56
Гумусоаккумулятивный эмбриозем	0–10	0,8	14,02	11,28	80,5	1,95
	20–30	0,8	10,91	8,44	77,4	1,98
	40–50	0,8	10,70	8,45	79,0	1,83

Допустим, что содержание негидролизующихся педогенных веществ в эмбриоземах соответствует таковому в зональных почвах и составляет также 21%. В таком случае получим, что содержание хемотропных веществ, связанных в физической глине эмбриоземов, варьирует от 60 до 75% (табл. 2). Применяя подобную схему расчетов содержания гумуса в мелкоземе с учетом КГС, получим, что содержание органических веществ педогенной природы в эмбриоземах составляет только от 0,5 до 2%.

Полученные данные показывают, что колебания содержания гумусовых веществ в 30-сантиметровой толще профиля эмбриоземов, за исключением инициального, не превышают 0,05%, а ниже – достигают всего 0,25%. Это говорит о том, что формирование системы гумусовых веществ в профилях эмбриоземов идет на всех глубинах. Интенсивность этих процессов выражена через изменения содержания гумуса в мелкоземе. Так, в инициальном эмбриоземе образование гумусовых веществ осуществляется в результате развития хемотропных процессов. Активность этих процессов здесь во многом определяется количеством поступающего тепла и влаги, о чем и свидетельствует значительное увеличение содержания гумусовых веществ в слое 0–10 см этого эмбриозема по сравнению со слоем 20–30 см [16].

Следует обратить внимание также на то, что рассчитанное нами содержание гумуса в верхней части профиля инициального эмбриозема соответствует таковому в нижних горизонтах зональных почв (табл. 1, 2). Это дает основание предположить, что результатом воздействия на исходный субстрат хемотропных процессов является вовлечение в формирующиеся системы веществ литогенной природы.

В органо-аккумулятивном эмбриоземе, где к хемотропным процессам добавляются еще и биогенные, содержание гумуса в 2 раза больше, чем в инициальном эмбриоземе. Эта особенность показывает, что ведущую роль в формировании систем гумусовых веществ в этих почвах играют именно биогенные процессы. В дерновом и гумусово-аккумулятивном эмбриоземах гумусовый профиль характеризуется равномерным распределением с незначительным понижением содержания гумуса в нижней части профиля. Подобная картина говорит о том, что формирующиеся системы гумусовых веществ уже на данном этапе эволюции функционируют как системы климаксных почв.

Заключение

Исходя из всего вышеописанного, выделим наиболее важные особенности органических веществ почв техногенных ландшафтов:

1. Формирование эмбриоземов сопровождается накоплением в профилях почв педогенных и биогенных органических веществ и убылью веществ литогенной природы.

2. Темпы и характер накопления педогенных органических веществ сингенетичны стадиям почвообразования.

3. Образование органических веществ педогенной природы осуществляется не только путем гумификации биогенных соединений, но и посредством химического превращения продуктов литогенеза.

Литература

1. Соколов Д.А. Специфика накопления и распределения фракций восстановленных продуктов в эмбриоземах Кузбасса // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 315. С. 214–218.
2. Фаткулин Ф.А. Органическое вещество молодых почв техногенных экосистем Кузбасса : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1988. 17 с.
3. Реймерс Н.Ф. Природопользование. М. : Мысль, 1990. 275 с.
4. Андроханов В.А., Куляпина Е.Д., Курачев В.М. Почвы техногенных ландшафтов: генезис и эволюция. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. 151 с.
5. Уайт А., Хандлер Ф., Смит Э. Основы биохимии. М. : Мир, 1981. 532 с.
6. Орлов Д.С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М. : Изд-во МГУ, 1990. 325 с.
7. Flaig W. Generation of model chemical precursors // Proceedings of conference. Humic Substances and their Role in the Environment. Chichester, 1988. P. 75.
8. Гаджиев И.М., Курачев В.М. Экология и рекультивация техногенных ландшафтов. Новосибирск : Наука, 1992. 305 с.
9. Соколов Д.А. Способ определения фракционного состава восстановленных веществ отвалов каменноугольных разрезов. Патент РФ № 2375698. 10.12.2009.
10. Пономарева В.В., Плотникова Т.А. Гумус и почвообразование (методы и результаты изучения). Л. : Наука, 1980. 222 с.
11. Крупенников И.А. Черноземы Молдавии. Кишинев : Карта Молдовенскэ, 1967. 427 с.
12. Кобцева М.А. Распределение гумуса и НРК по гранулометрическим фракциям почв // Материалы V съезда Всероссийского общества почвоведов. Ростов н/Д : Росиздат, 2008. С. 24.
13. Комиссаров И.Д., Стрельцова И.Н., Кузнецова Т.П. Химическая природа гумусовых веществ молодых почв, техногенных элювиев и окисленных углей Кузбасса и их взаимодействие с минералами // Почвообразование в техногенных ландшафтах. Новосибирск : Наука, 1979. С. 212–257.
14. Трофимов С.С., Наплекова Н.Н., Кандрашин Е.Р. и др. Гумусообразование в техногенных экосистемах. Новосибирск : Наука, 1986. 165 с.
15. Кононова М.М. Органическое вещество почвы. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 314 с.
16. Соколов Д.А. Окислительно-восстановительные процессы в почвах техногенных ландшафтов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 18 с.

Поступила в редакцию 20.10.2011 г.

Denis A. Sokolov*Institute of Soil Science and Agrochemistry of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia***SPECIFICITY OF DETERMINATION OF PAEDOGENIC ORGANIC SUBSTANCES IN SOILS OF MAN-CAUSED LANDSCAPES OF KUZBASS**

It is known that transformation of organic substances to humus in soils is caused by Red-Ox processes development. In case of natural soils as a result of these processes incoming organic matter has biogenic nature, but in soils of man-caused landscapes to compounds of lithogenic origin add to these substances. Later lithogenic and biogenic substances conversion in the result of Red-Ox processes proceeds by two ways. The first is paedogenic transformation or humification by which humus compounds are produced. The second is chemical oxidation or chemogenic transformation in results of which humus matter is not forming, but organic substances like humus are able to be generated.

Component composition of humus formed in such conditions has complicated structure which determines heterogeneity of its properties and functions. Therefore for understanding ecological and technological problems when revegetating disturbed soils it is necessary to know how to distinguish paedogenic (humus) and non-paedogenic organic substances.

Soils formed on the burrows of Olgerass coal-pit located in mountain-taiga zone of Kuzbass were chosen as an object of research. In this time on surface of the burrow formed embryosems related, in accordance with classification of soils of man-caused landscapes, to initial, organo-accumulative, turf and humus-accumulative types. Samples of zonal sod-deep-podzol soils as well as coal particle and fresh capping rock were picked out and analyzed for comparison.

A suggested method of definition of paedogenic organic matter content in soils of burrows of coal-pits allowed registering that decreasing of lithogenic organic substances amount and accumulating of paedogenic compounds or humus take place in embryosems. So, humus content in soils under consideration increased from 0,7% in upper lay of initial embryosem to 2,0% on such depth in humus-accumulative embryosem. As calculated humus content in the initial embryosem profile upper part corresponds to a similar one in lower horizons of zonal soils, it suggests that the result of chemical processes influence on initial substratum is involving lithogenic substances in forming systems.

In turf and humus-accumulative embryosems humus profile is characterized by equal distribution with slight decrease in humus content in lower part of the profile. Such pattern indicates that forming humus substance systems on this stage of evolution function as similar systems in climacteric soils.

Thus, emphasizing most important features of organic matter of soils of man-caused landscapes, it is needed to distinguish the following: embryosems formation is accompanied by accumulation of paedogenic and biogenic organic substances and lithogenic substances decreasing in soil profiles; rate and nature of paedogenic organic matter accumulation are syngenetic to stages of soil-arising; paedogenic organic substances formation proceeds both by humification of biogenic compounds and chemical conversion of lithogenesis products.

Key words: *organic matter of soils; embryosems; humus; paedogenic matter; lithogenic substances.*

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 664.41+546.02+66.063.8

doi: 10.17223/19988591/18/3

А.А. Брацихин, А.А. Борисенко, А.Е. Черлянецв

Северо-Кавказский федеральный университет (г. Ставрополь, Россия)

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ДЕНИТРИФИЦИРУЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ АКТИВИРОВАННЫХ ЖИДКИХ СРЕД В ТЕХНОЛОГИИ ПРОИЗВОДСТВА МЯСОПРОДУКТОВ

Методами молекулярного моделирования и квантово-химического анализа молекул нитрозо- и оксимиоглобина проведена оценка их стабильности в различных условиях. Рассмотрена возможность применения активированных жидких сред с показателями активной кислотности $pH=10,5-11,2$ ед. и отрицательных значений окислительно-восстановительного потенциала для формирования благоприятных условий для вовлечения нитрита натрия в реакции цветообразования в мышечной ткани мясного сырья. Отмечается возможность снижения остаточного нитрита натрия в готовых мясопродуктах за счет интенсификации процессов его трансформации в оксид азота, стабилизации нитрозомиоглобина и улучшения условий сохранения окраски в течение срока хранения мясопродуктов. Прогнозируется, что использование электрохимически активированных рассолов при их кавитационной дезинтеграции будут интенсифицировать процессы формирования цвета мясопродуктов. Осуществление процесса посола сырья в условиях вакуумирования и механической обработки мяса тумблированием позволит исключить вероятность окислительных изменений и предотвратит распад пигментов.

Ключевые слова: нитрозомиоглобин; оксимиоглобин; активированные жидкие среды; электрохимическая активация; кавитационная дезинтеграция; тумблирование.

Введение

Цветовые характеристики мясопродуктов зависят от содержания и строения пигментов, входящих в ткани мяса, их химических изменений после убоя, а также от методов и способов организации посола мясного сырья. Во избежание нежелательных изменений цветовых характеристик мясопродуктов вместе с посолочными компонентами вводят нитриты, которые обуславливают устойчивую розово-красную окраску мясных изделий.

Механизм образования цвета соленого мяса весьма сложен. Розово-красную окраску можно получить лишь при равномерном введении окиси азота в виде нитрита натрия. Обязательным условием реакции цветообразования является восстановление нитрита до окиси азота, что является лимитирующим фактором скорости процесса образования нитрозомиоглобина.

Проведены аналитические исследования существующих литературных данных, патентных источников, результатов теоретических и экспериментальных изысканий отечественных и зарубежных исследователей, выделены основные факторы, влияющие на процессы формирования и стабилизации цветовых характеристик мясопродуктов: технологические условия процесса посола, рецептура и физико-химические свойства посолочных рассолов, параметры термообработки. Из всей совокупности выделенных факторов особый научно-практический интерес представляют возможности направленного регулирования процессов цветообразования путем достижения оптимальных физико-химических свойств рассольных композиций (рН и окислительно-восстановительного потенциала – ОВП), применяемых для посола мясного сырья, а также технологические способы интенсификации процесса посола за счет механической обработки сырья.

Перспективные безреагентные способы регулирования восстановительных условий в мясных системах предложены ведущими учеными в области практического применения активированных жидких систем А.А. Борисенко и Л.А. Борисенко [1, 2]. Исследованиями Л.А. Борисенко установлено, что применение омагничивания шприцовочного и заливочного рассолов и их струйное введение в мышечную ткань PSE свинины позволяет получить продукт с лучшими цветовыми характеристиками по сравнению с традиционной технологией посола мяса NOR. Сочетание инъектирования омагниченных рассолов с последующим тумблированием сырья в наибольшей степени усиливает процесс цветообразования ветчинных изделий, позволяет улучшить органолептические свойства готового продукта, сократить срок посола, увеличить его выход [1].

В работах А.А. Борисенко отмечается, что применение щелочной фракции электроактивированной воды (ЩВ) при производстве варёных колбас с использованием белоксодержащих добавок благотворно действует на процессы их цветообразования [2]. Теоретические предпосылки возможного увеличения интенсивности и устойчивости окраски продуктов при использовании активированных рассолов связаны с поддержанием оптимального значения показателя рН и окислительно-восстановительного потенциала системы, что обуславливает создание благоприятных восстановительных условий в мясной системе, препятствующих или задерживающих образование метмиоглобина как непосредственно, так и за счёт уменьшения активности окислительных ферментов.

Результаты исследований в области практического применения электрохимически активированных растворов в качестве цветорегуляторов в технологии производства цельномышечных мясопродуктов [3] показали целесообразность использования рассольных композиций на основе щелочной фракции электрохимически активированной воды (ЭХА воды) с высокими показателями рН для формирования более стабильной окраски мясопродуктов с пониженным содержанием в них остаточного нитрита.

Целью исследования являлось теоретическое обоснование денитрифицирующей способности активированных жидких сред путем молекулярного моделирования и квантово-химического анализа окси- и нитрозомиоглобина мясной мышечной ткани.

Материалы и методики исследования

Теоретическое изучение свойств окси- и нитрозомиоглобина осуществляли методом молекулярного моделирования в программной среде HyperChem Professional 7.1 (разработчик Hypercube, Inc., США), согласно рекомендациям [4] и результатам практического апробирования метода в исследовательских работах различных авторов [5–9]. Данный метод предполагает моделирование органических и неорганических химических соединений в различных условиях с оценкой их энергетического состояния и химической активности. Возможно проведение квантово-химических расчетов таких систем методами молекулярной механики и динамики с высокой степенью достоверности.

Для установления распределения электростатического потенциала молекул оксимиоглобина и нитрозомиоглобина проведен расчет частичных зарядов на выделенном гем-фрагменте белка методом ZINDO/1 (полуэмпирический метод) [4]. Метод ZINDO/1 является вариантом метода частичных пренебрежений с дифференциальным перекрытием, адаптированного для проведения расчетов молекул, включающих атомы переходных элементов. ZINDO/1 позволяет вычислять энергетику и геометрию молекул, содержащих переходные металлы.

Результаты исследования и обсуждение

С учетом отмечаемого многими исследователями положительного влияния активированных жидких сред на формирование окраски мясопродуктов представляет научно-практический интерес анализ химической активности пигментов мышечной ткани (нитрозомиоглобина), а также промежуточных продуктов их образования (оксимиоглобина) в целях обоснования механизма цветообразования при использовании таких активированных сред в качестве основы рассольных композиций в технологии мясопродуктов.

В каталоге базы данных белков Protein Data Base [10] выбрана молекула оксимиоглобина, состоящая из 153 аминокислотных остатков. Для оценки химической активности оксимиоглобина проведена геометрическая оптимизация молекулы белка в водном растворе методами молекулярной механики MM+ [4], которая позволила рассчитать величину ее общей энергии ($E = -1863,875$ ккал/моль), градиент ($G = 0,09921$ ккал/(моль·Å)) и дипольный момент (60,16 D).

Известно, что гем в молекуле миоглобина окружен неполярным белком, благодаря чему при присоединении кислорода железо гемма не окисляется. Ввиду гидрофобности белка [11] он будет оказывать несущественное

влияние на процессы присоединения кислорода. В этой связи дальнейшие расчеты следует вести для фрагмента оксимиоглобина, состоящего из гема с присоединенным к нему кислородом, а также связанного с ним аминокислотного остатка гистидина. Аналогичный подход вполне правомерен и также использовался другими авторами. Так, например, при исследовании взаимодействия миоглобина с лактулозой авторы проводили молекулярное моделирование с гем-фрагментом миоглобина [5].

Расчет частичных зарядов в гем-фрагменте указывает на формирование достаточно прочной связи двухвалентного железа гема с кислородом O_2 – формируется область с избытком электронной плотности (рис. 1). Отрицательный электростатический потенциал ориентирован в направлении присоединенного к гему кислорода.

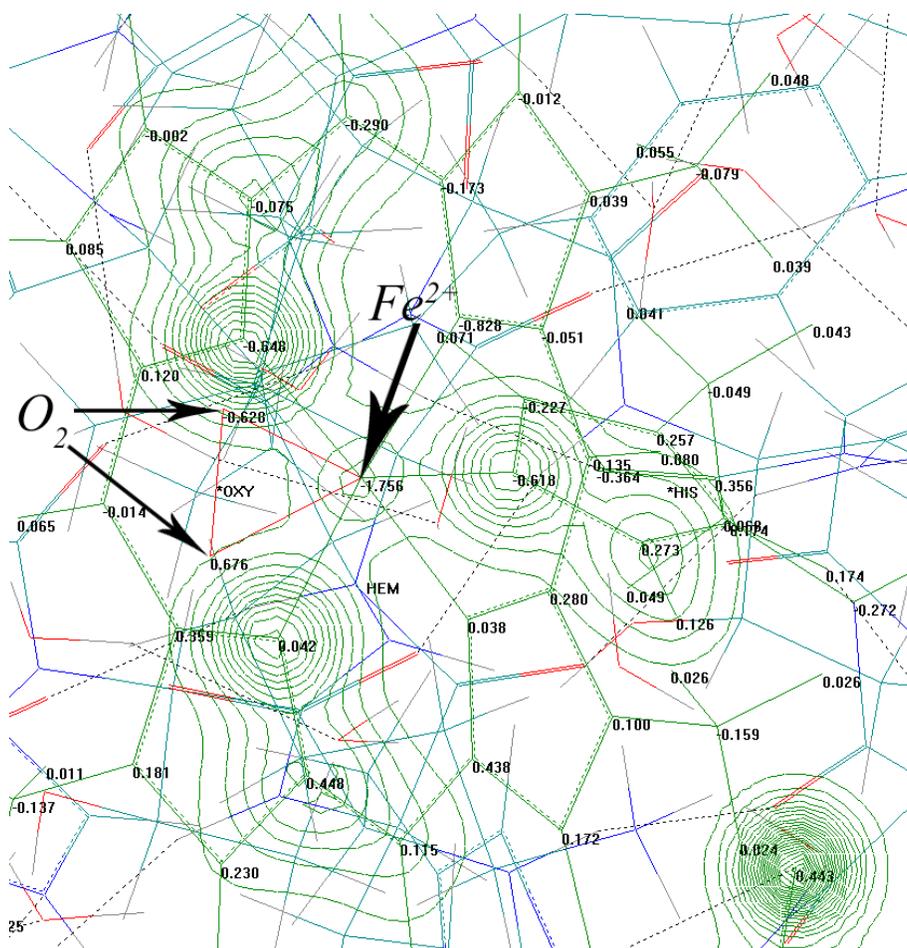


Рис. 1. Карта распределения электронной плотности фрагмента оксимиоглобина

Аналогичная оптимизация геометрии нитрозомиоглобина позволила установить энергетические параметры системы $E = -1785,635$ ккал/моль, градиент $G = 0,09595$ ккал/(моль·Å) и дипольный момент системы 32,61 D.

В сравнении с оксимиоглобином конформация нитрозомиоглобина имеет меньшую энергию и меньшее значение дипольного момента, характеризующего разности плотностей отрицательного и положительного центров молекулы.

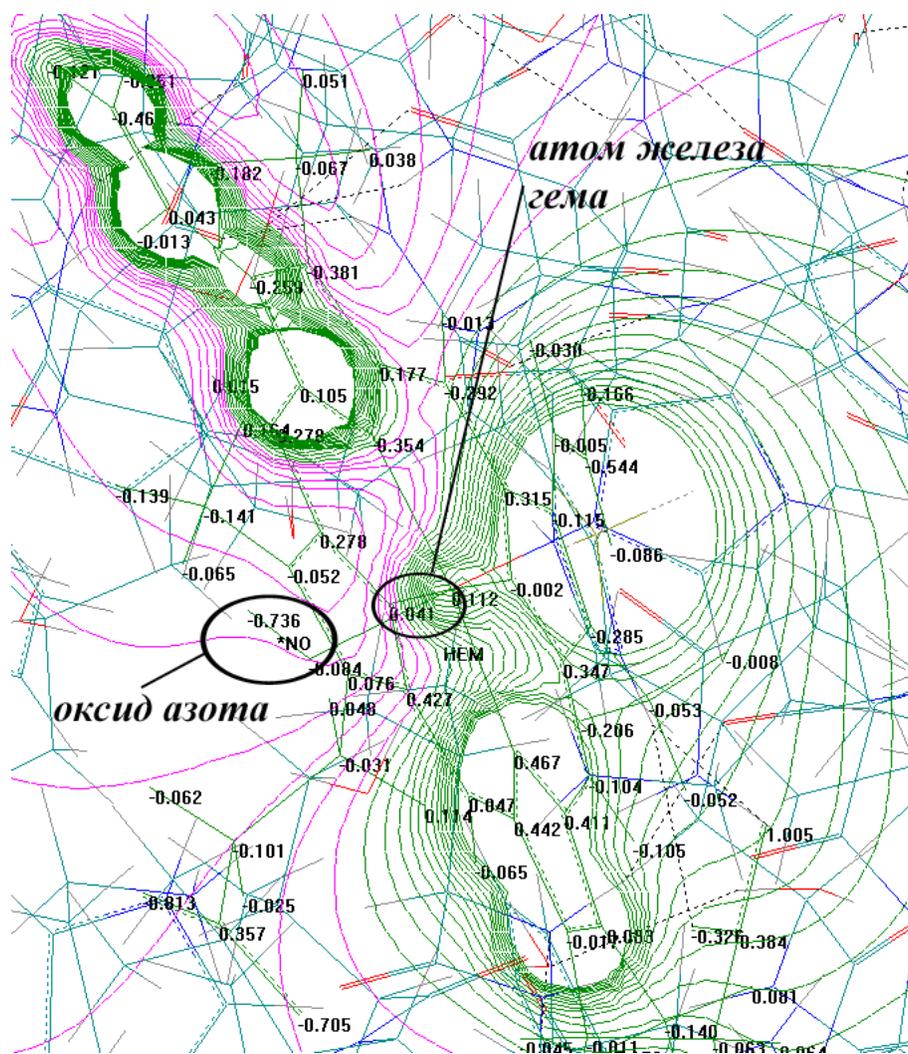


Рис. 2. Карта распределения электростатического потенциала в гем-фрагменте нитрозомиоглобина

В представленном на рис. 2 гем-фрагменте наблюдается формирование областей с еще большей электронной плотностью, нежели у оксимиоглобина, на

концевых участках пиррольных колец гема. Области с дефицитом электронной плотности направлены в сторону азота имидазольного кольца гистидина и определяют пятую координационную связь атома железа в гем-фрагменте.

Области с высокой электронной плотностью направлены в сторону шестой координационной связи атома железа с оксидом азота. Следует отметить, что заряд атома железа в нитрозомиоглобине (0,041) изменил знак и имеет малый заряд, при этом активный центр сместился от атома железа к атому кислорода оксид азота.

Области с высокой электроотрицательностью формируются на атоме кислорода оксида азота (-0,736), а также на концевых -COO участках III и IV пиррольных колец гема (-0,705), что характеризует их как внешние активные центры гема.

В щелочных средах (например, ЩВ ЭХА-воды) такие центры будут отталкивать одноименно заряженные гидроксильные ионы и стабилизировать пигмент, предотвращая его окисление до метмиоглобина.

Установлено, что оптимальный уровень активной кислотности для образования нитрозомиоглобина $pH = 5,6$ [12]. С помощью программы расчета количества отрицательно и положительно заряженных групп белка, разработанной профессором А.А. Борисенко [13], установлено, что при указанном значении pH количество отрицательно и положительно заряженных групп миоглобина практически равно. При таких условиях глобин молекулы фактически является электронейтральным и не влияет на процесс присоединения оксида азота или кислорода к гем-миоглобину.

При смещении активной кислотности среды в область слабощелочных значений ($pH = 7,0-7,5$) количество отрицательно заряженных групп белка увеличивается в 1,3–1,5 раза, что приводит к поляризации молекулы белка. Смещение заряда белка в отрицательную сторону приводит к формированию электростатического отталкивания с одноименно заряженными ионами, что предотвращает его дальнейшее окисление и способствует стабилизации нитрозомиоглобина.

В рамках проводимых исследований, направленных на установление возможности направленного регулирования свойств активированных жидких сред, с учетом результатов молекулярного моделирования (рис. 1, 2) прогнозируется эффективность применения активированных рассольных композиций на основе католита при производстве мясопродуктов в качестве цветорегулирующего фактора, влияющего на процессы формирования их окраски.

Растворы поваренной и нитритной соли, приготовленные на основе ЩВ, обладают высокими значениями pH (10,5–11,2 ед.) и низким ОВП (-250 ÷ -300 мВ). Достаточно высокие показатели pH системы благоприятно влияют на формирование водоудерживающих характеристик готовых мясопродуктов, при этом общий показатель pH мышечных белков при установившихся условиях находится на уровне 5,5–6,0 ед., что также положительно сказывается на интенсивности протекания реакций цветообразования.

Заключение

Результаты проведенного молекулярного моделирования и анализа окиси нитрозомиоглобина позволяют прогнозировать возможности регулирования процессов цветообразования в технологии мясопродуктов при использовании рассольных композиций с заданными показателями рН и ОВП, в частности при использовании активированных жидких сред.

Наложение дополнительного активирующего воздействия посредством кавитационной дезинтеграции [14] в большей степени будет интенсифицировать процессы формирования цвета мясопродуктов. При кавитационной обработке раствора поваренной и нитритной соли существенным образом интенсифицируются процессы диссоциации солей на ионы, что в присутствии восстановителей (например, лактозы) ускорит образование оксида азота и его взаимодействие с миоглобином мышечной ткани. Интенсивная диссоциация нитрита при кавитационной обработке также будет способствовать его более полному вовлечению в реакции цветообразования и сокращению остаточного содержания в готовых мясопродуктах, что улучшит их биологическую безопасность. ОВП таких рассолов находится в области отрицательных значений или близко к нулю, что будет инициировать более вероятностное протекание восстановительных реакций и способствовать стабилизации окраски готовых мясопродуктов. Применение при посоле мясного сырья дополнительного механического воздействия тумблированием будет способствовать более равномерному распределению посолочных ингредиентов, в том числе и нитрита натрия, по объему мяса и достижению равномерной окраски цельномышечных мясопродуктов. Кроме того, гистологическими исследованиями установлено [1], что интенсивная механическая обработка способствует разрыхлению структуры мышечного волокна, что существенным образом облегчит доступ продуктов восстановления нитрита к миофибриллярным белкам мышечной ткани и тем самым ускорит образование нитрозомиоглобина. Одновременно обеспечение вакуумирования при тумблировании мясного сырья исключит вероятность окислительных изменений и предотвратит распад пигментов. Установлено, что в условиях вакуума нитрозомиоглобин остается стабильным и не теряет связанной окиси азота в течение неограниченного времени [15].

Результаты исследования были представлены автором на Международной молодежной научной школе «Пищевые технологии и биотехнологии» (Томск, 18–22 июня 2012 г.), организованной ФГБ ОУ ВПО «Национальный исследовательский Томский государственный университет» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 12.741.11.0112 от 14 мая 2012 г.).

Литература

1. *Борисенко Л.А., Борисенко А.А., Брацихин А.А.* Биотехнологические основы интенсификации производства мясных соленых изделий : учеб. пособие. М. : ДеЛи принт, 2004. 168 с.
2. *Борисенко А.А., Чичко А.А.* Изучение влияния активированной многокомпонентной системы на качественные характеристики колбасных изделий // *Материалы международной НПК «Проблемы и перспективы совершенствования производства пищевых продуктов с высокими потребительскими свойствами на основе улучшения качества животноводческого сырья».* Волгоград, 2002. Т. 3.
3. *Виноградова Н.А., Борисенко Л.А., Борисенко А.А. и др.* Изучение влияния электроактивированных жидких систем на формирование цветковых и качественных характеристик мясных изделий // *Труды Кубанского аграрного университета.* 2008. № 11. С. 32–36.
4. *Соловьев М.Е., Соловьев М.М.* Компьютерная химия. М. : СОЛОН-Пресс, 2005. 536 с.
5. *Шипулин В.И.* Денитрифицирующая способность лактулозы и ее использование при производстве вареных колбас // *Сборник докладов XI Международной конференции «Тенденции и перспективы развития инновационных и информационных технологий перерабатывающей промышленности.* М. : ВНИИ мясной промышленности, 2008. С. 181–186.
6. *Рогачева С.М.* Роль водной компоненты и полисахаридов клеточной поверхности в процессах коммуникации живых систем: анализ молекулярных моделей : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2008. 40 с.
7. *Серов А.В.* Теоретическое обоснование и экспериментальные исследования химико-технологических проблем получения, определения и использования лактозы и ее производной лактулозы : дис. ... д-ра техн. наук. Ставрополь, 2004. 308 с.
8. *Соловей А.Б., Лобьшиев В.И.* Промежуточный максимум на кривой радиального распределения воды и его связь с топологией сетки водородных связей в жидкой воде // *Физическая химия.* 2006. № 10. С. 185–189.
9. *Шапошник В.А.* Кинетическая теория водных растворов электролитов // *Вестник Воронежского государственного университета. Сер. Химия. Биология. Фармация.* 2003. № 2. С. 81–85.
10. *Protein Data Base.* URL: <http://www.rcsb.org/pdb>
11. *Рахимов Р.Х.* Керамические материалы и их применение. Ташкент : Изд-во УзПФИТИ, 2002. Ч. II. 667 с.
12. *Крылова Н.Н., Лясковская Ю.Н.* Биохимия мяса. М. : Пищевая промышленность, 1968. 351 с.
13. *Борисенко А.А.* Теоретические и практические аспекты полифункционального использования электроактивированных жидкостей в технологии производства мясопродуктов : дис. ... д-ра техн. наук. Ставрополь, 2002. 505 с.
14. *Шестаков С.Д.* Основы технологии кавитационной дезинтеграции. М. : ЕВА-пресс, 2001. 173 с.
15. *Жаринов А.И., Кузнецова О.В., Черкашина Н.А.* Краткие курсы по основам современных технологий переработки мяса, организованные фирмой «Протеин Технолоджиз Интернэшнл». Ч. II: Цельномышечные и реструктурированные мясопродукты. М. : Протеин Технолоджиз Интернэшнл, 1997. 178 с.

Поступила в редакцию 27.05.2012 г.

Andrey A. Bratsikhin, Alexsey A. Borisenko, Anton E. Tcherlyantsev

North-Caucasus Federal University, Stavropol, Russia

THEORETICAL JUSTIFICATION OF DENITRIFICATION PROPERTIES OF ACTIVATED LIQUIDS IN MEAT PRODUCTS PRODUCTION

The main factors influencing the processes of forming and stabilizing meat products color characteristics were established. They are technological conditions of meat salting, formulation, physical and chemical properties of brines and thermal treatment parameters.

There was noted the possibility of reinforcement regulation of color forming process by achieving the optimum in physical and chemical properties of brine multicomponents compositions (pH and redox potential) that are used for raw meat salting, as well as technological methods of salting process intensification by using raw stuff mechanical treatment. The most promising method of non-chemical regulation of reducing condition in meat systems is the usage of activated liquid systems. Such types of liquids are produced by electrochemical activation. During research work, the rating of oxymyoglobin and nitrozomyoglobin molecules stability in different conditions was studied by using molecular modeling and quantum-chemical analysis methods. Theoretical study of oxymyoglobin and nitrozomyoglobin properties was conducted by means of molecular modeling method in special program HyperChem Professional 7.1. To define electrostatic potential distribution in oxymyoglobin and nitrozomyoglobin molecules, the calculation of partial charges in isolated heme-fragment of protein was carried out with the help of ZINDO/1 method. There was examined a possibility of activated liquid systems, with the level of pH=10,5–11,2 and negative level of redox-potential used for favourable conditions creation in the process of color forming in muscular tissue of meat with introducing nitrite sodium. There was noted a possibility of nitrite remains reduction in meat products due to intensification of nitrite sodium transformation into nitric oxide and nitrozomyoglobin stabilization and improving the conditions of color preservation during meat products storage life. It is predicted that using electrochemical activated brines after their cavitation disintegration will intensify the color forming processes in meat products. In addition, the intensive dissociation of nitrite sodium under cavitation treatment will contribute to its introducing in color forming reaction in the main quantity and reducing its remains in meat products. The same effect makes it possible to improve the safety of meat products. The realization of meat salting process under vacuum gauge and raw meat mechanical treatment by tumbling allows to exclude the possibility of oxidation changes and to avoid degradation of meat colorants.

Key words: *nitrozomyoglobin; oxymyoglobin; activated liquid systems; electrochemical activation; cavitation disintegration; tumbling.*

Received May 27, 2012

УДК 573.6

doi: 10.17223/19988591/18/4

В.В. Гулий

Вермонтский университет (Бурлингтон, Вермонт, США)

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПЕСТИЦИДЫ КАК ОБЪЕКТ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ РАБОТ В США

Приведен краткий анализ основных направлений научных и технологических работ в США в области биотехнологии микробных пестицидов. В числе новых перспективных исследований названы в первую очередь работы по созданию новых экспериментальных штаммов микроорганизмов, активных в отношении вредных для человека видов. Указанные работы ведутся как на основе трансформации генома микроорганизмов, так и с использованием гибридизации штаммов, обладающих различными полезными свойствами. Из традиционных направлений уделяется внимание поиску и идентификации вторичных микробных метаболитов, совершенствованию технологии производства и применения микробных пестицидов.

Ключевые слова: *биопрепараты; гибридизация; метаболиты; технология производства грибов; применение препаратов.*

Мировой рынок микробиологических препаратов, используемых для борьбы с вредными организмами, имеющими значение в сельском хозяйстве, медицине и других сферах человеческой деятельности, стремительно растет, несмотря на глобальные экономические проблемы. За 5 лет с 2005 по 2010 г. продажа микробиологических пестицидов выросла с 672 миллионов до одного миллиарда долларов. Мировым лидером по объему производства и ассортименту препаратов являются США. Причина лидерства не только в экономических и технологических возможностях страны, но и, главным образом, в общественном мнении, которое все в большей степени смещается в сторону борьбы за экологически чистые продукты и сохранение окружающей среды. Общественное мнение отражают средства массовой информации, что обеспечивает внимание правительственных органов и способствует выделению соответствующих ресурсов.

В настоящее время основную долю в общем объеме производства микробных пестицидов в США занимают препараты на основе бактерий и грибов. Весь комплекс работ по созданию и применению микробиологических средств борьбы с вредными организмами включает научные, технологические и коммерческие аспекты. Базовые исследовательские работы в области микробиометода ведутся в США в различных направлениях с широкой международной кооперацией, которой способствует правовое положение университетов, имеющих широкие возможности привлечения в аспирантуру

талантливой молодежи из различных стран мира и замещения должностей в научных и учебных учреждениях на международной основе. Научная часть работ по рассматриваемой проблеме в значительной части переместилась на молекулярный уровень. Успехи молекулярной биологии существенно влияют на развитие микробиологического направления в регуляции численности вредных для человека организмов. Прежде всего идентификация микроорганизмов проводится на основе анализа ДНК на всех этапах исследований от первичного выделения до практического использования. Большое внимание уделяется всесторонней оценке перспективности микроорганизмов для практического использования с позиции активности воздействия на целевой объект и сопутствующие виды, возможности производства, продуктивности, циркуляции в окружающей среде и т.д. Отбор нативных изолятов из природы все в большей степени замещается экспериментальными штаммами. В США впервые были получены и испытаны генетически модифицированные штаммы энтомопатогенного гриба *Metarhizium anisopliae*, отличающиеся повышенной инсектицидной активностью [1]. Исследования по трансформации генома микроорганизмов, предназначенных для использования в открытых биоценозах, встречают определенные трудности. Общественное мнение в США не готово поддерживать или хотя бы нейтрально относиться к работам по получению генетически модифицированных видов организмов, поскольку еще недостаточно исследованы возможные последствия насыщения природных биоценозов новыми формами живых организмов. Тем не менее ведутся интенсивные исследования генетики микроорганизмов, имеющих значение для микробиологического регулирования численности вредных организмов. Так, в 2010 г. была закончена полная расшифровка генома двух важных для биоконтроля видов энтомопатогенных грибов, включая *Beauveria bassiana* и *Metarhizium anisopliae* [1].

В последние десять лет активизировались работы по гибридизации энтомопатогенных грибов и грибов-антагонистов [2–3]. Это стало возможным с появлением на рынке достаточно большого ассортимента ферментов, обеспечивающих получение протопластов грибных клеток без существенного разрушения клеточных структур. Конъюгация протопластов, полученных из микробных клеток, относящихся к разным штаммам или видам, позволяет комбинировать полезные свойства и тем самым достигать нужных результатов в практической работе по регуляции численности вредителей. Конъюгация протопластов рассматривается как наиболее перспективное направление в современной биотехнологии [4]. В числе приоритетных исследований следует особо отметить индукцию иммунитета растений на основе эндофитного сосуществования энтомопатогенных грибов в тканях сельскохозяйственных растений. На примере некоторых видов растений, в частности кофе, было установлено, что присутствие в растительных тканях грибов, относящихся к родам *Acremonium*, *Beauveria*, *Cladosporium*, *Clonostachys* и *Paecilomyces*, обеспечивает устойчивость к фитонематодам, насеко-

мым и фитопатогенным микроорганизмам [5]. Исследования, проведенные на хлопчатнике, показали, что энтомопатогенные грибы *Beauveria bassiana* и *Lecanicillium* spp. обеспечивают защиту растений как от насекомых, так и от возбудителей болезней, вызываемых фитопатогенными грибами, относящимися к родам *Pythium*, *Rhizoctonia* и *Fusarium* [6]. Это новое направление работ заслуживает особого внимания для развития микробиологического направления в борьбе с вредными организмами.

Не исчерпали себя и традиционные биотехнологические направления, связанные с оптимизацией массового производства микробиологических пестицидов и технологии их практического применения в полевых условиях. В настоящее время известно приблизительно 22 500 активных микробных метаболитов, продуцируемых бактериями, актиномицетами и грибами. Среди них обнаружены и органические вещества, селективно действующие на определенные группы вредителей и возбудителей болезней растений и животных. Данное направление интенсивно развивается и является весьма перспективным [7–9]. Если в случае бактериальных гетеротрофных бактерий процессы ферментации в значительной степени универсальны и достаточно хорошо отработаны, то для энтомопатогенных грибов и грибов-антагонистов технологии массового производства находятся в стадии совершенствования. Проблема в том, что полноценные грибные конидии мицелиальных грибов могут быть получены только на твердом субстрате. Широко практикуемый метод двухэтапного культивирования грибов нуждается в оптимизации, поскольку затрудняет механизацию и автоматизацию процессов, делает сложной защиту от микробной контаминации, что сказывается на стоимости и качестве конечного продукта. Трудно составить объективное представление о состоянии технического оформления процессов производства микопестицидов в США, как и в любой другой стране, поскольку все нововведения, к сожалению, относятся на определенных этапах к коммерческой тайне.

Нами предложен новый вариант производства мицелиальных грибов, который принципиально отличается от существующих методов. Технологический процесс включает два основных блока. Первый блок обеспечивает глубинное культивирование гриба в ферментере или на качалке. Оригинальность нового технологического процесса заключена во втором блоке, где происходит нанесение жидкой грибной биомассы на бумажный или матерчатый ленточный носитель, который движется совместно с воздушно-пузырчатой лентой. Лента обеспечивает изоляцию и последующую аэрацию каждого инокулированного слоя носителя. Носитель по мере инокуляции грибным материалом укладывается последовательно слоями или формируется в виде рулона. Метод пригоден практически для всех видов мицелиальных грибов как энтомопатогенных, так и грибов-антагонистов. Помимо высокой продуктивности нового метода немаловажное значение для производства имеет и то обстоятельство, что новый метод на порядок

сокращает производственные площади, производственный цикл и упрощает защиту материала от контаминации посторонней микрофлорой в сравнении с традиционным двухэтапным методом с использованием зерна в качестве питательного субстрата. Затраты времени на производство единицы продукции с использованием нового метода и принятого в качестве сравнения сокращаются за счет разной скорости спороношения грибов [10].

Немаловажное значение имеет технология практического применения микробиологических средств, особенно тех, которые в своем составе в качестве действующего начала имеют живые микробные пропагулы. Промышленные штаммы микроорганизмов, попадая в окружающую среду, вступают в конкуренцию с представителями дикой микробиоты и могут быть быстро инактивированы. Необходимо предусматривать специальные меры, чтобы обеспечить длительную циркуляцию полезного организма, входящего в состав микробиопрепарата, после попадания его в окружающую среду. В этом направлении проводятся специальные исследования в Вермонтском университете в северо-восточном регионе США. Эффективным оказалось введение в препаративные формы дополнительных компонентов, обеспечивающих питание микроорганизмов в местах применения. Грибные гранулированные препараты, обеспечивающие дополнительное питание грибов, были проверены в полевых условиях. Оценка количества грибных пропагул *B. bassiana* в 1 г почвы через час после применения препарата показала наличие 46 ± 22 инфекционных единиц. Через две недели этот показатель составил 789 ± 13 . Через два месяца количество грибного материала снизилось до 174 ± 17 , но превышало исходный уровень почти в 4 раза. В случае с *M. anisopliae* увеличение числа инфекционных единиц гриба было не столь значительным: через час после применения – 84 ± 1 и через 2 недели – 200 ± 1 на 1 г почвы. Через два месяца количество грибных пропагул превышало исходный уровень в 2 раза [11]. При обработке надземной части растений грибные конидии смешивались с мелкодисперсным порошком молочной сыворотки, являющимся дешевым побочным продуктом производства сыра и казеина [12–13]. При обработке надземной части растений препаратами на основе сыворотки репродукции грибов не наблюдалось в связи с недостатком влаги, однако жизнеспособность конидий сохранялась более длительное время в сравнении с контролем, где использовался коммерческий микоинсектицид [14]. Гранулированные микоинсектициды, обеспечивающие дополнительное питание грибов, существенно увеличивают циркуляцию этих патогенов в почве, что дает возможность снизить нормы расхода препаратов и одновременно повысить их эффективность. Что касается применения рассматриваемой возможности для борьбы с открытоживущими членистоногими, то препараты на основе сыворотки могут быть полезны с точки зрения продления жизнеспособности грибных пропагул в периоды недостатка влаги.

Интенсивность исследовательских и технологических работ по созда-

нию новых и совершенствованию существующих микробиологических пестицидов дает основание сделать заключение, что использование конвенциональных ядохимикатов будет продолжать сокращаться с каждым годом. Препараты, обладающие универсальным биоцидным действием, будет целесообразно использовать исключительно в закрытых помещениях, где требуется полное уничтожение вредного вида. В открытых био- и агробиоценозах регуляция численности вредных для человека видов будет осуществляться на основе селективно действующих биологических средств.

Результаты исследования были представлены автором на Международной молодежной научной школе «Пищевые технологии и биотехнологии» (Томск, 18–22 июня 2012 г.), организованной ФГБ ОУ ВПО «Национальный исследовательский Томский государственный университет» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 12.741.11.0112 от 14 мая 2012 г.).

Литература

1. Leger R.J.St., C. Wang. Genetic engineering of fungal biocontrol agents to achieve greater efficacy against insect pests // *Applied Microbiology*. 2010. № 85. P. 901–907.
2. Leger R.J.St., Screen C.S. Prospects for strain improvement of fungal pathogens of insects and weeds // *Fungal biocontrol agents: progress, problems and potential* / eds. by T.M. Butt, C. Jackson, N. Morgan. CABI, Oxfordshire, 2001. P. 219–238.
3. Federici B.A., Bonning B.C., St. Leger. Improvement of insect pathogens as insecticides through genetic engineering // *PathoBiotechnology* / eds. by C. Hill, R. Sleator. Landes Bioscience, Austin, 2008. P. 15–40.
4. Verma N., Bansal M.C., Kumar V. 2008. URL: www.aidic.it/IBIC2008/webpapers/96Verma.pdf
5. Vega F.E., Posada F., Aime M.C. et al. Entomopathogenic fungal endophytes // *Biological Control*. 2008. № 46. P. 72–82.
6. Ownley B.H., Gwinn K.D., Vega F.E. Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution // *The ecology of fungal entomopathogens* / ed. by Helen Roy. 2010. P. 113–128.
7. Porter N., Fox F.M. Diversity of microbial products – discovery and application // *Pesticide Science*. 1993. Vol. 39. P. 161–168.
8. Donadio S., Monciardini P., Alduina R. et al. Microbial technologies for the discovery of novel bioactive metabolites // *Biotechnology*. 2002. Vol. 99. P. 187–198.
9. Berdy J. Bioactive microbial metabolites // *Antibiotics*. 2005. Vol. 58. P. 1–26.
10. Гулий В.В., Гулий С., Паркер Б. и др. Новый метод массового производства энтомопатогенных грибов // *Интегрированная защита растений: стратегия и тактика : материалы междунар. конф.* Минск, 2011. С. 211–217.
11. Гулий В.В., Прицена Л.И. Оптимизация практического применения микопестицидов в защите растений от вредных членистоногих // *Интегрированная защита растений: стратегия и тактика : материалы междунар. конф.* Минск, 2011. С. 201–205.
12. Mawson A.J. Bioconversions for whey utilization and waste abatement // *Bioresource Technology*. 1994. № 47. P. 195–203.

13. Kassa A., Brownbridge M., Parker B.L. et al. Whey for mass production of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* // Mycological Research. 2008. № 112. P. 583–591.
14. Skinner M., Parker B.L., Gouli S.Y. et al. Survivability of Fungal conidia on the plants after application of mycopesticides in greenhouse. IOBC, Collected Articles: Plant Protection in Green House Conditions – XXI century outlook, Institute of Plant Protection. National Academy of Sciences of Belarus. Minsk, 2010. P. 83–88.

Поступила в редакцию 29.05.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 35–40

doi: 10.17223/19988591/18/4

Vladimir V. Gouli

University of Vermont, Burlington, Vermont, USA

MICROBIAL PESTICIDES AS OBJECT OF BIOTECHNOLOGICAL RESEARCH IN THE USA

The short information related specific features and future prospect of biotechnological research linked with microbial pesticides are summarized. The genetic manipulation with microbial strains, search of active secondary metabolites, new approaches to mass-production and application of formulations for control of pests are discussed. Particular attention is spared to the new technology of production of mycelial fungi and special formulations with nutrient substrata providing long term circulation of the useful fungi in surroundings. Based on intensive development of biotechnological work associated with microbial pest control author is made the conclusion that in the future application of conventional chemical pesticides with universal biocide activities will be intensive decreased. Pest control in the open natural and agricultural communities will be realized based on selective biological formulations. Chemical conventional pesticides will be irreplaceable only in closed facilities where is necessary to do completely destruction of the pests.

Key words: biopreparation; gibrization; metabolites.

Received May 29, 2012

УДК 575.224:631

doi: 10.17223/19988591/18/5

Е.В. Дейнеко

Институт цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск, Россия)

ГЕНЕТИЧЕСКИ МОДИФИЦИРОВАННЫЕ РАСТЕНИЯ – ПРОДУЦЕНТЫ РЕКОМБИНАНТНЫХ БЕЛКОВ МЕДИЦИНСКОГО НАЗНАЧЕНИЯ

Рассматриваются современные достижения в области использования генетически модифицированных растений для наработки рекомбинантных белков медицинского назначения. Сделан акцент на преимуществах использования систем экспрессии генетически модифицированных растений по сравнению с другими системами. На конкретных примерах обсуждаются перспективные растительные системы экспрессии для наработки рекомбинантных белков. Рассмотрено современное состояние рынка рекомбинантных белков с применением трансгенных растений. Обсуждаются перспективы создания «съедобных» вакцин, созданных на основе генетически модифицированных растений.

Ключевые слова: трансгенные растения; биопродуценты; рекомбинантные белки; «съедобные» вакцины.

Развитие и совершенствование методов молекулярной биологии, позволивших манипулировать с молекулами ДНК вне клетки, а также методов культивирования отдельных клеток с восстановлением из них целых растений привело к созданию нового направления в биологии – генетической инженерии растений. С помощью методов генетической инженерии стало возможным выделять гены, представляющие интерес, из любых организмов – вирусов, микроорганизмов, животных, человека – и переносить их в растения. Растения, в геном которых перенесены чужеродные гены (трансгены), приобретают статус генетически модифицированных, или трансгенных.

К настоящему времени ведущими биотехнологическими центрами мира модифицировано более 150 видов растений. Созданы трансгенные растения, устойчивые к гербицидам [1], насекомым-вредителям, вирусам и болезням [2], растения со сбалансированным составом аминокислот и измененным составом жирных кислот, декоративные растения с измененной пигментной окраской цветов. Крупнейшим успехом в области генетической инженерии является создание под руководством профессора И. Потрикуса (Швейцария) нового сорта риса, получившего название «Золотой». Особенность и достоинство этого риса – повышенное содержание провитамина А, железа и фолиевой кислоты [3]. Созданы трансгенные растения, пригодные для биодеградации полимеров, детоксикации тяжелых металлов, для очистки окружающей среды от различного рода загрязнений [4–5].

За последнее десятилетие значительно возрос интерес к трансгенным растениям как биопродуцентам различных белков медицинского назначения. При получении рекомбинантных белков актуальным остается вопрос поиска высокоэффективных и экономически выгодных систем экспрессии для их наработки. В настоящее время для наработки рекомбинантных терапевтических белков, субъединичных вакцин и рекомбинантных моноклональных антител используются бактерии, дрожжи, а также культуры клеток насекомых и млекопитающих. Каждая из этих систем имеет свои преимущества, однако эти системы не лишены и недостатков, связанных с посттрансляционными модификациями рекомбинантных белков, продолжительностью наработки продукта, ограниченным пролиферативным потенциалом, высокой стоимостью компонентов для поддержания культуры и т.д.

Новые перспективы получения рекомбинантных фармацевтических белков открываются с использованием генетически модифицированных растений. По оценкам зарубежных экспертов, трансгенные растения могли быть более дешевым и безопасным источником рекомбинантных белков по сравнению с традиционными системами экспрессии. Привлекательность растений в качестве систем экспрессии для накопления рекомбинантных фармацевтически ценных белков обеспечивается многими обстоятельствами. Прежде всего, в растительных тканях нет риска загрязнения рекомбинантного белка патогенами животного происхождения – вирусами и прионами. Растительные клетки обеспечивают правильную посттрансляционную модификацию рекомбинантного белка, характерную для эукариотических клеток, а также его сборку и фолдинг [6–7].

Экспрессированные в растительных клетках рекомбинантные белки могут быть направлены в различные компартменты растительной клетки (вакуоли или люмены эндоплазматического ретикулума), а также в апопласт и различные органы растения (семена, клубни, плоды и т.д.). В растительных тканях рекомбинантные белки могут длительное время (месяцы и годы) сохраняться без каких-либо изменений и снижения биологической активности [8–11].

Новые методы агробιοлогического возделывания хозяйственно важных видов растений, а также системы семеноводства для той или иной культуры делают растения привлекательными для использования в качестве биофабрик белков медицинского назначения.

Не подвергаясь термообработке, растения могут использоваться в качестве готового продукта для профилактики и лечения заболеваний. Растения, в тканях которых синтезируются и накапливаются рекомбинантные бактериальные антигены, привлекательны для использования в качестве вакцин и получили специальное название – *съедобные вакцины* [12–17]. Более того, трансгенные растения представляют удобные модели для разработки новых альтернативных способов доставки (перорально и интраназально) рекомбинантных белков в организмы теплокровных.

Перспективные системы экспрессии для наработки рекомбинантных белков. К настоящему времени разработаны технологии получения генетически модифицированных (трансгенных) растений, в геном которых перенесены гены, кодирующие различные белки для медицинских целей, в том числе и белки человека. Такие технологии основаны на прямом или векторном переносе целевых генов в ядерный геном растения. К настоящему времени получены десятки видов трансгенных растений, в геном которых перенесены гены антигенов различных возбудителей инфекционных заболеваний, разнообразных терапевтических белков, моноклонных антител [8; 13–14]. Однако относительно невысокий уровень накопления целевых белков (менее 1% от общего растворимого белка – ОРБ) в тканях генетически модифицированных растений послужил отправной точкой для разработки новых систем экспрессии.

В качестве одной из таких альтернативных систем экспрессии рассматриваются **внеядерные геномы (пластомы) хлоропластов** растений. Получение транспластомных растений, т.е. растений, в хлоропластном геноме которых будут перенесены чужеродные гены, сулит множество преимуществ по сравнению с ядерными трансформантами. Это высокая экспрессия перенесенных генов, возможность полицистронного регулирования, экологическая безопасность, связанная с отсутствием чужеродных генов в пыльце, отсутствие вариабельности по экспрессии целевых генов, а также и отсутствие эффекта умолкания трансгенов у транспластомных растений. Однако необходимо подчеркнуть, что эти преимущества нивелируются большими проблемами, с которыми сталкиваются исследователи при попытках перенести гены в пластомы растений.

Мощным толчком к развитию технологии получения рекомбинантных белков на основе хлоропластного генома послужило сообщение о создании транспластомных растений табака с выходом целевого белка (Cry2Aa2-белок из *Bacillus thuringiensis*) на уровне 46,1% ОРБ [18]. На основе хлоропластных геномов в настоящее время интенсивно развиваются технологии создания транспластомных растений для многих видов – сои [19], хлопка [20], салата [21] и др. Всего к настоящему времени получено 15 видов транспластомных растений, у которых уровень накопления гетерологичных белков составил от 6% для интерферона-гамма и 19% для интерферона-альфа человека до 33% для инсулиноподобного фактора роста (IGF-1) человека.

Среди других альтернативных систем экспрессии гетерологичных белков для фармакологии следует назвать ряску, мох, некоторые виды водорослей, а также клетки генетически модифицированных растений, культивируемые в суспензионной культуре.

Ряска (*Lemna gibba* – ряска горбатая и *L. minor* – ряска малая) – многолетнее растение, среда обитания которого – поверхности стоячих пресных вод. Ряска относится к цветковым растениям, но ее тело редуцировано и

представлено листовой пластинкой и корнем. Ряска является представителем однодольных покрытосеменных растений, и для переноса в ее геном чужеродных гетерологичных генов могут быть использованы системы агро-бактериальной трансформации и методы биобаллистики.

Ряска привлекает внимание исследователей как потенциальная высокоэффективная система экспрессии гетерологичных белков благодаря своей способности к быстрому накоплению биомассы, которая способна удваиваться в течение 24–48 ч. Генетически модифицированная ряска как потенциальный продуцент фармакологических белков может быть использована для употребления непосредственно в сыром виде или в виде высушенного продукта. При наличии в генетической конструкции соответствующих сигнальных последовательностей рекомбинантный белок может быть секретирован в культуральную среду [22]. Необходимо отметить, что моноклональные антитела человека, синтезированные в тканях ряски, проявляли более высокую активность при связывании с соответствующими рецепторами по сравнению с их гомологами, синтезированными в клетках СНО-линии клеток яичников китайских хомяков [23]. Близки к завершению работы по секвенированию хлоропластного генома ряски.

Зеленый мох (*Physcomitrella patens*) – единственный представитель мохообразных, геном которого полностью секвенирован [24]. Разработана методика трансформации *P. patens* [25]. Первым успешным примером использования этого вида мха в качестве системы экспрессии рекомбинантных белков является получение рекомбинантного человеческого эритропоэтина [26]. Фирма «Grenovation» (Германия) разрабатывает технологию наработки биофармацевтических белков на основе *P. patens* в клеточной суспензионной культуре с применением биореакторов.

Привлекательность этого вида мхов в качестве системы экспрессии рекомбинантных белков состоит в том, что по сравнению с растениями фрагменты экзогенных ДНК могут быть интегрированы в его геном по механизму гомологичной рекомбинации, что исключает возможное инактивирование в дальнейшем экспрессии перенесенных генов (трансгенов). *P. patens* рассматривается как перспективный кандидат на «молекулярное фермерство», поскольку в этой системе экспрессии белки эукариотического происхождения претерпевают посттрансляционную модификацию (гликозилирование, образование дисульфидных связей и т.д.). Если проводить сравнение белкового продукта, синтезируемого в клетках животных и в клетках *P. patens*, то последние имеют очевидное преимущество, поскольку отпадает проблема заражения культуры патогенами животного происхождения. Привлекательной стороной *P. patens* является еще и то, что его можно поддерживать в виде суспензионной культуры в контролируемых условиях [26, 28].

Одноклеточные зеленые водоросли (*Chlamydomonas reinhardtii*, *Phaeodactylum tricornerutum*, *Tetraselmis suecica* и *Odontella aurita*) рассматриваются как перспективные альтернативные системы экспрессии рекомбинантных

белков [29–30]. Наиболее перспективным видом является *Chlamydomonas reinhardtii*, получение рекомбинантных белков у которого основано на трансформации хлоропластов [31]. Около 40% объема клетки этого растения занимает один хлоропласт большого размера. Первые генетически модифицированные водоросли на основе *C. reinhardtii* были получены в 1988 г. [32]. Интеграция фрагментов экзогенных ДНК в геном этой водоросли протекает по механизму гомологичной рекомбинации. Клеточные популяции водорослей гомогенны по размеру клеток, клеточная масса удваивается через каждые 4–8 ч культивирования [29]. Для культивирования *C. reinhardtii* возможно использование биореакторов больших объемов (до 500 тысяч литров); более того, способность секретировать белки в культуральную среду может существенно снизить стоимость рекомбинантного белка [33].

Суспензионные клеточные культуры на основе генетически модифицированных растений привлекают внимание исследователей как перспективные потенциальные системы для наработки фармацевтических белков. Такие культуры могут быть получены из рыхлых каллусных тканей, индуцированных из генетически модифицированных эксплантов, либо на основе кокультивирования клеточной суспензии и *Agrobacterium tumefaciens* [7, 34]. Следует подчеркнуть, что после оценки ростовых характеристик и отбора клеточных линий по способности накапливать рекомбинантные белки могут быть отобраны перспективные линии для культивирования в биореакторах.

Разрабатываются клеточные линии для наработки рекомбинантных белков для коммерческих целей на основе клеточных культур моркови и риса (например, компания «Protalix», Израиль) [14]. Широко используются для этих целей клеточные культуры табака [7, 35]. В 2006 г. в США фирме «Dow AgroSciences» была выдана лицензия на способ получения вакцины против возбудителя болезни Ньюкасла (псевдочума, азиатская чума кур) на основе суспензионной клеточной культуры табака [14]. Привлекательной особенностью клеточных культур как системы экспрессии для наработки рекомбинантных белков по сравнению с использованием для этого целых растений является то, что клеточные культуры можно унифицировать по ростовым характеристикам, размерам и типам клеток. Более того, клетки выращиваются в строго контролируемых условиях, при которых скорость накопления продукта не будет меняться от пассажа к пассажию.

Современное состояние рынка рекомбинантных белков медицинского назначения, полученных на основе генетически модифицированных растений. К настоящему времени число зарубежных фирм, связывающих свою деятельность с наработкой фармацевтических белков медицинского назначения на основе генетически модифицированных растений, составляет около пятнадцати [7, 8, 36]. Среди таких фирм следует отметить «Planet Biotechnology», «Dow AgroSciences», «Protalix Biotherapeutics», «Medicago», «Biolex», «Novoplant» и др. Деятельность этих фирм основана на использовании таких растений, как табак, люцерна, рис, подсолнечник, ячмень,

горох, кукуруза и *Arabidopsis thaliana*. Необходимо отметить, что большая часть разработок рекомбинантных белков основана на использовании генетически модифицированных растений с ядерной трансформацией, т.е. доставкой чужеродного гена в ядерный геном растения. Такие фирмы, как «Chlorogen» и «Bayer», для получения рекомбинантных белков используют транспластомные растения с доставкой чужеродного гена в хлоропластный геном растения, а также метод агроинфильтрации, основанный на транзитной (временной) экспрессии чужеродных генов в растительных клетках.

Рассмотрим различные системы экспрессии рекомбинантных белков на основе генетически модифицированных растений с точки зрения качества и эффективности выхода рекомбинантного белка, используя для сравнения наработку такого белка, как апротинин. Апротинин (поливалентный ингибитор протеиназ) относится к антиферментным препаратам, представляет собой одноцепочечный полипептид, содержащий 58 аминокислот. Применяется в качестве препарата, оказывающего антипротеолитическое, антифибринолитическое и гемостатическое действие, используется в медицине более 40 лет. Источником апротинина являются органы (легкие и др.) крупного рогатого скота. Разработан способ получения рекомбинантного апротинина с использованием *Saccharomyces cerevisiae* [37]. На основании сравнительного анализа систем экспрессии на основе растительных клеток и тканей для наработки апротинина установлено, что в тканях табака при ядерной трансформации накапливалось 0,03% апротинина от ОРБ, в тканях люцерны – 0,1%, в семенах кукурузы – 8,9%, в тканях ряски – 3,7%, а в тканях табака при агроинфильтрации – 4,2% [8]. Рекомбинантный апротинин не отличался по качеству от соответствующего белка, выделенного из тканей крупного рогатого скота [8]. Такие фирмы, как «ProdiGene», «Medicago» и «Large Scale Biology Corporation», используют кукурузу, люцерну и табак для получения рекомбинантного апротинина для коммерческих целей.

Перспективы создания «съедобных» вакцин на основе генетически модифицированных растений. Впервые идея использования клеток растений для наработки рекомбинантных антигенов успешно была реализована в 1992 г. группой исследователей под руководством доктора Чарльза Арнтзена [38]. Было установлено, что поверхностный HBsAg-антиген вируса гепатита В не только накапливается в тканях трансгенных растений табака, но и способен к самосборке в вирусоподобные частицы размером около 22 нм. Такие частицы были идентичны рекомбинантным вирусоподобным частицам HBsAg-антигена, выделенным из промышленной рекомбинантной вакцины на основе дрожжей, а также вирусоподобным частицам из плазмы крови больных вирусом гепатита В. На основании полученных данных стало очевидным, что чужеродные белки способны синтезироваться в клетках трансгенных растений в их природной, иммунологически активной форме. Это открывало новые возможности использования растений как более дешевых систем экспрессии для создания рекомбинантных вакцин.

Следующим принципиальным шагом в разработке концепции «съедобных вакцин» на основе генетически модифицированных растений были работы по созданию трансгенных растений картофеля, продуцирующих термолабильный энтеротоксин из *E. coli* [39–40] и В-субъединицу холерного токсина [41].

Термолабильный энтеротоксин *E. coli* состоит из двух частей: LT-A (фермент) и LT-B (пентамер из рецептор-связывающих полипептидов). LT-B связывается с рецепторами ганглиозидов на поверхности мембраны эпителиоцитов тонкого кишечника млекопитающих и транспортирует LT-A в клетки кишечника. В эпителиоцитах LT-A вызывает изменение клеточного метаболизма и обезвоживание клеток. Если обе части термолабильного энтеротоксина отделить друг от друга, то презентация LT-B белкового комплекса на поверхности эпителиоцитов будет стимулировать сильный иммунный ответ слизистой оболочки кишечника без проявления каких-либо признаков заболевания. Именно эта особенность была положена в основу исследований группы Чарлза Арнтцена [39] по созданию «съедобных вакцин». Авторами было установлено, что LT-B, синтезируемый в трансгенных растениях табака и картофеля, а также LT-B, выделенный из *E. coli*, вызывают однотипные иммунные реакции у мышей.

В дальнейшем LT-B-последовательность была оптимизирована для экспрессии в растительных клетках и перенесена в геном растений картофеля [40–41]. В клубнях картофеля белок правильно собирался в олигомеры и накапливался в достаточно больших количествах. На основании клинических испытаний рекомбинантной LT-B-вакцины установлено, что поедание добровольцами сырых клубней картофеля, содержащих 0,3–10 мг LT-B, приводило к образованию мукозных и системных антител с высокими титрами [42].

Опираясь на проведенные к настоящему времени исследования, можно заключить, что съедобные вакцины на основе трансгенных растений способны вызывать защитный иммунитет, что открывает новые возможности на пути создания недорогих и простых в обращении вакцин против инфекционных болезней животных и человека. По данным В. Юсимова и соавт. [14, 15], около шести антигенов и антител (для пассивной иммунизации), полученных на основе генетически модифицированных растений, достигли 1-й и 2-й фаз клинических испытаний.

Механизм иммунизации съедобными вакцинами основан на антиген-представляющей способности перитонеальных макрофагов тонкого кишечника млекопитающих. В кишечнике чужеродный белок, обладающий антигенными свойствами, распознается специальными М-клетками, которые широко представлены в толще слизистого эпителия. М-клетки транспортируют захваченный антиген к перитонеальным макрофагам и В-лимфоцитам, находящимся в лимфоидных образованиях тонкого кишечника (пейеровых бляшках). В результате презентации антигена на поверхности антиген-представляющих клеток происходит активация Т-лимфоцитов-хэлперов, которые

в сочетании с антигеном активируют В-лимфоциты. Дифференцированные В-клетки выходят из лимфоидных фолликулов слизистой оболочки и поступают через общую циркуляцию в мезентральные лимфатические узлы, где происходит их созревание и превращение в плазматические клетки, синтезирующие специфические антитела. Плазматические клетки способны снова мигрировать к слизистым оболочкам дыхательных путей, желудочно-кишечного и мочеполового трактов. Секреторные иммуноглобулины IgA транспортируются на поверхность слизистых оболочек, где они связываются с чужеродными антигенами и препятствуют их проникновению в организм. Следует отметить, что мукозная вакцинация стимулирует как иммунный ответ слизистых оболочек – первого защитного барьера на пути патогенных агентов, так и общий иммунный ответ организма. Так, например, описана работа по изучению иммуногенности съедобной вакцины на основе трансгенных растений томатов, экспрессирующих HBsAg-антиген вируса гепатита В. Было показано, что при пероральном введении мышам гомогената плодов трансгенных растений томатов уровень антител в сыворотке крови возрастал после второго кормления и оставался высоким до конца эксперимента. Мукозный иммунный ответ формировался после первого кормления и оставался высоким в течение всего эксперимента [43].

Созданы трансгенные растения на основе многих видов, таких как табак, томаты, салат-латук, *Arabidopsis thaliana* и турнепс, в которые перенесены гены, контролирующие синтез различных антигенов и антител. В некоторых случаях антигены «сшивают» с другими белками для упрощения процедуры детекции продуктов целевого гена, например с геном β -глюкуронидазы (*uidA*). По активности фермента бета-глюкуронидазы можно легко определить уровень накопления целевого антигена в тканях генетически модифицированного растения.

Для медицинских целей растения используются человечеством уже тысячи лет. Однако только на рубеже XXI в. с помощью методов генетической инженерии стало возможным создавать новые типы растений, в тканях которых могут синтезироваться и накапливаться белки из различных гетерологичных систем. К настоящему времени созданы трансгенные растения, в ядерный и хлоропластный геномы которых перенесены гены, контролирующие синтез соответствующих рекомбинантных белков, важных в терапии различных заболеваний. Благодаря развитию методов генетической инженерии в последние 20 лет открылись новые перспективы создания вакцин нового поколения. Возможность изолировать гены патогенных вирусов и бактерий, а также манипулировать ими и переносить в геномы других организмов (например, в геномы растений) привела к созданию новых генетически модифицированных организмов, у которых накапливаемый в тканях белок-антиген служит «опознавательным знаком» патогена и сам по себе не способен вызывать болезнь. Более десятка зарубежных фирм используют растительные системы экспрессии для наработки рекомбинантных белков,

в том числе и белков-антигенов различных возбудителей инфекционных заболеваний.

Результаты исследования были представлены автором на Международной молодежной научной школе «Пищевые технологии и биотехнологии» (Томск, 18–22 июня 2012 г.), организованной ФГБ ОУ ВПО «Национальный исследовательский Томский государственный университет» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 12.741.11.0112 от 14 мая 2012 г.).

Литература

1. Clemente T.E., La Vallee B.J., Howe A.R. et al. Progeny analysis of glyphosate selected transgenic soybean derived from Agrobacterium-mediated transformation // Crop Science. 2000. № 40. P. 797–803.
2. Campbell M., Fitzgerald H., Ronald P. Engineering pathogen resistance in crop plants // Transgenic Research. 2002. Vol. 11. P. 599–613.
3. Potricus I. Golden rice and beyond // Plant Physiology. 2001. Vol. 125, № 3. P. 1157–1161.
4. Peuke A.D., Rennenberg H. Phytoremediation // EMBO Rep. 2005. Vol. 6. P. 497–501.
5. Peuke A.D., Rennenberg H. Phytoremediation with transgenic trees // Z. Naturforsch. 2005. Bd. 60, № 3/4. S. 199–207.
6. Fischer R., Schilberg S., Hellwig S. et al. GMP issues for recombinant plant-derived pharmaceuticals proteins // Biotechnology Advances. 2012. Vol. 30. P. 434–439.
7. Martinez C.A., Guilietti A.M., Talou R. Research advances in plant-made flavivirus antigens // Biotechnology Advances. 2012. Doi:10.1016/j.biotechadv.2012.03.004.
8. Sourrouille C., Marshall B., Lienard D., Faye L. From Neanderthal to Nanobiotech: From Plant Potions to Pharming with Plant Factories. In Book: Methods in Molecular Biology: Recombinant Proteins From Plants / ed. by L. Faye, V. Gomord. Humana Press, a part of Springer Science+Buisness Media, 2009. P. 1–23.
9. Parvaiz A., Muhammad A., Muhammad Y. et al. Role of transgenic plants in agriculture and bioarming // Biotechnology Advances. 2012. Vol. 30. P. 524–540.
10. Obeme O., Popoola J., Leelavathi S., Reddy S. Advances in plant molecular farming // Biotechnology Advances. 2011. Vol. 29. P. 210–222.
11. Paul M., Ma J. Plant-made pharmaceuticals: Leading products and production platforms // International Union of Biochemistry and Molecular Biology, Inc. 2011. Vol. 58, № 1. P. 58–67.
12. Paul M., Dolleweerd C., Drake P., Ma J. Molecular pharming: Future targets and aspirations // Human Vaccines. 2011. Vol. 7, № 3. P. 375–382.
13. Rybicki E.P. Plant-produced vaccines: promise and reality // Drug Discovery Today. 2008. Vol. 13. P. 894–901.
14. Yusibov V., Rabindran S. Recent progress in the development of plant-derived vaccines // Expert Reviews of Vaccines. 2008. Vol. 7. P. 1173–1183.
15. Yusibov V., Streatfield S., Kushnir N. Clinical development of plant-produced recombinant pharmaceuticals // Human Vaccines. 2011. Vol. 7, № 3. P. 313–321.
16. Tecson Mendoza E.M., C.L.A. et al. Recent advances in the development of transgenic papaya technology // Biotechnology Annual Review. 2008. Vol. 14. P. 423–462.
17. Penney C., Thomas D., Deen S., Walmsley A. Plant-made vaccines in support of the Millennium Development Goals // Plant Cell Reports. 2011. Vol. 30. P. 789–798.

18. *DeCosa B., Moar W., Lee S.B.* Hyper-expression of the Bt Cry-2 Aa2 operon in chloroplast leads to formation of insecticidal crystals // *Nature Biotechnology*. 2001. Vol. 19. P. 71–74.
19. *Dufourmantel N., Tiscot G., Goutorbe F.* Generation of fertile transplastomic soybean // *Plant Molecular Biology*. 2004. Vol. 55. P. 479–489.
20. *Kumar S., Daniel H.* Transgenic containment by maternal inheritance: effective or elusive // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007. Vol. 1104. P. 6879–6880.
21. *Lelivelt C., McCabe M., Newell C.* Stable plastid transformation in lettuce (*Lactuca sativa* L.) // *Plant Molecular Biology*. 2005. Vol. 58. P. 763–774.
22. *Gasdaska J.R., Spencer D., Dickey L.F.* Advantages of therapeutic protein production in the aquatic plant *Lemna* // *Bioprocessing J.* 2003. Vol. 3. P. 50–56.
23. *Cox K.M., Sterling J.D., Regan J.T.* Glycan optimization of a human monoclonal antibody in the aquatic plant *Lemna minor* // *Nature Biotechnology*. 2006. Vol. 24. P. 1591–1597.
24. *Reinsing S., Lang D., Knight C.* The Physcomitrella Genome Evolutionary Insights into Land by Plants // *Science*. 2008. Vol. 319. P. 64–69.
25. *Schaefer D., Zryd J.P., Knight C.D., Cove D.J.* Stable transformation of the moss *Physcomitrella patens* // *Molecular and General Genetics*. 1991. Vol. 226. P. 418–424.
26. *Weise A., Altmann F.M., Rodriguez-Franco M.* High level expression of secreted complex glycosylated recombinant human erythropoietin in the Physcomitrella delta-fuc-t and delta-xyl-t mutant // *Plant Biotechnology J.* 2007. Vol. 5. P. 389–401.
27. *Fischer R., Twyman R.M., Schillberg S.* Production of antibodies in plants and their use for global health // *Vaccine*. 2003. Vol. 21. P. 821–825.
28. *Koprivova A., Stemmer C., Altmann F.* Targeted knockouts of Physcomitrella lacking plantspecific immunogenic N-glycans // *Plant Biotechnology J.* 2004. Vol. 2. P. 517–523.
29. *Franklin S.E., Mayfield S.P.* Prospects for molecular farming in the green algae *Chlamydomonas* // *Current Opinion in Plant Biology*. 2004. Vol. 7. P. 159–165.
30. *Merchant S.S., Prochnik S.E., Vallon O.* The Chlamydomonas genome reveals the evolution of key animal and plant functions // *Science*. 2007. Vol. 318, № 5848. P. 245–250.
31. *Leon-Banares R., Gonzalez-Ballester D., Galvan A., Fernandez E.* Transgenic algae as green cell-factories // *Trends Biotechnology*. 2004. Vol. 22. P. 45–52.
32. *Boynton J.E., Gilham N.W., Harris S.E.* Chloroplast transformation in *Chlamydomonas* with high velocity microprojectiles // *Science*. 1988. Vol. 240. P. 1534–1538.
33. *Franklin S.E., Mayfield S.P.* Expression of human antibodies in eukaryotic micro-algae // *Vaccine*. 2005. Vol. 23. P. 1928–1832.
34. *Hellwig S., Drossard J., Fisher R.* Plant cell culture for the production of recombinant proteins // *Nature Biotechnology*. 2004. Vol. 22. P. 1415–1422.
35. *Lienard D., Tran Ding O., van Oort M.* Suspension-culture BY-2 tobacco cells produce and mature immunologically active house dust mite allergens // *Plant Biotechnology J.* 2007. Vol. 5. P. 93–108.
36. *Tiwari S., Verma P.C., Singh P.K., Tuli R.* Plants as bioreactors for the production of vaccines and antigens // *Biotechnology Advances*. 2009. Vol. 27. P. 449–467.
37. *Apeler H., Peters J., Schroder W.* Expression, purification, biochemical and pharmacological characterization of a recombinant aprotinin variant // *Drug Res*. 2004. Vol. 54, № 8. P. 483–497.
38. *Mason H.S., Lam D.M., Arntzen C.J.* Expression of hepatitis B surface antigen in transgenic plants // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1992. Vol. 89. P. 11745–11749.
39. *Haq T.A., Mason H.S., Clements J.D., Arntzen C.J.* Oral immunization with a recombinant bacterial antigen produced in transgenic plants // *Science*. 1995. Vol. 268. P. 714–719.

40. Mason H.S., Haq T.A., Clements J.D., Arntzen C.J. Edible vaccine protects mice against *Echerichia coli* heat-labile enterotoxin (LT): potatoes expressing a synthetic LT-B-gene // *Vaccine*. 1998. Vol. 16. P. 1336–1343.
41. Arakawa T., Chong D.K.X., Langridge H.R. Efficacy of food plant-based oral cholera toxin B subunit vaccine // *Nature Biotechnology*. 1998. Vol. 16. P. 292–297.
42. Tacket C.O., Mason H.S., Losonsky G., Estes M.K., Arntzen C.J. Human immune responses to a novel Norwalk virus vaccine delivered in transgenic potatoes // *J. Infectious Diseases*. 2000. Vol. 182. P. 302–305.
43. Schelkunov S.N., Salyaev R.K., Pozdnyakov S.G. et al. Immunogenicity of a novel, bivalent, plantbased oral vaccine against hepatitis B and human immunodeficiency viruses // *Biotechnology Letters*. 2006. Vol. 28, № 13. P. 959–967.

Поступила в редакцию 29.05.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 41–51

doi: 10.17223/19988591/18/5

Elena V. Deineko

Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

TRANSGENIC PLANTS AS BIOREACTORS OF PHARMACEUTICALS RECOMBINANT PROTEINS

This review describes recent advances in the use of genetically modified plants for production of recombinant proteins for pharmaceutical use. Emphasis on the benefits of use the expression of genetically modified plants compared to other systems. In the specific examples discussed in forward-looking plant expression systems for production of recombinant proteins. The current state of the market of recombinant proteins using transgenic plants. The prospects of creating “edible” vaccines that are based on genetically modified plants.

Key words: *transgenic plants; bioproducents; recombinant proteins; “edible” vaccines.*

Received May 29, 2012

УДК 579:577.112.6

doi: 10.17223/19988591/18/6

Т.А. Калмантаев, Г.Т. Садикова, В.В. Перельгин, В.Д. Похиленко

Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии
(пос. Оболенск, Серпуховский р-н, Московская область, Россия)

БАКТЕРИОЦИНОПОДОБНОЕ ВЕЩЕСТВО *Bacillus circulans* И СПОСОБ ЕГО ПОЛУЧЕНИЯ

Исследования выполнены при финансовой поддержке ФЦП
«Национальная система химической и биологической безопасности РФ»
на 2009–2013 гг. (ГК № 122-Д и 55-Д).

Исследована зависимость выхода бактериоциноподобного антимикробного вещества, синтезируемого штаммом *Bacillus circulans* Ск2ч в процессе глубинного культивирования, от вида источника азота и углерода в питательной среде. Показано, что это вещество начинает накапливаться в культуральной жидкости после 18 ч роста при 30°C, достигая максимальных значений после 2 сут инкубации штамма, когда в клетках еще не заметны признаки спорообразования. Для его выделения из культуральной жидкости наиболее эффективным оказался метод двухфазного разделения с применением органического растворителя дихлорметана. Установлено, что за проявление антимикробной активности бактериоциноподобного вещества отвечает пептид с молекулярной массой 5–6 кДа.

Ключевые слова: микроорганизмы; бактериоцины и бактериоциноподобные вещества; антимикробная активность.

Введение

За последние 30 лет было выделено множество разнообразных антибиотикорезистентных микроорганизмов, на которых не действует большинство известных антибиотиков, поэтому поиск новых антибактериальных веществ с меньшей степенью привыкания к ним возбудителей болезней, чем у классических антибиотиков, является актуальной задачей. Достаточно обширным, но еще малоизученным источником получения такого рода средств имеют представители аэробных спороформирующих бацилл [1].

Микроорганизмы рода *Bacillus* способны синтезировать антибиотики и биосурфактанты [2, 3], бактериоцины и бактериоциноподобные субстанции [1]. Антимикробную активность бацилл чаще связывают с представителями кластера видов *circulans-polymyxa* [4, 5]. Длительное время считалось, что антимикробные свойства этой группы бацилл обусловлены в основном продукцией пептидных антибиотиков широкого спектра действия [5], которые способны подавлять не только различные грамположительные и грамотрицательные бактерии, но и патогенные грибы *Candida albicans* [6, 7]. Однако еще в 1998 г. Puiri et al. [8] из *Paenibacillus polymyxa* выделили новую неиз-

вестную ранее бактериоциноподобную субстанцию с молекулярной массой около 10 кДа, которая не была классическим антибиотиком полимиксином, но ингибировала рост как грамотрицательных, так и грамположительных микроорганизмов. Она имела пептидную природу, была термостабильна, нечувствительна к органическим растворителям, хелаторам, к кислым значениям pH, но разрушалась в щелочных условиях. В последующем факт синтеза *P. polytuxa* бактериоцинов класса I (лантибиотики по Kleienhammer) был подтвержден сотрудниками Университета штата Огайо [9]. Способность к продукции бактериоцинов была обнаружена и среди представителей *B. circulans* [10]. Так, при определенных условиях выращивания штамм *B. circulans* 1580 был способен синтезировать бактериоцин с молекулярной массой 3,9 кДа [10], но технология его извлечения не отработана. Показана способность выделенных из природы штаммов *B. circulans* к росту в растительных отварах с одновременным накоплением антимикробных веществ широкого спектра антимикробного действия [11]. Активности получаемых при этих условиях ферментатов были невысоки, поскольку ни среды, ни условия культивирования этих микроорганизмов специально не подбирались.

При выборе штамма-продуцента полезных веществ серьезное внимание уделяется его безвредности. Известно, что бактерии группы *B. circulans* безвредны для животных и растений [12]. Они обнаруживаются в пищеварительном тракте насекомых [13], кишечнике грызунов и насекомоядных животных [14], вместе с другими почвенными бациллами ускоряют процессы минерализации органического вещества [15], стимулируют микробную ризосферу [16]. На основе *B. circulans* выпускается биопрепарат калиплант, который ускоряет рост культурных растений [17], а также ферментный препарат для мацерации кормов животных [18].

Целью данной работы было исследование факторов, влияющих на продукцию штаммом *B. circulans* бактериоциноподобного вещества и выбор способа его выделения для последующего изучения.

Материалы и методики исследования

Объект исследования. В работе использован выделенный из настоя соломы штамм Ск2ч, который по совокупности морфокультуральных и биохимических (API 50 СНВ, BioMerieux) свойств был идентифицирован как *Bacillus circulans* П. Штамм хранится в Государственной коллекции патогенных микроорганизмов и клеточных культур «ГКПМ – Оболенск» (регистрационный № 6861).

Питательные среды и условия культивирования. Размножение клеток штамма осуществляли на питательном агаре (Nutrient Agar M001, HiMedia, India; Starch agar, Ref.1-283, Scharlau, EU; ГРМ агар, ФБУН ГНЦ ПМБ, п. Оболенск, Россия) при 30°C в течение 2 сут. Первичное пассирование клеток штамма осуществляли в аналогичных условиях.

В опытах по глубинному культивированию одиночные типовые колонии штамма переносили в пробирку со стерильным изотоническим раствором хлористого натрия (физраствор) и суспендировали с использованием встряхивателя BioVortex V1 («Biosan», СС), ориентируясь на получение 1 млрд взвеси клеток/1 мл по стандарту мутности Л.И. Тарасевича. Микробной взвесью (1%, объем/объем) засеивали качалочные колбы (объем 750 мл) со 100 мл питательных сред. За основу питательных сред была взята пропись в составе (г/л): дрожжевой экстракт – 5,0; калия фосфат двухзамещенный трехводный – 3,0; натрия хлорид – 1,0; калия хлорид – 1,0 и магния сульфат – 0,005 (рН 7,3–7,5).

На первом этапе исследований к основе среды отдельно (по 0,5%) добавляли различные источники азота: виннокислый аммоний, сульфат аммония, хлористый и щавелевокислый аммоний, солянокислый гидролизат казеина, панкреатический гидролизат рыбной муки (ППРМ), глутамат натрия и др. Во всех вариантах этих сред в качестве источника углерода использовали глюкозу ($0,6 \pm 0,1\%$; вес/объем). Контролем был коммерческий ГРМ-бульон (ФБУН ГНЦ ПМБ, п. Оболенск, Россия).

На втором этапе исследований в качестве питательной основы использовали пропись, выбранную по результатам первого этапа, с дополнительным введением вместо глюкозы других источников углерода – моно-, ди-, три-, олиго- и полисахаридов.

Инкубация всех вариантов посевов проводилась при 29–30°C в колбах на 750 мл со 100 мл среды в термостатируемой качалке («New Brunswick Scientific», USA) при 130 об./мин в течение 24–96 ч. В процессе инкубации отбирали пробы культуральной жидкости (КЖ), в которых определяли количество живых клеток (чашечный метод), начало образования спор (микроскопический метод) и синтеза бактерицидных веществ.

Метод оценки антимикробной активности. При определении бактерицидной активности пробы КЖ осаждали в микрофуге MiniSpain («Eppendorf AG 22232», Germany), освобождали от клеток и по 10 мкл наносили на свежезасеянные газоны тест-штаммов. С целью более точной оценки бактерицидной активности этих проб проводили их концентрирование методом выпаривания в анализаторе влажности MF-50 («Moisture Analyzer», Japan). Антагонистическая активность выражалась в арбитражных единицах (АЕ), отнесенных к 1 мл или 1 мг пробы: одна АЕ соответствовала максимальному разведению, при котором была заметна зона ингибирования тест-штамма.

Методы получения антимикробного вещества. Выделение грубых экстрактов бактериоциноподобного вещества (БПВ) с антимикробной активностью проводили из бесклеточного супернатанта и клеточной массы (КМ), которые получали центрифугированием КЖ при 8000 об./мин в течение 30 мин («Beckmann J2.2», Germany). При отработке способа выделения БПВ из супернатантов применяли методы солевой преципитации (сульфат аммония), сорбции на твердых носителях (силикагель, уголь, окись алюминия,

аэросил) с последующим элюированием с них, а также жидкостного разделения при помощи растворителей (дихлорметан, хлороформ, толуол) и концентрированием целевого вещества на границе раздела в интерфазную пленку (ИП). Осадки КМ вначале ресуспендировали добавлением в 400-миллиметровый центрифужный стакан по 1 мл физраствора, далее суспензию разводили 5 частями 80%-ного этанола (объем/объем) и после 30 мин перемешивания разделяли центрифугированием (4 000 об./мин, 10 мин).

Для удаления растворителей полученные образцы межфазных пленок и спиртовые элюаты досуха упаривали при нагревании до 105°C. Получаемые осадки с учетом их массы регидратировали в дистиллированной воде и сравнивали между собой по титру антимикробной активности. При этом исходные и серийно разведенные растворы БПВ наносили (по 10 мкл) на поверхность свежезасеянных газонов индикаторных грамтрицательных и грамположительных бактерий (в основном штаммы *Escherichia coli* и *Listeria monocytogenes* соответственно).

Оценка молекулярной массы бактерицидного вещества проводилась с помощью метода электрофореза с додецилсульфатом натрия (ДСН/SDS) в полиакриламидном геле (ПААГ/РААГ) в камере фирмы «Hofer» (США) по Шаггеру [19]. В качестве маркеров использовали фармакопейный инсулин («ОАО Национальные биотехнологии», п. Оболенск, Россия) и лизоцим гидрохлорид («Reanal», Hungary). В лунки подготовленного геля вносили исследуемые образцы и указанные маркеры (по 4 мкл). Концентрация разделяющего геля составляла 16,5%, концентрирующего – 10%. Форез вели в катодном (100 мМ Трис-НСl, 100мМ, 0,1% SDS, рН 8,25) и анодном (200 мМ Трис-НСl, рН 8,9) буферах в камере для вертикального электрофореза указанной фирмы при $U = 125 \text{ V}$ и $I = 25 \text{ mA}$ в течение 4 ч. Последующую фиксацию пептидов проводили в 5%-ном растворе глутарового альдегида в течение 30 мин с промывкой в дистиллированной воде. Окраску геля проводили в растворе, содержащем 25% этанола, 10% уксусной кислоты, 0,001% Кумасси G250 и воды (до 500 мл), в течение 30 мин. Гель далее отмывали в 10%-ном растворе уксусной кислоты при температуре 80°C в течение 2 ч и еще 30 мин – дистиллированной водой.

Хроматография. Для разделения БПВ по методу тонкослойной хроматографии (ТСХ) использовались полоски (30 × 150 мм) алюминиевой фольги, покрытой силикагелем марки Silufol («Kavalier», Czechoslovakia) [16], на линию старта которых наносились пробы (по 4 мкл). Хроматографию проводили в системе растворителей: бутанол – уксусная кислота – вода (4 : 1 : 2,5) при комнатной температуре. Пластины высушивали, просматривали в ультрафиолете и, при необходимости, прокрашивали аэрозольным нанесением раствора нингидрина.

Биотестирование активной фракции. Биотестирование электрофоретически и хроматографически разделенных образцов БПВ осуществляли заливкой пластины ПААГ расплавленной агаровой взвесью или же накладкой

разрезанных на кусочки (1,5 × 0,5 см) хроматографических полосок на свежие газоны индикаторных культур в чашках Петри. После 6–18 ч инкубации посевов фиксировали наличие и места расположения зон ингибирования роста тест-штаммов.

Результаты исследования и обсуждение

Было установлено, что при глубинном культивировании штамма *B. circulans* Ск2ч в питательных средах, различающихся по составу азотсодержащих соединений, уровень накопления БПВ был различен. Так, из данных табл. 1 видно, что если в качестве источника азота в составе среды использовались гидролизаты белков животного происхождения (казеин и рыбная мука), то БПВ не обнаруживалось, несмотря на весьма высокие показатели концентрации живых клеток ($3-8 \times 10^8$ КОЕ/мл) в КЖ.

Такая же картина наблюдалась и при культивировании в бульоне с цитратом аммония, но уже в присутствии щавелевокислого и хлористого аммония антимикробная активность становилась заметной. Лучшие результаты по активности супернатантов давали среды, содержащие тиомочевину, мочевины, глутамат натрия, тартрат и сульфат аммония. На клетках одновременно сорбировалось вещество с более значительным эффектом на грамположительные бактерии, и этому в большей мере способствовало культивирование штамма в присутствии мочевины и глутамата (табл. 1). Дальнейшие исследования проводили в среде с тартратом, в присутствии которого результаты оказывались более стабильными. Простые моно- и дисахариды по способности влиять на синтез бактерицидного вещества были практически равнозначны (табл. 2). Из числа спиртов глицерин превосходил 1-, 2-пропандиол и немного уступал сахаридам. Частично гидролизованный полисахарид декстрин по спектру и величине активности оказался лучше декстрана, крахмала, целлюлозы и ее производных. Несмотря на то что в присутствии салицина и пектина наблюдался хороший рост клеток, это не способствовало накоплению бактерицидного вещества. Напротив, альгинат, лигнин и поливинилпирролидон на фоне весьма умеренного роста культуры стимулировали синтез антимикробииента. Среда с фиколлом и хитозаном не дали положительных результатов.

При глубинном культивировании в среде с виннокислым аммонием и глюкозой первые признаки спорообразования с агрегацией клеток отмечаются после 48 ч роста, а к 72 ч уже видны зрелые споры в спорангиях и остатки клеток (рис. 1). Достаточно сходная картина наблюдается и в опыте по культивированию штамма с другими вариантами питательных сред, которые содержали сульфат аммония и глутамат натрия. В этих условиях бактерицидное вещество на заметном уровне (100 АЕ/мл) появляется лишь после 18 ч роста, продолжая накапливаться в КЖ вплоть до 3 сут инкубации.

Таблица 1

Антимикробные активности бесклеточных ферментатов и образцов бактериоциноподобного вещества из супернатантов и поверхности клеток в зависимости от источника азота в среде роста *B. circulans* Ск2ч *Listeria monocytogenes*

Источник азота в среде роста	Ферментаты (АЕ/мл)		БПВ из супернатанта (АЕ/мл)		БПВ из КМ (АЕ/мл)	
	<i>E. coli</i>	<i>L. monocytogenes</i>	<i>E. coli</i>	<i>L. monocytogenes</i>	<i>E. coli</i>	<i>L. monocytogenes</i>
Аммония оксалат	Следы	НО	50–100	НО	50	НО
Аммония сульфат	100–200	10–20	1 600–3 200	100–200	800–1 600	3 200–6 400
Аммония тартрат	100–200	100	1 600–3 200	100–400	1 600–3 200	1 600–6 400
Аммония хлорид	50	НО	200–400	50	100	200
Аммония цитрат	НО	НО	НО	НО	НО	НО
Казеина гидролизат	НО	НО	НО	НО	НО	НО
Мочевина	100	10	800–1 600	400–800	1 600	6 400
Натрия глутамат	100–200	10	400–1 600	400–800	1 600	6 400
Пептон мясной	НО	НО	НО	НО	НО	НО
Рыбной муки гидролизат	НО	НО	НО	НО	НО	НО
Тиомочевина	50–100	НО	800	200–400	800–1 600	3 200
ГРМ-бульон (контроль)	НО	НО	НО	НО	НО	НО

Примечание. НО – активность не обнаруживается.

Таблица 2

Сравнение антимикробной активности супернатантов в зависимости от типа источника углерода в среде культивирования *B. circulans* Ск2ч

Источник углерода	Активность (АЕ/мл) к		Источник углерода	Активность (АЕ/мл) к	
	<i>E. coli</i>	<i>L. monocytogenes</i>		<i>E. coli</i>	<i>L. monocytogenes</i>
Глюкоза	100–200	50–100	Альгинат*	100–200	10
Манноза	100–200	50–100	Декстрин	100–200	100–200
Фруктоза	100–200	50–100	Декстран	100	10
Лактоза	100–200	50–100	Крахмал	100	10
Мальтоза	100–200	10–50	Целлюлоза МКЦ**	200–400	10–50
Сахароза	100–200	50–100	Целлюлоза ТСХ***	100–200	10–50
Салицин	НО	НО	Целлюлоза, гидроксизтил. эфир	100–200	10
Пропандиол	100	НО	Целлюлоза, метиловый эфир	200–400	10–100
Глицерин	100–200	10	ПВП-10****	100	10
Фиколл Sigma	100	НО	Лигнин*****	50–100	10
Пектин Himedia	50–100	НО	Хитозан щелочной	НО	НО

* Альгиновая кислота (Serva), нейтрализованная 10%-ным NaOH до значения pH 7,2;

** микрокристаллическая, фармакопейная; *** для тонкослойной хроматографии;

**** поливинилпирролидон м.м. 10 000 (Sigma); ***** в составе препарата «Полифепана» на основе лигнина – сорбента медицинского и ветеринарного назначения.

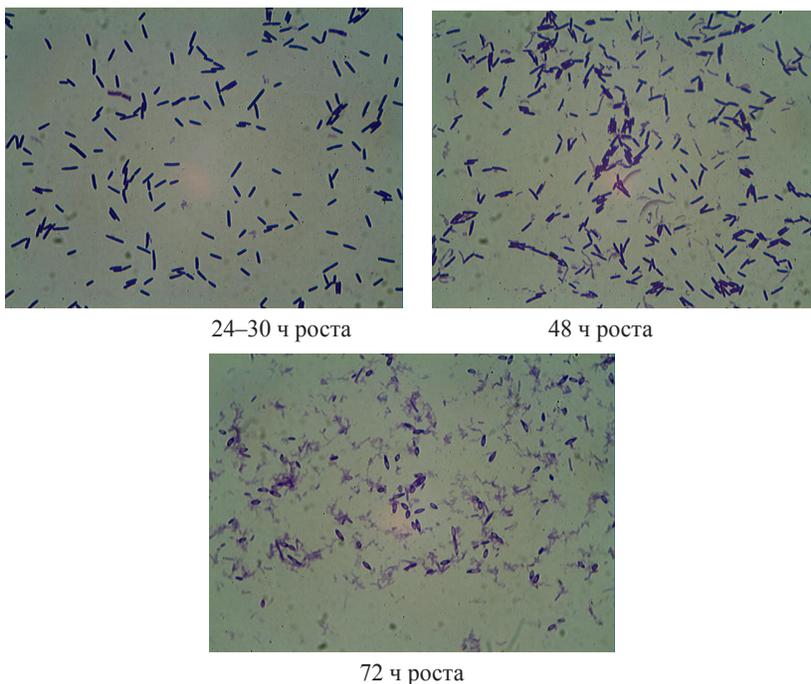


Рис. 1. Микроскопическая картина проб КЖ в процессе глубинного культивирования *B. circulans* Ск2ч в среде на основе тартрата аммония и глюкозы. Мазки окрашены по Граму, просмотрены при увеличении $\times 1250$ в микроскопе модели Eclipse E200 («Nikon», China) под иммерсией и оцифрованы с помощью приставки Mini See 1,0 («Media Info V.0.7.36 Beta», СС

Результаты дальнейших исследований по выделению и количественной оценке бактерицидного вещества в некоторых вариантах питательных сред приведены в табл. 3. Как следует из представленных данных, все использованные нами полисахариды, кроме лигнина, способствовали продукции БПВ и даже, на первый взгляд, в большей степени, чем в контрольной среде с глюкозой. Анализ результатов этих опытов наводит на мысль о возможной солибилизирующей роли целлюлоз и альгината, так как их использование приводило к более высокому выходу бактерицидного вещества из супернатанта по сравнению с контролем. Об этом свидетельствует и характер распределения активности БПВ между клеточной массой КЖ и интерфазной пленкой, получаемой из бесклеточного супернатанта (табл. 4). Так, если в среде с глюкозой доля сорбированного на клетках бактерицидного вещества составляла 29%, то в средах с добавлением целлюлоз и альгиновой кислоты – от 1,5 до 13,5%. Полученные данные интересны тем, что демонстрируют пути увеличения выхода целевого продукта в жидкую фазу с использованием доступных материалов.

Как показали результаты электрофореза (рис. 2) и тонкослойной хроматографии образцов, расположение полос пептидов с активностью против тест-

штамма *E. coli* в контроле (рост на глюкозе) и в опыте при выращивании на различных типах целлюлозы практически одинаковое, что свидетельствует об их молекулярной идентичности. По данным биотестирования в опытах по ТСХ показатель Rf для всех образцов супернатанта был равен 0,7. Пептидные полосы БПВ из образцов супернатантов соответствовали молекулярной массе около 5,0–5,7 кДа (рис. 2). В то же время у контрольного образца, выделенного из клеточной поверхности продуцента, молекулярный вес активной фракции был несколько выше – около 6,0 кДа (образец 2, рис. 2).

Таблица 3

Количественные показатели выхода бактериоциноподобного вещества *B. circulans* Ск2ч, выделенного методом двухфазного разделения после культивирования продуцента с полисахаридами

Источник углерода в питательной среде	Показатели бактериоцинсодержащей интерфазной пленки						
	Масса, мг	АА* (АЕ/мг), к		Суммарная АА (АЕ/мг), к		Сравнение с контролем	
		<i>E. coli</i>	<i>L. monocytogenes</i>	<i>E. coli</i>	<i>L. monocytogenes</i>	<i>E. coli</i>	<i>L. monocytogenes</i>
Альгиновая кислота	30	426	27	12 780	810	>3,2	>3,75
Глюкоза (контроль)	54	74	4	3 996	216	1,0	1,0
Лигнин	8	80	10	640	80	<6,24	<2,7
Метилцеллюлоза	140	69	2	9 660	280	>2,4	>1,3
Целлюлоза для ТСХ	16	320	40	5 120	640	>1,28	>2,96
Целлюлоза микрокристаллическая	26	492	31	12 792	806	>3,2	>3,73

* Антимикробная активность.

Таблица 4

Распределение антимикробной активности бактериоциноподобного вещества *B. circulans* Ск2ч между жидкой фазой и клетками в зависимости от углеводного состава ферментата

Источник углерода в среде роста	АА против <i>E. coli</i> (АЕ/мг) образцов БПВ из			Сорбировано на поверхности клеток, %
	ИП	КМ	ИП + КМ	
Альгиновая кислота	12 780	799	13 579	5,8
Метилцеллюлоза	9 660	789	10 449	7,5
Микрокристаллическая целлюлоза	12 792	200	12 992	1,5
Целлюлоза для ТСХ	5 120	800	5 920	13,5
Глюкоза (контроль)	3 996	1 632	5 628	29,0

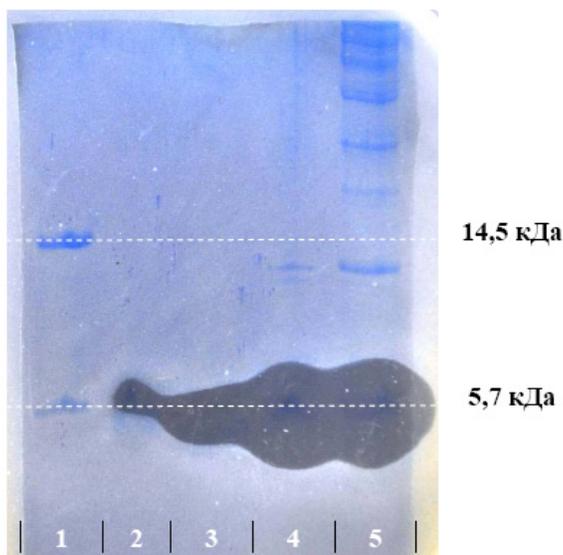


Рис. 2. Тестирование образцов бактерицидного вещества по данным ДСН-ПААГ электрофореза и определения величины молекулярного веса антимикробной фракции, действующего на штаммы *E. coli*: 1 – маркеры (5,7 и 14,5 кДа); 2 – контрольный образец (среда с глюкозой), выделенный из клеточной массы; 3 – то же из супернатанта; 4 – опытный образец из супернатанта, полученный при культивировании в присутствии метилцеллюлозы, 5 – то же с микрокристаллической целлюлозой

Сопоставление результатов ТСХ бактерицидных веществ, полученных из клеточной массы и супернатанта, также указывает на их отличие. На полосках силикагеля после окраски нингидрином выявлялись пятна с R_f 0,5 для образца из клеточной массы и R_f 0,7 – из супернатанта. В результате биотестирования разрезанных полосок силикагеля (фрагменты по 0,5 см) после ТСХ было установлено, что образцы из клеточной массы оказывались активными против *L. monocytogenes*, а образцы из супернатанта – преимущественно против *E. coli*. Эти данные дают основание предполагать о синтезе *B. circulans* Ск2ч двух пептидных компонентов с несколько различной антимикробной активностью.

В результате сравнительных испытаний по выбору способа выделения бактерициноподобного вещества из бесклеточных супернатантов *B. circulans* установлено, что более предпочтительным оказался метод преципитации целевой фракции с помощью неполярных растворителей (табл. 5). Теоретической предпосылкой целесообразности выбора указанного способа явилось то, что бактериоцины по своей природе имеют аффинность к гидрофобным растворителям, что предполагает возможность их сбора на границе раздела фаз (вода/растворитель). Дихлорметан обладает низкой температурой кипения (40°C), меньшим уровнем токсичности по сравнению с хлоро-

формом, толуолом, легко удаляется из растворов и, благодаря этому, имеется возможность для многократного его использования. Кроме того, обработка супернатанта ДХМ позволяет выделить до 94,6% целевой субстанции с одновременным снижением в ней (на 86% по массе) количества балластных веществ (табл. 6).

Таблица 5

Выходы образцов бактериоциноподобного вещества в зависимости от способа обработки супернатанта

Способ и средство выделения		Выход, АЕ*/100 мл	Потери, АЕ/100 мл
Высаливание	Сульфат аммония	48 000 ± 17 000	Около 52 000
Сорбция на твердых носителях	Уголь активированный	54 000 ± 8 000	Около 46 000
	Силикагель 100/250	72 000 ± 12 000	Около 28 000
	Оксид алюминия	16 000 ± 4 000	Около 84 000
	Аэросил А-300	43 000 ± 9 000	Около 57 000
Разделение в двухфазной системе	Хлороформ	93 000 ± 15 000	Около 7 000
	Дихлорметан	95 000 ± 11 000	Около 5 000
	Толуол	75 000 ± 6 000	Около 3 600

* АЕ – арбитражная единица активности в отношении *E. coli*.

Таблица 6

Количественные показатели фракционирования супернатанта *B. circulans* Ск2ч с использованием дихлорметана

Образцы	Содержание сухих веществ		Активность против <i>E. coli</i> , АЕ		
	мг	%	АЕ/мг	Суммарная	% АЕ
Супернатант	850	100,0	30,0	3348	100,0
Верхняя фаза	740	86,2	0,2	148	4,4
Промежуточная фаза	108	12,7	29,6	3200	94,6
Нижняя фаза	10	1,0	1,0	10	1,0

Таким образом, способность штамма *B. circulans* Ск2ч производить бактерицидное вещество на простых по составу средах при обычных условиях аэробного роста с возможностью его извлечения малозатратными методами делает этот штамм технологически перспективным в качестве продуцента нового антибактериального средства. В результате выполненных исследований были определены условия для получения и более глубокого изучения его свойств и химической структуры.

Полученные нами данные о влиянии некоторых полисахаридов (декстрин, крахмал) на выход бактерицидного вещества согласуются с первыми работами, проводимыми с бактериями *B. circulans* [20]. Сведений об эффективности целлюлоз в отношении синтеза антимикробных пептидов в доступной литературе не обнаружено. Имеются публикации о способности бацилл этой группы вырабатывать ферменты, расщепляющие сложные полисахариды [21] и даже гербициды [22] вне связи с продукцией антимикробных веществ. В целом же вопрос о питательных потребностях штам-

мов-продуцентов для микробного синтеза бактериоцинов/бактериоцино-подобных веществ, остается по-прежнему неясным. По мнению некоторых исследователей [1, 9, 10], для активной продукции этих веществ есть смысл использовать бедные по азоту среды, так как в этом случае создаются лучшие условия для их наработки, что дает возможность бактериям конкурировать с другими в общей экологической нише. Эта точку зрения подтверждают и наши данные (табл. 1). По всей видимости, такая закономерность может касаться и других веществ подобного рода [23].

Известна связь биосинтеза пептидных антибиотиков типа полимиксина и бутирозина со спорообразованием продуцентов [24]. По этой причине продуценты этих антибиотиков обычно культивируют в течение 3–5 сут. По нашим данным, бактерицидное вещество штамма *B. circulans* Ск2ч накапливается в КЖ еще до появления спор. Результаты белкового электрофореза свидетельствуют о том, что величина молекулярной массы антимикробной субстанции Ск2ч составляет 5–6 кДа (рис. 2), тогда как у антибиотиков из группы полимиксинов – около 1 кДа [8, 9, 25, 26]. В то же время полученное бактерицидное вещество по величине молекулярной массы более соответствует бактериоцинам класса II лактобактерий [27, 28], но отличается от них более широким спектром антимикробного действия.

Выбранный нами способ извлечения бактериоцидного вещества из супернатанта при помощи неполярного растворителя дихлорметана отличается простотой и эффективностью. Интерфазная пленка, собираемая на границе раздела фаз, содержит более 90% целевого продукта (см. табл. 5, 6). Ранее описанный способ выделения бактериоцинов был основан на использовании хлороформа [29], который обладает сильным наркотическим действием.

Заключение

Таким образом, установлено, что для глубинного культивирования штамма *B. circulans* Ск2ч и накопления бактериоциноподобного вещества могут быть использованы простые среды, включающие минеральные источники азота, дрожжевой экстракт, соли, а в качестве источника углерода – олиго- или полисахариды. При выделении бактериоциноподобного вещества из культуральной жидкости целесообразно использовать метод двухфазного разделения с применением наиболее безопасного дихлорметана. Бактериоциноподобное вещество Ск2ч, обладающее широким спектром антимикробного действия, имеет по данным ДСН ПААГ-электрофореза молекулярную массу около 6 кДа, что отличает его от известных антибиотиков.

Литература

1. Abriouel H., Franz C.M., Omar N.B., Galvez A. Diversity and applications of *Bacillus* bacteriocins // FEMS Microbiology Reviews. 2011. Vol. 35. P. 201–232.

2. Babasaki K., Takao T., Shimonishi Y., Kurahashi K. Subtilisin A, a new antibiotic peptide produced by *Bacillus subtilis* 168: isolation, structural analysis, and biogenesis // J. Biochemistry. 1985. Vol. 98. P. 585–603.
3. Das P., Mukherjee S., Sen R. Antimicrobial potential of a lipopeptide biosurfactant derived from a marine *Bacillus circulans* // J. Applied Microbiology. 2008. Vol. 104, № 6. P. 1675–1684.
4. Gharai-Fathabad E. Biosurfactants in pharmaceutical industry: a mini-review // American Journal of Drug Discovery and Development. 2011. Vol. 1 (1). P. 58–69.
5. Perez C., Suarez C., Castro G.R. Antimicrobial activity determined in strains of *Bacillus circulans* clusters // Folia Microbiologica. 1993. Vol. 38 (1). P. 25–28.
6. Pat. 3856939 USA. Antibiotic-49 / Murao S., Meyers E., Parker W. L. // Filed 07/04.72. Issued 24/12.74. United States Patent Office.
7. Pat. 4341768 USA. A novel peptide antibiotic complex designated herein as Bu-2470 is produced by fermentation of *Bacillus circulans* strain G493-B6 / Masataka K., Takeo M., Hiroshi T., Hiroshi K. // Filed 03.04.81; Issued 27.07.82. United States Patent Office.
8. Piuri M., Sanchez-Rivas C., Ruzal S.M. A novel antimicrobial activity of a *Paenibacillus polymyxa* strain isolated from regional fermented sausages // Letters in Applied Microbiology. 1998. Vol. 27. P. 9–13.
9. He Z., Kisla D., Zhang L. et al. Isolation and identification of a *Paenibacillus polymyxa* strain that coproduces a novel lantibiotic and polymyxin // Applied and Environmental Microbiology. 2007. Vol. 73, № 1. P. 168–178.
10. Svetoch E.A., Stern N.J., Eruslanov B.V. et al. Isolation of *Bacillus circulans* and *Paenibacillus polymyxa* strains inhibitory to *Campylobacter jejuni* and characterization of associated bacteriocins // J. Food Protection. 2005. Vol. 68. P. 11–17.
11. Похиленко В.Д., Перельгин В.В., Калмантаев Т.А. и др. Культуральные особенности бацилл группы *circulans-subtilis-polymyxa* как продуцентов бактерицидных веществ широкого спектра действия // В мире научных открытий. 2010. № 5 (11). Ч. 1. С. 64–72.
12. Todar K. Online Textbook of Bacteriology. URL: <http://www.textbookofbacteriology.net/Bacillus.html> © 2009 Kenneth Todar, PhD.
13. Петерсон А.М., Глинская Е.В., Пермьякова Н.Ф. Микробоценоз яблонной тли // Известия Саратовского университета. Сер. Химия. Биология. Экология. 2008. Т. 8, № 2. С. 79–83.
14. Świącicka I. Protein profile and biochemical properties of *Bacillus circulans* isolated from intestines of small free-living animals // Folia Microbiologica. 2001. Vol. 46. P. 165–171.
15. Kumar M., Philip L. Enrichment and isolation of a mixed bacterial culture for complete mineralization of endosulfan // J. Environmental Science and Health. 2006. Vol. 41. P. 81–96.
16. *Bacillus cereus* and *B. circulans* – novel inoculants for crops / Scientific Correspondence Current Science. 2006. Vol. 90, № 5. P. 642.
17. Михайловская Н.А., Касьянчик С.А., Миканова О. Влияние бактериального удобрения калиплант на использование калия зерновыми культурами и горохом на дерново-подзолистой супесчаной почве // Известия Национальной АН Белоруссии. 2009. № 3. С. 42–48.
18. Патент РФ № 2252959. Способ получения бактериального ферментного препарата пектин-лиазы / Иваненко А.А., Сафонов В.С., Змеева Н.Н., Чурбанов В.Г., Саитова Н.А. // Опубликовано: 27.05.2005. Бюл. № 15. 7 с.
19. Shagger H. Tricine dodecyl sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis for the separation of proteins in the range from 1 to 100 kDa // Folia Microbiologica. 1987. № 166. P. 368–379.
20. Murray F.J., Tetrault P.S., Kaufmann O.W., Koffler H. Circulin, an antibiotic from an organism resembling *Bacillus circulans* // J. Bacteriology. 1949. Vol. 57. P. 305–312.
21. Watanabe T., Oyanagy W., Suzuki K., Tanaka H. Chitinase system of *Bacillus circulans* WL-12 and importance of chitinase A1 in chitin degradation // J. Bacteriology. 1990. Vol. 172. P. 4017–4022.

22. Megadi V.B, Tallur P.N., Hoskeri R.S. et al. Biodegradation of pendimethalin by *Bacillus circulans* // Indian J. Biotechnology. 2010. Vol. 9. P. 173–177.
23. Czaczuk K., Bialaz W., Myszka K. Cell surface hydrophobicity of *Bacillus* spp. as a function of nutrient supply and lipopeptides biosynthesis and its role in adhesion // Polish J. Microbiology. 2008. Vol. 57, № 4. P. 313–319.
24. Nam D.H., Ryu D.D. Relationship between butirosin biosynthesis and sporulation in *Bacillus circulans* // Antimicrobial Agents and Chemotherapy. 1985. Vol. 27, № 5. P. 798–801.
25. Kurusu K., Ohba K., Arai T., Fukushima K. New peptide antibiotics LI-FO3, FO4, FO5, FO7, and FO8, produced by *Bacillus polymyxa* I. Isolation and characterization // J. Antibiotics. 1987. Vol. 40. P. 1506–1514.
26. Raza W., Yang W., Shen Q-R. Paenibacillus polymyxa: Antibiotics, hydrolytic enzymes and hazard assessment // J. Plant Pathology. 2008. Vol. 90, № 3. P. 419–430.
27. Klaenhammer T.R. Genetics of bacteriocins produced by lactic acid bacteria // FEMS Microbiology Reviews. 1993. Vol. 12. P. 39–86.
28. Похиленко В.Д., Перельгин В.В. Бактериоцины: их биологическая роль и тенденции применения // Электронный научный журнал «ИССЛЕДОВАНО В РОССИИ». URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2011/016.pdf>. С. 164–198.
29. Burianek L.L., Yousef A.E. Solvent extraction of bacteriocins from liquid cultures // Letters in Applied Microbiology. 2000. Vol. 31. P. 193–197.

Поступила в редакцию 03.03.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 52–65

doi: 10.17223/19988591/18/6

**Timur A. Kalmantaev, Gulnur T. Sadikova,
Vladimir V. Perelygin, Viktor D. Pokhilenko**

*State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology,
Obolensk, Moscow region, Russia*

BACTERIOCIN-LIKE SUBSTANCE *Bacillus circulans* AND WAY OF ITS PRODUCTION

The development of antibiotic resistance is a key problem for a health care service. An approach to solve it relies on limited and reasonable application of antibiotics as well as on utilization of some other substances with more efficient mechanisms of antimicrobial action. Low-molecular-weight peptides called bacteriocins kill cells by making pores in cell walls irrespective of their antibiotic resistance. In this context, of particular interest are some representatives of the genus of Bacillus, especially of species circulans-polymyxa, producing bacteriocins and wide-spectrum activity bacteriocin-like substances. However, production of the substances in sufficient amounts for practical application is still doubtful.

Objectives of the research were to study factors that might influence production of the bacteriocin-like substance Ck2th by newly isolated strain B. circulans, and to select an appropriate procedure for isolation of the substance from fermentats to assess then its properties.

The strain was proliferated and subcultured on nutrient agar at 30°C for two days. An appropriate composition of nutrient broth for submerged cultivation of the strain was selected using 750 ml flasks containing 100 ml of nutrient media. Bactericidal

activity of the substance was determined by placing samples of desired volumes in Petri dishes containing freshly seeded lawns of test strains of Gram-positive and Gram-negative microorganisms. The activity was expressed in arbitrary units (AU) measured for 1ml or 1mg of the sample depending on the level of dilution. Such methods as salt precipitation (ammonium sulfate), solid carrier sorption (silica gel, carbon, aluminum oxide, aerosil) and organic solvent two-phase separation (dichloromethane, chloroform, toluene) were tested for isolation of active substances from fermentats. Molecular identification of the bacteriocin-like substance was performed by SDS PAGE followed by 5% glutaraldehyde fixation and coomassie staining. Before biological testing the gel was washed, placed in a Petri dish and overlaid with melted agar containing test cells. After incubation zones of inhibition of the growth of the test strain were fixed against markers.

The dependence between the yield of *B. circulans* Ck2th and a type of nitrogen and carbon source in the medium and time of submerged cultivation was determined. The method of two-phase separation in the presence of dichloromethane was found to be the most effective one to isolate the product from the culture fluid. A 5–6kDa peptide was shown to be responsible for antimicrobial action of the bacteriocin-like substance, making it quite different from all known antibiotics.

Key words: microorganisms; bacteriocins and bacteriocin-like substances; antimicrobial activity.

Received March 3, 2012

УДК 577.114:663.12
doi: 10.17223/19988591/18/7

Е.А. Скиба, С.Е. Орлов, В.В. Будаева

Институт проблем химико-энергетических технологий СО РАН (г. Бийск, Россия)

ОПТИМИЗАЦИЯ СОСТАВА СИНТЕТИЧЕСКОЙ ГЛЮКОЗО-АММОНИЙНОЙ СРЕДЫ ПО ВЫХОДУ ЭТАНОЛА ДЛЯ ШТАММА *Saccharomyces cerevisiae* Y-1693

*Показана зависимость накопления продукта метаболизма – этанола – штаммом *Saccharomyces cerevisiae* Y-1693 от состава синтетической глюкозо-аммонийной среды. В опытах варьировались три параметра: концентрация глюкозы, концентрация монозамещённого фосфата калия и концентрация сульфата аммония. Для выявления взаимовлияния этих параметров построено уравнение регрессии. Методом наименьших квадратов рассчитаны коэффициенты уравнения регрессии. Адекватность построенного уравнения проверена на практике постановкой трех дополнительных опытов и расчетом критерия Фишера. Установлено, что уравнение регрессии адекватно описывает эксперимент с достоверностью 95%. По составленному уравнению рассчитаны рекомендуемые концентрации монозамещённого фосфата калия и сульфата аммония, которые необходимо вносить в среду с известной концентрацией глюкозы. Результаты, полученные на модельных глюкозо-аммонийных средах, будут использованы для оптимизации состава питательных сред на основе гидролизатов нетрадиционного недревесного растительного сырья.*

Ключевые слова: *Saccharomyces cerevisiae*; питательная среда; оптимизация; уравнение регрессии; адекватность уравнения.

Введение

Алтайский край представляет собой уникальную природно-климатическую зону Западной Сибири. Большие объемы отходов сельского хозяйства и наличие земельных угодий, позволяющих выращивать возобновляемое целлюлозосодержащее сырье в значительных количествах, создают предпосылки для разработки и использования технологий интенсивной переработки дешевого целлюлозосодержащего сырья. Одним из направлений переработки таких видов растительного сырья является производство биоэтанола, получившее особое развитие за рубежом [1, 2]. Так, например, в США к 2012 г. запланировано снизить стоимость биоэтанола из лигноцеллюлозного сырья с 0,59 (цена 2006 г.) до 0,28 долларов за литр. В прошлом веке в СССР была создана и успешно развивалась гидролизно-дрожжевая промышленность, преимущественно перерабатывались химические гидролизаты древесного лигноцеллюлозного сырья. В настоящее время в России в рамках программ по рациональному природопользованию и созданию альтернативных источников энергии активно проводятся исследования по получению биоэтанола сбраживанием ферментативных гидролизатов, полученных из отходов сельскохозяйственной переработки и

биомассы быстро возобновляемого растительного сырья, так называемых энергетических растений. Полученные по данному научному направлению в Институте проблем химико-энергетических технологий СО РАН (г. Бийск) предварительные результаты исследований позволили объединить солому, плодовые оболочки злаков и российский мискантус в одну большую группу целлюлозо-содержащего сырья для биотехнологической переработки в биоспирты [3–6].

Известно, что гидролизаты являются средами, плохо пригодными для жизнедеятельности дрожжей, поскольку в них недостаточное содержание азотных и фосфорных соединений, отсутствуют витамины и стимуляторы роста. Эти вещества должны вноситься в состав сред дополнительно в оптимальном количестве.

Для каждого источника сырья и способа получения гидролизата должны быть определены некоторые нормативы внесения питательных солей. Кроме того, разные штаммы имеют разные потребности в питательных веществах и обладают различной толерантностью к вредным примесям гидролизатов (фурфуролу, оксиметилфурфуролу, формальдегиду, лигногуминовым веществам) [2, 7, 8]. Для обеспечения нормальной работы штамма биотехнологической характеристики гидролизата должны быть стабилизированы.

В связи с этим первостепенными задачами являются изучение питательных потребностей выбранного штамма сахаромикетов и оптимизация состава синтетической глюкозо-аммонийной среды по выходу этанола.

Материалы и методики исследования

В работе использован штамм *Saccharomyces cerevisiae* Y-1693, полученный из Всероссийской коллекции промышленных штаммов микроорганизмов (г. Москва). Он был выделен из ферментера Котласского ЦБК Архангельской области и использовался для производства этанола на гидролизатах древесины. Особенностью штамма является его устойчивость к вредным примесям гидролизатов.

Для выявления питательных потребностей штамма Y-1693 были проведены эксперименты с использованием синтетических глюкозо-аммонийных сред. В качестве базовой использовалась стандартная синтетическая среда (табл. 1). Сбраживание проводили в анаэробных условиях при температуре $28 \pm 1^\circ\text{C}$.

Таблица 1

Базовый состав синтетической среды [9, 10]

Компонент среды	Концентрация, г/л
Глюкоза	20,00
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	5,00
KH_2PO_4	0,80
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,50
NH_4Cl	0,50
K_2HPO_4	0,15
Дрожжевой автолизат	1,00–2,00

В экспериментах варьировали три параметра (компонента питательных сред): концентрация глюкозы, фосфора (в виде монозамещенного фосфата калия) и азота (в виде сульфата аммония). Крепость бражек (объемную долю спирта) определяли ареометром для спирта в дистилляте, полученном после предварительной перегонки спирта из бражки [11]. Поскольку концентрация субстрата в опытах изменялась, то биосинтетическую активность штамма оценивали не по крепости полученной бражки, а по выходу этанола, выраженному в процентах от теоретически возможного [12].

Результаты исследования и обсуждение

По полученным экспериментальным данным в программе Math CAD было составлено уравнение регрессии. Для составления уравнения использован массив данных, представленный в табл. 2. В общем виде зависимость функции от трех переменных можно представить как

$$f(x_1, x_2, x_3) = a_0 + a_1 \cdot x_1 + a_2 \cdot x_2 + a_3 \cdot x_3 + a_4 \cdot x_1 \cdot x_2 + a_5 \cdot x_1 \cdot x_3 + a_6 \cdot x_2 \cdot x_3 + a_7 \cdot x_1 \cdot x_2 \cdot x_3. \quad (1)$$

В результате обработки методом наименьших квадратов экспериментальных данных были рассчитаны следующие коэффициенты регрессии: $a_0 = 94,572$; $a_1 = -0,474$; $a_2 = 5,107$; $a_3 = 1,177$; $a_4 = 2,585 \cdot 10^{-3}$; $a_5 = 3,218 \cdot 10^{-3}$; $a_6 = -0,192$; $a_7 = -3,117 \cdot 10^{-4}$. Тогда уравнение регрессии можно записать следующим образом:

$$f(x_1, x_2, x_3) = 94,572 - 0,474 \cdot x_1 + 5,107 \cdot x_2 + 1,177 \cdot x_3 + 2,585 \cdot 10^{-3} x_1 \cdot x_2 + 3,218 \cdot 10^{-3} \cdot x_1 \cdot x_3 - 0,192 \cdot x_2 \cdot x_3 - 3,117 \cdot 10^{-4} \cdot x_1 \cdot x_2 \cdot x_3. \quad (2)$$

Т а б л и ц а 2
Экспериментальные данные, использованные для построения уравнения регрессии

№ варианта	Концентрация глюкозы, г/л (x_1)	Концентрация KH_2PO_4 , г/л (x_2)	Концентрация $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, г/л (x_3)	Выход этанола, % от теоретич. (y)
0	160,0	6,4	20,0	58,82±0,05
1	160,0	6,4	40,0	58,82±0,05
2	160,0	9,6	20,0	57,86±0,05
3	160,0	9,6	40,0	47,25±0,05
4	160,0	6,4	20,0	89,51±0,05
5	100,0	6,4	40,0	84,88±0,05
6	100,0	9,6	20,0	83,33±0,05
7	100,0	9,6	40,0	72,53±0,05
8	100,0	3,1	10,0	70,99±0,05
9	100,0	3,4	15,0	75,62±0,05
10	100,0	3,6	20,0	77,16±0,05
11	160,0	3,2	20,0	54,97±0,05
12	20,0	0,8	5,0	95,00±0,05

Зависимость выхода этанола от концентрации глюкозы, фосфора и азота в составе питательной среды носит сложный характер. Каждый из параметров оказывает влияние друг на друга. График функции выхода целевого продукта (этанола), соответствующий выходу этанола 95% от теоретического, представляет собой поверхность, полученную по уравнению регрессии (рис. 1).

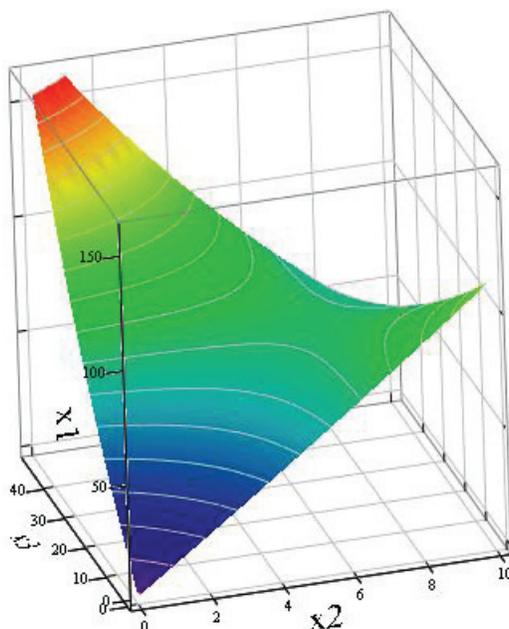


Рис. 1. Зависимость концентрации глюкозы (x_1) от концентраций монозамещенного фосфата калия (x_2) и сульфата аммония (x_3) при выходе этанола 95%

Для проверки адекватности составленного уравнения были проведены три дополнительных опыта (табл. 3), в которых произвольно варьировались исследуемые параметры. При этом концентрации питательных солей и глюкозы не выходили за пределы массива данных, по которому построено уравнение регрессии (2).

Таблица 3

Экспериментальные данные, использованные для проверки адекватности

№ варианта	Концентрация глюкозы, г/л	Концентрация KH_2PO_4 , г/л	Концентрация $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, г/л	Выход этанола, % от теоретического
1	97,0	0,8	5,0	$47,62 \pm 0,05$
2	97,0	3,2	20,0	$76,19 \pm 0,05$
3	90,0	9,6	15,0	$68,60 \pm 0,05$

Адекватность уравнения регрессии проверялась по критерию Фишера (F). Для этого вычислялись дисперсия расчетных данных и дисперсия экспериментальных данных: $D_{\text{теор}} = 148,91$; $D_{\text{эксп}} = 146,01$.

Количество независимых переменных в уравнении $N_{\text{теор}} = 8$, количество экспериментальных точек $N_{\text{эксп}} = 3$.

Расчетное значение критерия Фишера равно 1,02; число степеней свободы большей дисперсии 2; число степеней свободы меньшей дисперсии 7.

Для такого количества экспериментов и чисел степеней свободы табличное значение критерия Фишера ($F_{\text{т}}$) равно 19,35 (при достоверности 95%) [13]. Расчетное значение критерия Фишера (F) равно 1,02. Так как расчетное значение критерия Фишера (F) меньше табличного ($F_{\text{т}}$), то уравнение регрессии можно считать адекватно описывающим эксперимент с достоверностью 95%.

Поверхность, изображенную на рис. 1 и отвечающую уравнению регрессии (2), можно более наглядно представить в виде проекции на плоскость (x_2, x_3) при заданных значениях x_1 (концентрации глюкозы).

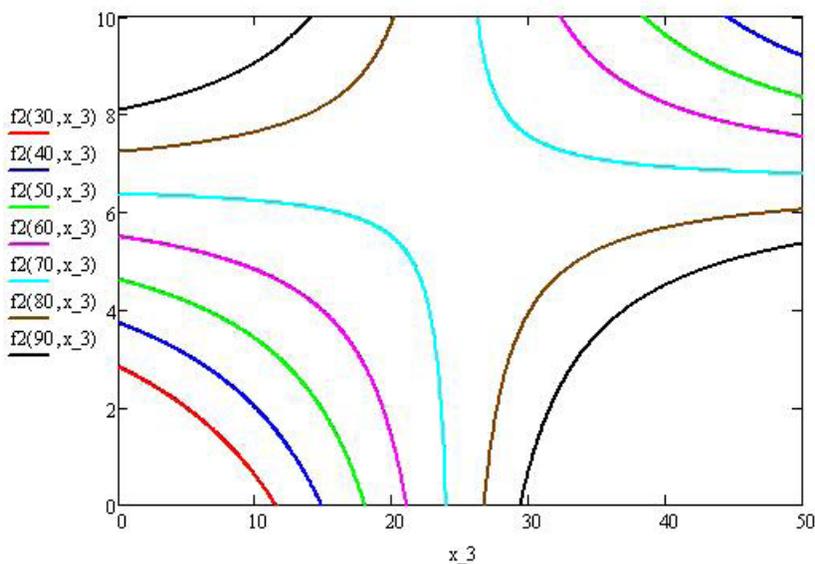


Рис. 2. Зависимости концентраций монозамещенного фосфата калия (x_2) от сульфата аммония (x_3) при различных концентрациях глюкозы для выхода этанола 95%

Согласно проекциям составлена таблица рекомендуемых концентраций солей азота и фосфора, которые необходимо внести в гидролизаты растительного сырья, при установленной в них концентрации глюкозы (табл. 4) для достижения выхода этанола 95% от теоретического.

Таблица 4

Рекомендуемые концентрации монозамещенного фосфата калия (KH_2PO_4) и сульфата аммония ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$) при установленной концентрации глюкозы в гидролизате

Концентрация глюкозы, г/л	Концентрация KH_2PO_4 , г/л	Концентрация $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, г/л
30,0	$1,2 \pm 0,2$	$8,0 \pm 0,2$
40,0	$2,3 \pm 0,2$	$9,0 \pm 0,2$
50,0	$3,0 \pm 0,2$	$12,0 \pm 0,2$
60,0	$4,0 \pm 0,2$	$15,0 \pm 0,2$
70,0	$5,8 \pm 0,2$	$18,9 \pm 0,2$
80,0	$7,7 \pm 0,2$	$11,2 \pm 0,2$

Таким образом, данные табл. 4 позволяют определить необходимые количества монозамещенного фосфата калия и сульфата аммония для введения в гидролизную среду. Например, для достижения высокого выхода этанола в гидролизат с концентрацией глюкозы 35 г/л, в соответствии с табл. 4, следует внести KH_2PO_4 – $1,7 \pm 0,2$ г/л и $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – $8,5 \pm 0,2$ г/л. При отсутствии приведенных питательных солей можно вносить другие, пересчитывая на содержание фосфора и азота в веществе [12].

Заключение

Показана зависимость накопления этанола штаммом *Saccharomyces cerevisiae* Y-1693 от состава синтетической глюкозо-аммонийной среды. Для выявления взаимовлияния концентрации глюкозы, монозамещенного фосфата калия и сульфата аммония построено уравнение регрессии. Методом наименьших квадратов рассчитаны коэффициенты уравнения регрессии. Адекватность построенного уравнения проверена на практике постановкой трех дополнительных опытов и расчетом критерия Фишера. Установлено, что уравнение регрессии адекватно описывает эксперимент со статистической значимостью 95%.

По составленному уравнению рассчитаны рекомендуемые концентрации монозамещенного фосфата калия и сульфата аммония, которые необходимо вносить в среду с известной концентрацией глюкозы. Результаты, полученные на модельных глюкозо-аммонийных средах, будут использованы для оптимизации состава питательных сред на основе гидролизатов нетрадиционного недревесного растительного сырья (отходов злаков и биомассы российского мискантуса [14]).

Литература

1. J.-L. Wertz et. al. Cellulose science and technology. Boca Raton : EPFL press ; CRC press, 2010. 364 p.
2. Sun R.C. Cereal Straw as a Resource for Sustainable Biomaterials and Biofuels: Chemistry, Extractives, Lignins, Hemicelluloses and Cellulose. Publisher : Elsevier, 2010. 300 p.

3. Будаева В.В., Митрофанов Р.Ю., Золотухин В.Н. Исследование ферментативного гидролиза отходов переработки злаков // Ползуновский вестник. 2008. № 3. С. 322–327.
4. Бурицева Е.А., Будаева В.В. Ферментный гидролиз продуктов химической переработки шелухи и соломы злаков, биомассы мискантуса китайского // Технологии и оборудование химической, биологической и пищевой промышленности : материалы 2-й Всерос. науч.-практ. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Бийск : Изд-во Алт. гос. техн. ун-та, 2009. С. 129–135.
5. Будаева В.В., Митрофанов Р.Ю., Золотухин В.Н., Сакович Г.В. Переработка мискантуса китайского // Ползуновский вестник. 2009. № 3. С. 328–335.
6. Будаева В.В., Золотухин В.Н., Митрофанов Р.Ю., Архипова О.С. Обогащение отходов переработки злаков для ферментации // Сотрудничество для решения проблемы отходов : материалы VII Междунар. конф. Харьков : Независимое агентство экологической информации, 2010. С. 112–114.
7. Шарков В.И., Сапожников С.А., Дмитриева О.А. Технология гидролизных производств. М. : Лес. пром., 1973. 408 с.
8. Холькин Ю.И. Технология гидролизных производств : учеб. для вузов. М. : Лес. пром., 1989. 496 с.
9. Нетрусов А.И., Егорова М.А., Захарчук Л.М. и др. Практикум по микробиологии : учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / под ред. А.И. Нетрусова. М. : Академия, 2005. 608 с.
10. Градова Н.Б. Лабораторный практикум по общей микробиологии. М. : ДеЛи принт, 2001. 131 с.
11. ГОСТ Р 51135-98-2003. Изделия ликероводочные. Правила приемки и методы анализа. Технические требования. Введ. 1998-03-02. М. : ИУС, 2003. 116 с.
12. Технология спирта / под ред. проф. В.Л. Яровенко. М. : Колос, 1999. 464 с.
13. Большев Л.Н., Смирнов Н.В. Таблицы математической статистики. М. : Наука, 1983. 416 с.
14. Будаева В.В., Митрофанов Р.Ю., Золотухин В.Н. и др. Пути полной и экологически чистой переработки возобновляемого растительного сырья // Ползуновский вестник. 2010. № 4–1. С. 158–167.

Поступила в редакцию 20.09.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 66–73

doi: 10.17223/19988591/18/7

Ekaterina A. Skiba, Sergey E. Orlov, Vera V. Budaeva

*Institute for Problems of Chemical and Energetic Technologies of Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences, Biysk, Russia*

ETHANOL YIELD OPTIMIZATION OF THE SYNTHETIC GLUCOSE-AMMONIUM MEDIUM COMPOSITION FOR THE *Saccharomyces cerevisiae* Y-1693 STRAIN

*One of the ways of processing unconventional non-wood plant raw materials is production of bioethanol. Since hydrolyzates are media that are hardly suitable for yeast life activity due to insufficient content of nitric and phosphoric compounds, nutrient salts must be additionally introduced into media compositions at an optimum quantity. The work is aimed at studying nutrient demands of *Saccharomyces cerevisiae* (Y-1693 strain) saccharomycetes and optimizing the synthetic glucose-ammonium medium composition by ethanol yield.*

Three parameters were varied in the experiments: glucose level, monosubstituted potassium phosphate concentration, and ammonium sulphate concentration. The dependence of the metabolism product accumulation, ethanol, by *Saccharomyces cerevisiae* strain Y-1693 on the synthetic glucose-ammonium medium composition was consequently demonstrated. To reveal the mutual influence between those parameters using Math CAD software, a regression equation was formulated. By the least square method, the regression equation coefficients were computed. Using the regression equation, a function graph for the desired product yield (ethanol) was plotted which corresponds to the ethanol yield of 95% of the theoretical one and represents a surface.

The adequacy of the constructed regression equation has been validated in practice by conducting three more experiments and calculating the Fischer's criterion. The regression equation has been found to describe adequately the experiment with 95% confidence. The recommended concentrations of monosubstituted potassium phosphate and ammonium sulphate which should be added to the medium with the known glucose level were calculated by the formulated equation. The results obtained on model glucose-ammonium media will be exploited to optimize the composition of nutrient media based on hydrolyzates of non-traditional non-wood plant raw materials.

Key words: *Saccharomyces cerevisiae*; strain; nutrient medium; optimization; regression equation, equation adequacy.

Received September 20, 2011

УДК 574.626, 576.895
doi: 10.17223/19988591/18/8

И.Н. Титов, В.М. Усоев

Владимирский государственный университет (г. Владимир, Россия)

ВЕРМИКУЛЬТУРА КАК ВОЗОБНОВЛЯЕМЫЙ ИСТОЧНИК ЖИВОТНОГО БЕЛКА ИЗ ОРГАНИЧЕСКИХ ОТХОДОВ

Одним из важнейших направлений вермикультуры является выращивание биомассы дождевых червей и использование этого возобновляемого биоресурса для получения высококачественных белково-витаминных кормовых премиксов для птицеводства, животноводства и рыбоводства. В обзоре приведены основные методы получения из биомассы дождевых червей препаратов животного белка и результаты применения их в качестве кормовых премиксов при выращивании различных видов сельскохозяйственных животных.

Ключевые слова: *вермикультура; рециклинг органических отходов; кормовые премиксы.*

Во многих странах мира научные сообщества сегодня находятся в поиске новых технологий, которые должны быть экономически жизнеспособными, экологически дружелюбными и социально приемлемыми. Технология вермикультуры сочетает в себе все эти достоинства и качества одновременно.

В последнее десятилетие XXI в. произошли истинно революционные научные исследования в области вермикультуры, на основе которых разработаны современные вермитехнологии для решения ряда экономических, социальных, экологических и медицинских проблем, которые являются глобальными вызовами для современного общества.

В настоящее время дождевые (компостные) черви стали привлекать особое внимание исследователей, предпринимателей и практиков в связи с возможностью их самого широкого хозяйственного использования в различных целях:

– переработка и рециклинг муниципальных, агропромышленных и промышленных твердых органосодержащих отходов с помощью технологии вермикомпостирования, позволяющей получать из органических отходов высококачественные биоудобрения, почвогрунты и мелиоранты;

– обработка и рециклинг муниципальных, агропромышленных и промышленных жидких отходов (сточных вод) с помощью технологии верми-фильтрации;

– очистка химически загрязненных земель с помощью технологии верми-ремедиации для улучшения их физических, химических и биологических свойств;

– сохранение или улучшение плодородия почвы и выращивание «без химии» безопасной сельскохозяйственной продукции, используя вермикомпо-

сты и биопрепараты на их основе, при минимальном применении минеральных удобрений и агрохимикатов или при их полном исключении;

– выращивание биомассы дождевых червей и использование этого возобновляемого биоресурса для получения:

а) высококачественных белково-витаминных кормовых премиксов для птицеводства, животноводства, рыбоводства;

б) препаратов биологически активных веществ для нужд современной вермифармацевтики, вермикосметики и вермимедицины;

в) сырья для некоторых промышленных производств при получении резины, смазочных средств и биодegradуемых детергентов.

Впервые Lawrence и Millar в 1945 г. [1] было показано, что дождевые черви содержат достаточные количества белка, который может использоваться в качестве корма для животных или источника кормового белка. В последующие годы были проведены полные исследования тканей дождевых червей, которые подтвердили это заключение. Первые успешные опыты по кормлению животных были осуществлены на цыплятах и поросятах-сосунках [2]. Некоторые виды дождевых червей-эпигеиков, таких как *Eisenia fetida*, *Perionyx excavatus*, *Eudrilus eugeniae* и *Dendrobaena veneta*, используются для переработки ряда органических отходов, таких как ОСВ, навоз животных, пищевые отходы и органические промышленные отходы в вермикомпосты, и могут также применяться в качестве источников кормового белка [3]. В настоящее время эта технология широко используется во многих странах с целью получения из низкоценных органических отходов двух видов высокоценных хозяйственно полезных продуктов: высокогумусированного органического удобрения (вермикомпоста или биогумуса) и белково-витаминной кормовой добавки из биомассы дождевых червей [4].

Многочисленные исследования компонентов тканей различных видов дождевых червей показали, что общий состав тканей дождевых червей существенно не отличается от таковых для многих тканей позвоночных животных. Спектр незаменимых аминокислот в тканях дождевого червя является сравнимым с таковым из других в настоящее время используемых источников. По содержанию незаменимых аминокислот они соответствуют кормам для животных, птицы или рыбы, которые рекомендованы комиссиями ФАО и ВОЗ, особенно с точки зрения содержания лизина и комбинаций метионин+цистеин и фенилаланин+тирозин, которые все являются очень важными компонентами животных кормов. Кроме того, ткани дождевого червя содержат длинноцепочечные жирные кислоты (многие из них животные, не имеют рубца, не могут синтезировать) и соответствующее количество минеральных веществ. Они также содержат ряд витаминов, богаты никотиновой кислотой и являются ценными компонентами для хороших кормов [2, 5–12].

Многие виды дождевых червей можно выращивать на различных органических отходах, превращая их в биомассу червей, причем последняя может

составлять до 10% от исходной массы отходов. Черви могут быть отделены от субстрата механическим способом и переработаны в сухие вермикорма для животных, которые затем будут использованы как белково-витаминная кормовая добавка.

Компостный червь *E. fetida* – наиболее универсальный вид дождевого червя, используемый для самых различных целей. Он характеризуется быстрым ростом и коротким циклом жизни, легко адаптируется к самым различным видам органических отходов, плодovit и поэтому предпочтителен для вермикультуры. Этот вид червей вырабатывает липазы – ферменты, расщепляющие жиры, что очень важно при утилизации пищевых отходов. Для культивирования в искусственных условиях компстных червей вида *E. fetida* необходимы следующие условия: температура субстрата жизнеобитания – 20–28°C; влажность субстрата жизнеобитания – 70–80% от полной влагоемкости; значения рН среды пищевых субстратов в диапазоне от 5,0 до 8,0; регулярное добавление органических материалов; насыщение кислородом воздуха субстрата жизнеобитания. Соблюдение данных условий способствует активному росту и размножению дождевых червей при максимальном потреблении корма, что приводит к ускорению переработки органической фракции отходов, увеличению выхода высококачественного вермикомпоста и биомассы червей.

Дождевые черви, отобранные с помощью сепарирования, содержат частицы поддерживающего субстрата и вермикомпост на своих телах и непереваренные материалы в своих кишечниках. Следовательно, первая ступень всех методов обработки биомассы дождевых червей должна состоять в промывании дождевых червей водой, чтобы полностью эвакуировать остатки отходов из их кишечника. Следующим этапом обработки является бланшировка в кипящей воде.

Различные методы обработки дождевых червей на корм для животных были разработаны многими авторами. Из биомассы дождевых червей получают пастообразный продукт или сухую муку, которые являются приемлемыми для различного использования в качестве корма для различных животных [13]:

Бланширование. Этот метод состоит в обработке дождевых червей в кипящей воде в течение одной минуты, затем добавляют 30%-ную патоку вместе с 0,3%-ным сорбатом калия. Полученный пастообразный продукт может храниться при комнатной температуре неопределенно долго, так как рост дрожжей и плесени заторможен.

Обработка муравьиной кислотой – получение пастообразного продукта из биомассы дождевых червей: обработка биомассы червей 3%-ной муравьиной кислотой с гомогенизацией, затем гомогенат оставляют на определенное время и, в конечном счете, получается очень стабильный продукт.

Получение сухого порошка, или вермимуки. Сухая белковая вермимука из дождевых червей может быть получена с помощью бланширования их в

кипящей воде в течение 1 мин и последующей естественной сушки на воздухе и размалывания в порошок. Другой тип сухой вермикулы может быть получен с помощью быстрого замораживания биомассы дождевых червей, ее лиофилизации и размалывания в порошок. Еще один способ получения вермикулы состоит в обработке червей в ацетоне в течение 1 ч с последующим высушиванием в сушильном шкафу при температуре 95°C и измельчением в порошок. Также возможно после бланширования червей в кипящей воде высушивать их в сушильном шкафу при температуре 95°C и измельчать в порошок.

Все эти способы позволяют получать хороший белковый продукт, который может использоваться в качестве белково-витаминного премикса для животных. Таким образом, препарат кормового животного белка из дождевых червей может быть получен любым из вышеописанных методов, выбор которого определяется типом подкармливаемых животных или рыбы.

Первые испытания по кормлению рыбы дождевыми червями были проведены Тасон с сотр. [14]. Было показано, что рост форели при кормлении только дождевыми червями видов *E. fetida*, *Allolobophora longa* и *Lumbricus terrestris* L. был сравним с таковым для рыбы, которую кормили коммерческим белковым препаратом. Рыба, которую кормили замороженными дождевыми червями *A. longa* и *L. terrestris*, росла так же или даже лучше рыбы, которую кормили коммерческими кормами для форели. На полной диете из сублимированного порошка дождевых червей *E. fetida* форель росла менее активно. При этом использование массы червей, бланшированной в кипящей воде до замораживания, стимулировало рост рыбы. Возможно, замораживание удаляло слизь, которую этот вид червей выделяет для защиты от хищных птиц и млекопитающих [15]. Однако мука из высушенных дождевых червей, полученная из червей *E. fetida*, которые не подвергались бланшировке в кипящей воде, могла заменять рыбную муку от 5 до 30%, что не влияло на скорость роста форели. Было показано, что тилапия *Tilapia* выращивалась лучше при использовании корма, содержащего белок дождевого червя вида *P. excavatus* или *E. eugeniae*, чем корма с добавлением рыбной муки [16].

О первых испытаниях по оценке скорости роста цыплят на белке дождевого червя сообщали Harwood [17] и Sabine [2]. Они сравнили использование вермикулы с мясной мукой и не обнаружили значительной разницы в росте на диетах, содержащих эти источники белка. О подобных результатах сообщали Mekada с сотр. [8] и Taboga [9]. Jin-you с сотр. сообщали, что цыплята, которых кормили дождевыми червями, прибавляли в весе быстрее, чем цыплята на других диетах (включая рыбную муку). Выросшие на биомассе червей цыплята имели большую массу мышцы грудки и потребляли меньше корма [18].

Harwood [17] и Sabine [2] показали, что в опытах по кормлению стартowych свиней и производителей животные, которые получали дополнительно кормовой белок дождевого червя, росли так же хорошо, как и животные, выращенные на коммерческих кормах. Jin-you с сотр. сообщали, что на кормах

с дополнениями белка дождевых червей поросята росли лучше, чем на коммерческих кормах. Более того, введение в рацион животных белка дождевых червей приводило к более ранней течке у свиноматок, увеличению сопротивляемости животных к заболеваниям и снижению инцидентности диарей [19].

Питательная ценность червей *E. fetida* обусловлена присутствием в них как высококачественных белков, так и минеральных компонентов, что обуславливает возможность их использования в качестве витаминно-белковой кормовой добавки для животных. Кроме того, одним из новых способов применения вермикюльтуры в качестве кормовой добавки для животных и рыбы является скармливание червей непосредственно с субстратом без применения процедуры отделения червей. Показано, что добавление в рацион домашней птицы, свиней и рыбы массы червей вместе с вермикомпостом в дозе, не превышающей 10% от массы коммерческого корма, позволяет заменять рыбную муку. Дождевые черви *E. fetida* содержат микроэлементы Fe, Cu, Mn, Zn и т.д., а также витамины комплексов А и В, ферменты, антибиотики и т.п. Эти факторы вызывают у кур-несушек увеличение яйценоскости [20].

В космической программе вермикюльтура много лет используется как компонент замкнутой экологической системы космического аппарата для рециклинга органических отходов. Дождевые черви являются удобным объектом для космических экспериментов благодаря небольшим размерам, короткому циклу индивидуального развития, высокой плодовитости, а также высокому уровню биоконверсии органических отходов в удобрение и животный белок. В условиях продолжительных космических экспедиций дождевые черви могут использоваться для утилизации и рециклинга органических отходов жизнедеятельности космонавтов, пищевых отходов, биомассы отмерших водорослей, целлюлозы и других органических компонентов замкнутой системы космического аппарата. Получаемый в результате жизнедеятельности червей вермикомпост в дальнейшем может быть использован как полноценный искусственный грунт для выращивания растительной продукции, а также выращивания растений, необходимых для проведения наблюдений за их состоянием в условиях действия комплекса факторов космического полета.

Вермитехнологии, основанные на использовании вермикюльтуры, являются экологически дружелюбными, экономически выгодными, так как сами компостные черви являются быстрорастущим и возобновляемым ресурсом, а все конечные и побочные продукты вермитехнологии являются биодegradуруемыми и хозяйственно полезными и ценными.

В заключение следует сказать, что вермикюльтивирование органосодержащих отходов можно и нужно использовать для решения некоторых экологических, экономических и социальных проблем. Рециклинг органосодержащих отходов на местах их образования не только обеспечит снижение нагрузки на полигоны и мусорные свалки, но позволит получать

высокоценные органические удобрения, использование которых будет способствовать возвращению изымаемых с урожаями сельскохозяйственных культур из земли элементов питания для поддержания и восстановления ее плодородия, а также кормового животного белка. Эта технология должна стать тем инструментом, с помощью которого возможно будет очистить от органических загрязнений воду, землю и воздух.

Результаты исследования были представлены автором на Международной молодежной научной школе «Пищевые технологии и биотехнологии» (Томск, 18–22 июня 2012 г.), организованной ФГБ ОУ ВПО «Национальный исследовательский Томский государственный университет» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 12.741.11.0112 от 14 мая 2012 г.).

Литература

1. Lawrence R.D., Millar R.H. Protein content of earthworms // Nature (London). 1945. № 3939. P. 517.
2. Sabine J. The nutritive value of earthworm meal // Proceedings of Conference on Utilization of Soil Organisms in Sludge Management, Syracuse, N.Y. / ed. by R. Kalamazoo. MI. 1978. С. 122–130.
3. Edwards C.A. Earthworms, organic wastes and food // Shell Chemical Co. Span. 1983. № 26. P. 106–108.
4. Тумов И.Н. Вермикультура: переработка органической фракции отходов // Твердые бытовые отходы. 2008. № 8. С. 18–25.
5. Mc Inroy D.M. Evaluation of the earthworm *Eisenia foetida* as food for man and domestic animals // Feedstuff. 1973. № 43. P. 46–47.
6. Schulz E., Graff O. Zur Bewertung von Regenwurmmehl aus *Eisenia foetida* (Savigny) als Eiweissfuttermittel // Landbauforsch. Volk. 1977. № 27. P. 216–218.
7. Yoshida M., Hoshii H. Nutritional value of earthworms for poultry feed // Poultry Science. 1978. № 15. P. 308–311.
8. Mekada H., Hayashi N., Yokota H., Okomura J. Performance of growing and laying chickens fed diets containing earthworms // Poultry Science. 1979. № 16. P. 293–297.
9. Taboga L. The nutritional value of earthworms for chickens // British Poultry Science. 1980. № 21. P. 405–410.
10. Graff O. Vergleich der Regenwurmart *Eisenia foetida* und *Eudrilus eugeniae* hinsichtlich ihrer Eignung zur Proteingewinnung aus Abfallstoffen // Pedobiologia. 1982. № 23. P. 277–282.
11. Edwards C.A. Production of feed protein from animal waste by earthworms / Technology in the 1990's: Agriculture and Food, ed. Sir Kenneth Blaxter and Sir Leslie Fowden // Proceedings of the Royal Society. London. U.K., 1985. P. 153–163.
12. Edwards C.A., Niederer A. The production and processing of earthworm protein / Earthworms in Waste and Environmental Management ed. C.A. Edwards and E.F. Neuhauser. The Hague, the Netherlands : SPB Academic Publishing, 1988. P. 211–220.
13. Edwards C.A., Niederer A. The production of earthworm protein for animal feed from organic wastes // Vermiculture Technology: Earthworms, Organic Wastes, and Environmental Management / ed. by C.A. Edwards, N.Q. Arancon and R. Sherman. CRS Press, Taylor and Francis Group, 2011. P. 323–334.

14. Tacon A.G.J., Stafford E.A., Edwards C.A. A preliminary investigation of the nutritive value of three terrestrial lumbricid worms for rainbow trout // *Aquaculture*. 1983. № 35. P. 187–199.
15. Stafford E.A., Tacon A.G.J. The use of earthworms as food for rainbow trout *Salmo gairdneri* // *Earthworms in Waste and Environmental Management* / ed. by C.A. Edwards and E.F. Neuhäuser. SPB Academic Publishing, the Hague, the Netherlands, 1983. P. 193–208.
16. Guerrero R.D. The culture and use of *Perionyx excavatus* as a protein resource in the Philippines // *Earthworm Ecology* / ed. by J.E. Satchell. London : Chapman & Hall, 1983. P. 309–313.
17. Harwood M. Recovery of protein from poultry waste by earthworm // *Proc. Austr. Poultry Stockfeed Conf. Sydney*, 1976. P. 138–143.
18. Jin-you X., Xian-Kuan Z., Zhi-ren P. et al. Experimental research on the substitution of earthworm for fish meal in feeding broilers // *South China Normal College*. 1988. № 1. P. 88–94.
19. Jin-you X., Xi-cong H., Wen-xi L. An observation on the results of using earthworms as a supplementary food for suckling pigs // *South China Normal College*. 1982. № 1. P. 1–8.
20. Sun Zhenjun. *Vermiculture & Vermiprotein*. China : China Agricultural University Press. Beijing, 2003. 366 p.

Поступила в редакцию 25.05.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 74–80

doi: 10.17223/19988591/18/8

Igor N. Titov, Vladimir M. Usoev

Vladimir State University, Vladimir, Russia

VERMICULTURE AS RENEWABLE SOURCE OF ANIMAL PROTEIN FROM ORGANIC WASTE

Today the global scientific community searches for a technology which should be economically viable, ecologically sustainable and socially acceptable. Vermiculture technology combines all these virtues and qualities together. One of the major directions of vermiculture is cultivation of earthworm's biomass and use of this renewable bioresource for production of high-quality fodder premixes for poultry, dairy and fishery industries. In the review the basic methods of nutritive feed materials (vermimimal) production from earthworm's biomass and results of their application as fodder premixes are described.

Vermicomposting of organic wastes is necessary to be used to solve some ecological, economic and social problems. Organic wastes recycling at the place of their formation will provide decreasing the load that is put on landfill sites and refuse dumps and will allow to get valuable organic wastes, the usage of which will favour the return of food elements extracted from the soil together with agricultural crops in order to maintain and restore its fertility, as well as fodder animal protein. This technology is to become an instrument with the help of which it will be possible to clean water, soil and air from organic pollution.

Key words: *vermiculture; organic wastes recycling; fodder premixes.*

Received May 25, 2012

УДК 664+636.085

doi: 10.17223/19988591/18/9

С.Н. Удинцев¹, Т.П. Жиликова²

¹ Сибирский государственный медицинский университет (г. Томск, Россия)

² Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства
и торфа Россельхозакадемии (г. Томск, Россия)

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ ПОВЫШЕНИЯ ПИЩЕВОЙ ЦЕННОСТИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ПРОДУКЦИИ

Важнейшим фактором, влияющим на состояние здоровья нации, является нарушение питания, в первую очередь дефицит в продуктах органико-минеральных комплексов, витаминов и фитохимических соединений. Эти нарушения являются причиной развития алиментарно-зависимых заболеваний. Улучшение показателей продуктов питания по составу микронутриентов и снижению контаминации экзотоксинами является важнейшим элементом пищевой безопасности. Существует ряд подходов для решения этой проблемы: обогащение готовых продуктов дефицитными микронутриентами либо применение их в виде биологически активных добавок к пище; включение в растения дополнительных количеств микроэлементов путем их внекорневой подкормки или посредством гидропонных технологий для регуляции биосинтеза определенных микронутриентов; биообогащение растений, включающее методы генной инженерии, селекции или применение определенных субстанций для регуляции биосинтеза растениями необходимых соединений. Теоретической основой для развития биообогащения является нутриомика (иономика), согласно которой микроэлемент является сигналом или субстратом, стимулирующим ряд биохимических процессов в растительной клетке, которые могут регулироваться на геномном, транскрипционном, трансляционном и метаболическом уровнях. Изменения метаболизма растений также возможно достичь в результате применения некоторых регуляторов природного происхождения, в том числе на основе гуминовых веществ торфа.

Ключевые слова: нарушение питания; фитонутриенты; микронутриенты; биообогащение; агротехнологии.

По данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), основным фактором, определяющим на 52–55% здоровье нации, являются социально-экономические условия и образ жизни, в первую очередь – качество питания, что существенно более значимо, чем экологическая обстановка (20–25%), генетическая предрасположенность (18–20%), уровень развития системы здравоохранения (8–12%). Доказано, что 80% заболеваний связано с нарушениями питания, а 41% непосредственно ими детерминировано (Европейское региональное бюро ВОЗ, Копенгаген, 2003). Неудивительно, что алиментарно-зависимые (зависящие от фактора питания), или хронические неинфекционные, заболевания имеют все более широкое распространение. К данным заболеваниям относятся в первую очередь ожирение, сахарный

диабет и другие метаболические заболевания, иммунодефициты, остеопороз, многие доброкачественные и злокачественные опухоли, заболевания сердечно-сосудистой системы и желудочно-кишечного тракта, включая дисбактериозы, в значительной степени патология беременности. Высокий уровень заболеваемости влечет за собой повышение смертности и снижение рождаемости. Нарушения питания в большинстве стран мира в настоящее время связаны не с дефицитом основных компонентов пищи – макронутриентов (белков, углеводов, липидов): на первый план вышла проблема так называемой *malnutrition* – качественной неполноценности питания – недостатка микронутриентов – витаминов, микроэлементов, фитохимических соединений (биологически активных веществ растительного происхождения), играющих важнейшую роль в жизнедеятельности организма. Данная проблема в полной мере касается и России. По данным НИИ питания РАМН, у 60–80% населения выявляется круглогодичный дефицит витамина С, у 50–60% – витаминов Е и группы В, у 30% – витамина А, у 70% – фолиевой кислоты. Полигиповитаминоз сочетается с дефицитом селена, йода, железа, кальция, цинка, фтора и других макро- и микроэлементов. В целом, нарушения питания отмечаются практически у 100% россиян, определяя на 75% риск преждевременной смерти (в развитых зарубежных странах этот показатель не превышает 36%).

В качестве одной из основных причин дефицита микронутриентов в пище рассматривается прогрессирующее снижение их уровня в продуктах сельского хозяйства, предназначенных как для потребления человеком в натуральном виде либо после переработки, так и для использования в качестве кормов в животноводстве. Так, уровень кальция, железа и магния в ряде растительных культур снизился к настоящему времени, по сравнению с 1914 г., более чем в 10 раз. Только за последние 30 лет содержание железа, магния, фосфора, витамина С уменьшилось в таких популярных фруктах, как яблоки, на 40–60%. В свою очередь, дефицит микронутриентов в кормовых культурах не только приводит к развитию целого ряда тяжелых заболеваний сельскохозяйственных животных, снижению интенсивности роста, репродуктивной активности, но и является причиной уменьшения их количества в конечных продуктах животноводства, предназначенных для потребления человеком. Так, за те же 30 лет содержание железа, витаминов группы В в говядине и птичьим мясе упало на 30–70%, а витамин А уже практически не определяется [1].

В значительной степени данная тенденция связана с массовым внедрением интенсивных технологий производства сельскохозяйственной продукции с применением химических удобрений, пестицидов, различных стимуляторов роста, гормонов. Использование подобных технологий, несмотря на повышение продуктивности, ведет не только к снижению уровня микронутриентов в получаемых продуктах питания, но и к их контаминации токсическими соединениями. Известно, что основную часть таких экзотоксинов

человек получает именно с пищей – порядка 80% солей тяжелых металлов и нитратов, 95% ядохимикатов и радионуклидов. Так, даже в России, где применение подобных средств существенно ниже, чем за рубежом, в среднем около половины основных пищевых продуктов (хлебобулочных изделий, круп, чая, сливочного масла, твердых сыров, рыбопродуктов, мясных и молочных консервов), бракуется по показателям безопасности. В качестве еще одной причины снижения пищевой ценности продуктов следует назвать бурное развитие новых агрессивных технологий переработки сырья и производства готовой продукции, массовое производство рафинированных продуктов.

Повышение содержания дефицитных микронутриентов в продуктах питания и снижение уровня их контаминации рассматривается в настоящее время в качестве важнейших элементов концепции безопасности питания [2]. В России также Указом Президента РФ (Приказ № 120 от 30 января 2010 г.) утверждена Доктрина продовольственной безопасности Российской Федерации. Согласно этому документу, основными задачами, стоящими перед агропромышленным комплексом и пищевой промышленностью, являются достижение продовольственной независимости страны за счет повышения удельного веса отечественной сельскохозяйственной продукции, сырья и продовольствия, а также обеспечение безопасности и качества потребляемых пищевых продуктов, в том числе и увеличения содержания в них дефицитных микронутриентов.

Для решения этих задач в настоящее время используются следующие методические подходы:

1. Обогащение (fortification) готовых продуктов витаминно-минеральными комплексами (премиксами) и фитохимическими соединениями либо использование данных компонентов в форме концентратов – биологически активных добавок (БАД) к пище [3]. Подобные продукты, например, в США потребляют около 70% населения, в то время как в России – не более 10–15%.

2. Применение агротехнологий, обеспечивающих включение в питание растений дополнительных микроэлементов. В контексте традиционной агрономии питание растений обусловлено мобилизацией, включением и усвоением незаменимых (лимитирующих) элементов, а также их влиянием на рост растения, развитие, репродукцию и адаптацию к окружающей среде. Для высших растений незаменимыми являются 17 элементов, из которых 14 – минералы, которые растение в основном получает из почвы: Ca^{2+} , NO_3^- , Fe^{3+} , Fe^{2+} , Mo^{6+} , SO_4^{2-} , Cu^{2+} , PO_4^{3-} , Ni^{2+} , NH_4^+ , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+} , Cl^- , K^+ , B^{3+} [4]. Микроэлементы могут присутствовать в растениях в ионизированной форме либо в виде органоминеральных комплексов, в первую очередь с белками, являясь компонентами ферментов (металлоферментов), витаминов, гормонов, дыхательных пигментов. Эффекты таких соединений проявляются в комплексном регуляторном воздействии на метаболизм растения, в том числе и на процесс биосинтеза ими так называемых вторичных растительных ингредиентов (метаболитов) – фитохимических соединений

(phytochemicals), фитонутриентов (phytonutrients). Данные соединения не играют жизненно важной роли в метаболизме растений и предназначены для повышения их резистентности к неблагоприятным факторам окружающей среды биотической и абиотической природы. В то же время многие из этих соединений крайне значимы для организма человека [5]. Так, широко известна высокая антиоксидантная активность биофлавоноидов. Перспективным является применение для профилактики и повышения эффективности лечения сахарного диабета органических соединений ванадия – микроэлемента, проявляющего свойства инсулиномиметика [6]. Обсуждаются перспективы использования фитонутриентов для повышения функциональной активности головного мозга человека [7]. В целом, около половины всех лицензированных лекарственных средств, зарегистрированных в мире до 2007 г., является продуктами растительного происхождения либо их синтетическими аналогами [8]. В России уровень потребления многих фитонутриентов регламентируется, в частности, рекомендациями, разработанными НИИ Питания РАМН [9].

Зависимость между уровнем потребления растением микроэлементов и образованием в них определенных фитохимических соединений известна давно. Так, растения – «суперконцентраторы» марганца и меди – отличаются повышенным уровнем витаминов С и группы В; кобальта – витамина В₁₂; марганца, меди, молибдена, кобальта – гликозидов; меди и хрома – витаминов К, С, каротиноидов; марганца, меди, хрома, никеля – дубильных веществ и антоцианов; хрома и ванадия – полисахаридов [10, 11]. Распределение минералов и фитонутриентов в растении также имеет специфику в зависимости от его органа и ткани [12].

Известно, что потребление растением микроэлементов составляет не более 1% от содержания их в почвах. Для повышения уровня минералов в растении используется, например, такая методика, как опрыскивание листьев. Так, в Финляндии подобный подход обогащения пшеницы селеном позволил за 14 лет увеличить уровень потребления этого минерала населением с 25 до 124 мкг/день, а обогащение селеном кормовой пшеницы – повысить его содержание в мясе скота. Подобные технологии разработаны также и для обогащения кормов молибденом, никелем, цинком, йодом [13]. В рамках подобного подхода следует рассматривать и различные гидропонные технологии проращивания семян. Так, показано, что обогащение питательной среды селеном в форме SeO₄²⁻ стимулирует в проростках брокколи и лука синтез метилселеноцистеина (MeSeCys) – небелковой аминокислоты, обладающей у человека выраженным хемопротективным действием [14].

Применение растений, содержащих повышенные уровни определенных фитохимических соединений, в сельскохозяйственной практике также распространено. Такие компоненты рациона, получившие название фитогенные кормовые добавки (фитогеники, phyto-genics, фитобиотики), проявляют антиоксидантный и антимикробный эффекты, способны улуч-

шать вкусовые качества и, соответственно, поедаемость кормов, благоприятно влияют на функцию желудочно-кишечного тракта. В целом они предназначены для повышения продуктивности поголовья животных и птиц, стимуляции воспроизводства, улучшения потребительских свойств продукции [15]. Специфика применения в животноводстве фитогеников активно обсуждается в специализированной зарубежной литературе начиная с 2000 г. Интерес к ним связан с ограничением на применение в сельскохозяйственной практике ряда синтетических антибиотиков и стимуляторов роста, введенным в странах Евросоюза в 1999 г., еще большим ужесточением таких требований в 2006 г. и перспективами дальнейшего запрета подобных препаратов во многих государствах [16]. Фитогеники, в отличие от таких средств, могут применяться у здоровых животных практически в течение всей их жизни, а не только ограниченное время в соответствии с определенными показаниями. Одним из наиболее известных фитогеников является трава тимьяна (*Thymus vulgaris*) [17]. Исследованиями, проведенными СибНИИСХиТ Россельхозакадемии совместно с Ботаническим садом Томского государственного университета (г. Томск), показано, что свойствами фитогеников обладает трава копеечника альпийского. При применении у молочных поросят их гибель от желудочно-кишечных и бронхо-легочных заболеваний снизилась по сравнению с контролем на 12,4% [18].

3. Разработка и внедрение агротехнологий, направленных на изменение метаболизма растений с целью регуляции уровня включения содержащихся в почве макро- и микроэлементов и трансформации их в биодоступные для организма человека и животных органоминеральные комплексы и фитохимические соединения. Это направление, получившее название биообогащение (biofortification), активно реализуется Международным институтом изучения проблем питания (Вашингтон) в рамках международной программы «Harvest Plus» [19]. Основными технологиями биообогащения являются создание генетически модифицированных либо выведенных путем селекции новых сортов растений, отличающихся повышенным содержанием определенных минералов, витаминов и других фитонутриентов, а также изыскание методов регуляции синтеза растениями данных микро-нутриентов.

Биообогащение рассматривается в настоящее время как наиболее перспективное, передовое и экономически оправданное направление повышения качественных показателей сельскохозяйственной продукции в первую очередь за счет ликвидации дефицита таких нутриентов, как каротиноиды, железо, йод и цинк в рационе питания более половины населения земного шара, проживающего преимущественно в развивающихся странах [20]. Биообогащение растений железом рассматривается как реальный путь ликвидации железодефицитных состояний, в том числе анемий, выявляемых, согласно данным WHO (World Health Organization), у

41% женщин и 27% детей [21]. Кроме того, имеются данные, что провитамины и витамины, образующиеся в растениях, подвергнутых различным методам биообогащения, имеют большую биодоступность для организма человека. Это показано, в частности, для витамина А, образующегося в организме человека из его провитамина, синтезируемого в «биообогащенных» рядом минералов бананах [22]. Усвоение цинка из пшеницы, биообогащенной этим важнейшим микроэлементом, у женщин было на 2,7–5,7 мг/день выше (суточная норма 12 мг), чем при потреблении обычной пшеницы [23].

В целом, в научном мире укрепилось мнение, что такой метод обеспечения человека витаминами является, безусловно, перспективным [24]. Перспективам биообогащения продуктов питания цинком, железом, каротиноидами, токоферолом, полиненасыщенными жирными кислотами, пантотеновой кислотой (витамином В₅), аскорбиновой кислотой, глутатионом, фолиевой кислотой, витамином В₂ посвящен специальный выпуск журнала «Physiol Plant» в 2006 г., а вводная статья носит весьма оптимистичное название «Новая эра в исследовании метаболизма растений открывает блестящие перспективы для биообогащения и питания человека» [25]. Биообогащение рассматривается также как метод повышения резистентности растений к различным видам абиотического стресса: повышенной температуре, УФ-облучению, возрастающему уровню активных форм кислорода и азота, различным контаминантам [26].

Теоретическим базисом для разработки таких технологий является концепция, получившая название нутриомика (иономика). В рамках нутриомики нутриент-минерал рассматривается как сигнальная молекула либо субстрат, инициирующий комплекс биохимических процессов в клетках растения, которые, в свою очередь, могут регулироваться на геномном, транскриптомном, протеомическом (в данном случае биосинтетическом) и метаболическом уровнях. Таким образом, нутриомика позволяет выявлять интегрированные функции и взаимоотношения нутриентов-минералов на различных иерархических уровнях – молекулярном, клеточном, органном и макроуровне [27].

Большинство разработок по биообогащению, проводимых в рамках концепции нутриомики, направлено, в конечном счете, на модификацию белковых компонентов транспортных систем минералов и металлоферментов, участвующих в биосинтезе определенных фитохимических соединений. Известно, что поступление минералов в растения осуществляется как путем диффузии, так и с помощью специфичных транспортных систем. Такие высокоэффективные транспортные системы описаны, например, для Fe²⁺ [28]. Для растения они исключительно важны, поскольку лимитируют синтез фермента никотинаминсинтетазы, катализирующего образование никотинамина, играющего важнейшую роль в гомеостазе железа и цинка у высших растений [29]. В механизме действия таких

транспортных систем для катионов ведущую роль играет семейство белков толерантности к металлам (metal tolerance proteins, MTPs), которые идентифицированы во многих растениях и являются специфичными для Zn^{2+} , Mn^{2+} и Fe^{2+} [30].

Нутриомика растений активно развивается во многих странах, в том числе в Китае, где с ее помощью в настоящее время свершается «Вторая зеленая революция», которая базируется на применении растений, адаптированных к почвам с низким плодородием. Первая подобная «революция» происходила в 1960-е гг., целью которой было формирование высокого плодородия почв, и она характеризовалась массовым и подчас неоправданным применением минеральных удобрений. Последствия ее были весьма печальны – в 2010 г. в 13 из 29 провинций страны почва, благодаря повышенному содержанию в ней азота, оказалась практически не пригодной для земледелия [31]. В настоящее время в Китае активно применяется методология «биообогащения» в рамках упомянутой международной программы HarvestPlus, конкретно – ее подпрограммы HarvestPlus China. Основные проекты, осуществляемые в стране в соответствии с этой подпрограммой, – разработка методов обогащения растений биодоступным железом (4 проекта), цинком (1 проект), провитамином А – каротиноидами (2 проекта) (<http://www.harvestplus-china>).

Изменение метаболизма растений возможно также в результате воздействия различных регуляторов природного происхождения, в частности на основе гуминовых веществ торфа. Эти соединения обладают свойствами тончайших регуляторов биохимических и физиологических процессов в растительной клетке, что предполагает широкий спектр проявления их физиологической активности, в частности возможность усиления биосинтеза в растениях биологически активных веществ [32, 33]. Подобные эффекты биологически активных гуминовых соединений позволяют рассматривать применение препаратов на их основе в качестве одного из методов биообогащения. Более того, подобный подход позволит получать продукты растениеводства, лишенные недостатков, свойственных генетически модифицированным культурам, и, тем самым, приблизить их по качественным характеристикам к экологическим продуктам. Наиболее целесообразно применять такие технологии для выращивания зерновых культур, широко используемых не только для производства хлебобулочных изделий, но и в качестве зеленых кормов для животноводства. Так, в исследованиях, проведенных в СибНИИСХиТ, показано, что обработка вегетирующих растений пшеницы растворами препаратов торфа в малых дозах (0,01–0,0001%) позволяет увеличить содержание белка в зерне на 15%, а сбор белка с гектара – на 18%. При обработке семян озимой ржи осенью перед посевом либо весной выявлено повышение содержания на 15–22% в зеленой массе содержания витаминов E, B₁, B₂, B₆, пантотеновой кислоты, ниацина, каротиноидов. В ходе совместных исследований с Томским государственным университе-

том выявлено, что малые дозы этих препаратов способствуют повышению в 4–6 раз ростового индекса клеток культуры княжика сибирского (*Atragene sibirica* L.) и увеличению количества разновидностей фитохимических соединений, синтезируемых данными клетками [34].

Таким образом, в настоящее время разработаны и успешно применяются технологии повышения пищевой ценности продуктов питания. Наибольший интерес представляют те из них, которые основаны на регуляции метаболизма клеток растений посредством направленного изменения потребления ими нутриентов – микроэлементов. Использование таких технологий позволяет обогатить растения, предназначенные как для потребления человеком, так и для использования в качестве кормов сельскохозяйственными животными, органоминеральными комплексами, витаминами, фитохимическими соединениями, обладающими широким спектром биологических эффектов, способствующими снижению уровня алиментарно-зависимых заболеваний и смертности от данных патологий.

Результаты исследования были представлены автором на Международной молодежной научной школе «Пищевые технологии и биотехнологии» (Томск, 18–22 июня 2012 г.), организованной ФГБ ОУ ВПО «Национальный исследовательский Томский государственный университет» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 12.741.11.0112 от 14 мая 2012 г.).

Литература

1. Спиричев В.Б. Научное обоснование применения витаминов в профилактических и лечебных целях. Сообщение 1. Недостаток витаминов в рационе современного человека: причины, последствия и пути коррекции // Вопросы питания. 2010. № 5. С. 4–14.
2. Beddington J. Food security: contributions from science to a new and greener revolution // Philosophical Transaction of the Royal Society. Biological Sciences. 2010. Vol. 365, № 1537. P. 61–71.
3. Позняковский В.М., Шатнюк Л.Н., Спиричев В.Б. Обогащение пищевых продуктов витаминами и минеральными веществами. Наука и технология. Новосибирск : Сиб. универ. изд-во, 2005. 548 с.
4. Epstein E., Bloom A.J. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. 2004. 2nd edn. Sunderland, MA : Sinauer Associates. 546 p.
5. Martini C., Butelli E., Petroni K., Tonelli C. How Can Research on Plants Contribute to Promoting Human Health? // The Plant Cell. 2011. Vol. 23, № 5. P. 1685–1699.
6. Краснов Е.А., Якимова Т.В., Удинцев С.Н. и др. Гипогликемическое действие растительного полиэкстракта // Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. 2010. № 12. С. 34–38.
7. Kennedy D.O., Wightman E.L. Herbal Extracts and Phytochemicals: Plant Secondary Metabolites and the Enhancement of Human Brain Function // Advanced Nutrition Journal. 2011. Vol. 2. P. 32–50.
8. Newman D.J., Cragg G.M. Natural products as sources of new drugs over the last 25 years // Journal of Natural Products. 2007. Vol. 70. P. 461–477.

9. *Нормы физиологических потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации. Методические рекомендации* МР 2.3.1.2432–08. М., 2008. 39 с.
10. *Ноздрюхина Л.П., Гринкевич Н.И.* Нарушения минерального обмена и пути его коррекции. М. : Наука, 1980. 280 с.
11. *Poscheinrieder C., Allue J., Tolra R. et al.* Trace Elements and Plants Secondary Metabolism: Quality and Efficacy of Herbal Products // Trace Elements as Contaminants and Nutrients / ed. by M.N.V. Prasad Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, 2008. P. 99–120.
12. *Conn S., Gilliam M.* Comparative physiology of elemental distributions in plants // *Annals of Botany*. 2010. № 105 (7). P. 1081–1102.
13. *Prasad M.N.V.* Biofortification: Nutritional Security and Relevance to Human Health // Trace Elements as Contaminants and Nutrients / ed. by M.N.V. Prasad Published by John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, 2008. P. 161–182.
14. *Arscott S., Goldman I.* Biomass Effects and Selenium Accumulation in Sprouts of Three Vegetable Species Grown in Selenium-enriched Conditions // *HortScience*. 2012. Vol. 47, № 4. P. 497–502.
15. *Windisch W., Schedle K., Plitzner C., Kroismayr A.* Use of phytogetic products as feed additives for swine and poultry // *Journal of Animal Science*. 2008. Vol. 86. P. E140–E148.
16. *European Commission*. 2003. Regulation (EC) №. 1831/2003 of the European Parliament and of the council of 22 September 2003 on additives for use in animal nutrition // *Official Journal of European Union*. 2003. Vol. 268. P. 29–43.
17. *Удинцев С.Н., Жилякова Т.П., Мельников Д.П.* Перспективы применения травы и шрота чабреца // *Свиноводство*. 2010. № 5. С. 18–21.
18. *Жилякова Т.П., Свиридова Т.П., Зиннер Н.С. и др.* Применение травы копеечника альпийского для повышения эффективности выращивания поросят-сосунов // *Научное обеспечение агропромышленного комплекса России : материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. памяти П.Г. Гареева*. Казань : Центр инновационных технологий, 2012. С. 387–390.
19. *Position of the American Dietetic Association: food fortification and dietary supplements* // *Journal of American Dietetic Association*. 2001. № 1, vol. 101(1). P. 115–125.
20. *Gibson T.* Strategies for preventing micronutrient deficiencies in developing countries // *Asia Pacific Journal of Clinical Nutrition*. 2004. Vol. 13 (Suppl). P. S23.
21. *Stoltzfus R.J.* Iron Interventions for Women and Children in Low-Income Countries // *J. of Nutrition*. 2011. Vol. 141, № 4. P. 756S–762S.
22. *Bresnahan K.A., Arcsott S., Tanumihardjo S.* Vitamin A bioefficacy of traditional and provitamin A-biofortified banana // *FASEB J*. 2011. Vol. 25, № 96.2.
23. *Rosado J.L., Hambidge K.M., Miller L.V. et al.* The Quantity of Zinc Absorbed from Wheat in Adult Women Is Enhanced by Biofortification // *Journal of Nutrition*. 2009. Vol. 139, № 10. P. 1920–1925.
24. *Fitzpatrick T.B., Basset G.J.C., Borel P., Carrar F.* Vitamin Deficiencies in Humans: Can Plant Science Help? // *The Plant Cell* February 2012. Vol. 24, № 2. P. 395–414.
25. *Foyer C.H., Della P.D., Van Der Straeten D.* A new era in plant metabolism research reveals a bright future for bio-fortification and human nutrition // *Plant Physiology*. 2006. Vol. 126 (3). P. 289–290.
26. *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era Climate Change* / ed. by P. Ahmad, M.N.V. Prasad. Springer Science+ Business Media, LLC, 2012. 516 p.
27. *Memon A.R., Yildizhan Y., Kaplan E.* Metal Accumulation in crops – Human Health Issues. // Trace Elements as Contaminants and Nutrients / ed. by M.N.V. Prasad. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, 2008. P. 81–98.

28. Conte S.S., Walker E.L. Transporters Contributing to Iron Trafficking in Plants // *Molecular Plant*. 2011. № 4 (3). P. 464–476.
29. Hofmann N.R. Nicotianamine in Zinc and Iron Homeostasis // *Plant Cell*. 2012. Vol. 24. P. 373.
30. Podar D., Scherer J., Noordally Z. et al. Metal Selectivity Determinants in a Family of Transition Metal Transporters // *The Journal of Biological Chemistry*. 2012. Vol. 287. P. 3185–3196.
31. Yan X., Wu P., Ling H. et al. Plant Nutriomics in China: An Overview // *Annals of Botany*. 2006. Vol. 98(3). P. 473–482.
32. Бузлама В.С., Шабунин С.В. Структура и биологическая активность гуминовых веществ // *Ветеринария*. 2007. № 6. С. 48–50.
33. Чуков С.Н. Гуминовые вещества: результаты и перспективы исследований // *Гуминовые вещества в биосфере : тез. докл. III Всерос. конф.* СПб., 2005. С. 50–51.
34. Титова Э.В., Удинцев С.Н., Кравец А.В. и др. Механизм действия малых доз препаратов из торфа на растения // *Плодородие*. 2005. № 3. С. 23–25.

Поступила в редакцию 21.05.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 81–91

doi: 10.17223/19988591/18/9

Sergey N. Udintsev¹, Tatiana P. Zhilyakova²

¹*Syberian State Medical University, Tomsk, Russia*

²*Siberian Research Institute of Agriculture and Peat of the Russian Academy of Agricultural Sciences, Tomsk, Russia*

MODERN METHODS OF INCREASING AGRICULTURAL PRODUCTS NUTRITIONAL VALUE

One of the basic factors defining the health of a nation is nutrition quality. Malnutrition, the deficiencies of vitamins, organo-mineral complexes, phytochemicals, is common in a great number of countries and is a cause of “alimentary-dependent” diseases – obesity, diabetes, pathology of heart and gut and oncological diseases. In Russia, the problem of malnutrition is acute.

The main reason for micronutrients deficiency in food is a result of their decreasing in agricultural products because of extensive manufacture technologies. The amelioration of food products for micronutrients content and contamination decreasing is one of the most important elements of food security.

There are several approaches to solve this problem. One of them is fortification of ready food products with deficient micronutrients (conventional food) or their application in a form of dietary supplements (nutraceuticals). The next approach is application of agrotechnologies, providing fortified plants with an additional quantity of microelements by means of out-of-roots treatment or by means of hydroponic technologies.

The definite elements in plants are known to participate in the synthesis of vitamins, organo-mineral complexes and phytochemicals which play an important role in preventing diseases and increasing host functional activity. The plants with an increased level of some phytonutrients are applied as well in agriculture as food additives – phytogenics. One more way is to develop and apply agrotechnologies to change plants metabolism for regulating microelements in plants. This direction, biofortification, includes conventional selective breeding, genetic engineering or application of definite

substances for regulating plants biosynthesis of some micronutrients. The theoretical basis of biofortification methodology is plants nutriomic (ionomic). According to nutriomic, a microelement as a signal or a substrate stimulates a number of biochemical processes in the cell that can be regulated at transcriptional, translational or metabolic levels. Plants nutriomic is implemented, for example, in China, where the problem of carotinoids, zinc or iron in food products is very crucial. The change of plants metabolism is possible as a result of some natural origin regulators application, including peat humic acids. The treatment of vegetating wheat with these substances solutions was shown to increase the protein amounts in grain, the level of E, B₁, B₂, B₃, B₆, B₉ and carotenoids. In experiments, these substances increased the growth index and the variety of phytochemicals of plants cells in culture.

Key words: *nutrition disturbances; phytonutrients; biofortification; micronutrients; agrotechnologies.*

Received May 21, 2012

УДК 573.6.086:632.937
doi: 10.17223/19988591/18/10

М.В. Штерншиц

Новосибирский государственный аграрный университет (г. Новосибирск, Россия)

ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ БИОТЕХНОЛОГИИ МИКРОБНЫХ СРЕДСТВ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ В РОССИИ

Рассмотрены основные тенденции развития биотехнологии микробных средств защиты растений в историческом, научном и социальном аспектах. Обсуждены ключевые моменты разработки биопрепаратов для контроля численности насекомых-фитофагов и фитопатогенных организмов. Отмечены перспективы создания и применения биопрепаратов на основе природных штаммов микроорганизмов.

Ключевые слова: биотехнология; биопрепараты; микроорганизмы; бакуловирусы; средства защиты растений.

Растения, являющиеся основой сельскохозяйственных и лесных экосистем, подвергаются постоянным атакам насекомых-фитофагов и фитопатогенных микроорганизмов. Для защиты растений используются различные средства и методы, из которых наиболее распространены химические пестициды. Несмотря на высокую эффективность в подавлении численности вредных организмов, химические пестициды одновременно влияют на полезные нецелевые объекты, вызывают развитие резистентности у фитофагов и фитопатогенов, что приводит к нежелательному увеличению норм расхода пестицидов. Постепенное накопление синтетических химических средств защиты растений в почве, водоемах, растительной продукции отрицательно влияет на здоровье человека и животных. Экологически безопасной альтернативой химическим пестицидам служат биологические препараты, созданные на основе природных микробных агентов регуляции численности фитофагов и фитопатогенов. Начало развитию биотехнологии микробных средств защиты растений было положено еще в XIX в. в работах известного российского ученого И.И. Мечникова, первого в мире создавшего биологический препарат на основе выделенного им из природы энтомопатогенного гриба *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sor. Приоритет России в биотехнологии производства микробных средств защиты растений признается и современными зарубежными учеными [1]. Из-за недооценки ряда факторов и недостатка знаний производство и использование этого препарата в защите растений от фитофагов через несколько лет прекратилось. Интерес к исследованиям по энтомопатогенным биопрепаратам в России возрос в 40-е гг. XX в., а к 1960-м гг. разработаны отечественные бактериальные препараты

на основе *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) – «Дендробациллин» и «Энтобактерин», производство которых было освоено Бердским заводом биопрепаратов, в настоящее время – ПО «Сиббиофарм» (г. Бердск, Новосибирская обл.). Позже начались работы по биотехнологии микробных средств защиты растений от болезней на основе природных штаммов бактерий и грибов-антагонистов фитопатогенов. Первым грибным препаратом, разработанным на основе *Trichoderma viride* (*lignorum*) (ВИЗР, Санкт-Петербург), стал «Триходермин», а бактериальным – «Планриз» (первоначальное название «Ризоплан») (Институт генетики и цитологии АН Республики Беларусь) на основе *Pseudomonas fluorescens*.

Что касается разработки биопрепаратов как альтернативы химическим гербицидам, то в России они пока находятся на уровне исследований природных микробиологических агентов регуляции численности сорных растений, сосредоточенных во Всероссийском научно-исследовательском институте защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург) [2].

Ключевыми вопросами биотехнологии микробных средств защиты растений от вредителей и болезней являются: выбор наиболее пригодных агентов биологической регуляции численности фитофагов и фитопатогенов, механизм их взаимодействия с вредными видами и окружающей средой, способы производства и форма препаратов, повышение эффективности использования в сельском и лесном хозяйстве. Отметим также, что основой этих препаратов являются как живые культуры микроорганизмов, так и продукты их метаболизма (токсины, ферменты и др.).

Энтомопатогенные препараты. Из энтомопатогенных биопрепаратов наиболее распространены бактериальные – на основе спор и токсинов энтомопатогенной бактерии *Bt*. Первый отечественный бактериальный инсектицид «Дендробациллин» разработан в 1953 г. профессором Иркутского государственного университета Е.В. Талалаевым. В 1949 г. в очаге массового размножения сибирского шелкопряда Е.В. Талалаев выделил бактерию *Bt* subsp. *dendrolimus*, которая послужила основой препарата. В ВИЗРе вскоре был разработан биопрепарат «Энтобактерин» на основе *Bt* subsp. *galleriae*, выделенной из гусениц пчелиной огневки. Позже в качестве хозяев разных подвидов *Bt* были выявлены насекомые не только отряда чешуекрылых, но и двукрылых, и жесткокрылых, что привело к разделению бактерии на патоварианты А, В, С и др. При этом каждый патовариант, активный только для определенного круга насекомых, отличался по форме белкового кристалла δ-эндотоксина как основного действующего начала. Так, токсичный для гусениц кристалл имеет бипирамидальную форму, а токсичный для личинок жуков – характеризуется пластинчатой формой в виде квадратов, прямоугольников и ромбов.

Помимо упомянутых выше биопрепаратов «Энтобактерин» и «Дендробациллин», в России разработаны препараты «Лепидоцид» (ВНИИ «Биохиммашпроект», г. Москва) на основе *Bt* subsp. *kurstaki* и «Битоксибациллин»

(БТБ) (создан во Всесоюзном институте сельскохозяйственной микробиологии) на основе *Bt subsp. thuringiensis*, которые используются в настоящее время в сельском и лесном хозяйствах. В соответствии с названием БТБ содержит наряду с белковым эндотоксином β -экзотоксин. Этот токсин нуклеотидной природы, как правило, продуцируется *Bt subsp. thuringiensis*. Содержание двух микробных токсинов в препарате расширяет спектр его действия.

Как основа грибных биопрепаратов важны представители энтомопатогенных грибов из отделов Zygomycota и Deuteromycota царства Fungi [3]. В России разработаны препараты на основе энтомофторовых грибов *Conidiobolus obscura* (ранее *Entomophthora thaxteriana*) и *Conidiobolus thromboides* (ранее *E. pyriformis* = *E. virulenta*) [4, 5], однако они не нашли широкого применения в защите растений. Большее значение в биотехнологии микробных средств защиты растений имеют энтомопатогенные грибы, входящие в отдел Deuteromycota. Большинство несовершенных грибов – паразитов членистоногих – относится к родам *Beauveria*, *Isaria* (бывший род *Paecilomyces*), *Metarhizium*, *Lecanicillium* (ранее *Verticillium*). На основе этих грибов созданы российские препараты «Боверин» [6] и «Вертициллин» [7], эффективные в защите тепличных культур от сосущих вредителей.

К категории микробных средств защиты растений относят также группу вирусных энтомопатогенных препаратов. Их основу составляют бакуловирусы как высокоспецифичные природные регуляторы численности насекомых. Род *Baculovirus* представлен группами А и В. В группу А входят вирусы ядерного полиэдроа (ВЯП) с ДНК-содержащим палочковидным вирионом. Вирионы располагаются в белковом матриксе так, что формируются многогранники, называемые полиэдрами. В группу В входят вирусы – возбудители гранулеза (ВГ), отличающиеся от ВЯП тем, что одиночный вирион помещен в белковую капсулу (гранулу).

Во второй половине XX в. российскими исследователями выделены и идентифицированы бакуловирусы ряда насекомых, в том числе ВЯП капустной совки, непарного шелкопряда, шелкопряда-монашенки, рыжего соснового пилильщика (РСП), а также ВГ яблонной плодожорки, капустной белянки, лугового мотылька, озимой совки, сибирского коконопряда [8, 9]. На их основе разработаны отечественные препараты под общим названием «Вирины» («Вирин-КС» против капустной совки, «Вирин-Диприон» против РСП, «Вирин-ГЯП» против яблонной плодожорки и др.). По ассортименту этих биопрепаратов Россия занимала лидирующее положение в мире. Однако в данный период нет ни одного зарегистрированного российского «Вирина», что отражает неблагоприятную тенденцию в биотехнологии вирусных энтомопатогенных препаратов, обладающих самой высокой степенью экологической безопасности.

Биопрепараты против болезней растений. Важная роль в подавлении развития болезней растений принадлежит грибам-антагонистам. Грибы обладают широким спектром антагонистических свойств – гиперпаразитиз-

мом, конкуренцией за питательный субстрат, продуцируют антибиотики и другие вещества, угнетающие жизнедеятельность фитопатогенов. Большинство грибов, используемых в биотехнологии средств защиты растений от болезней, относится к несовершенным грибам.

Первый отечественный биопрепарат против болезней растений создан в 60-е гг. XX в. в ВИЗРе на основе гриба *Trichoderma viride (lignorum)*. Грибы этого рода могут подавлять развитие фитопатогенов путем прямого паразитирования, но превалирует антагонизм за счет продуцирования ряда антибиотиков (виридин, глиотоксин и др.). Позднее, включая современный период, была разработана серия препаратов на основе *Trichoderma harzianum*, *T. koningii*, *T. asperellum* и др. [10, 11]. В последнее время препараты, содержащие грибы рода *Trichoderma*, зарегистрированы под названиями «Глиокладин» и «Стернифаг» (ВИЗР и ЗАО «Агробиотехнология, г. Москва). Круг грибных антагонистов, используемых для создания отечественных биопрепаратов в защите растений, расширяется. Разработаны препарат «Вермикулен» на основе *Penicillium vemiculatum* и «Хетомин» на основе грибов рода *Chaetomium* (ВНИИ масличных культур, г. Краснодар).

Конкуренцию грибным препаратам, контролирующим численность возбудителей болезней растений, составляют бактериальные. В основе использования бактериальных препаратов против болезней растений также лежит механизм антибиоза, регулирующий взаимоотношение микроорганизмов в природе. Источником получения штаммов бактерий-антагонистов служат, как правило, супрессивные почвы. В настоящее время бактериальные препараты против болезней растений более распространены, чем грибные. Их основой являются бактерии двух родов – *Pseudomonas* и *Bacillus*.

Сапрофитные псевдомонады, заселяющие ризосферу, являются естественными регуляторами фитопатогенных микроорганизмов: *Pseudomonas fluorescens*, *P. putida*, *P. aureofaciens* и другие виды. Данные неспорообразующие бактерии характеризуются быстрым ростом, продуцируют антибиотики, бактериоцины и сидерофоры, а также ростовые стимуляторы. Эти свойства обуславливают защитный эффект псевдомонад от фитопатогенов, а также стимулируют рост растений. Среди антибиотиков, продуцируемых псевдомонадами, обнаружены феназин-1-карбоновая кислота, производные флороглюцина, пирролнитрин и др. Синтезируемые псевдомонадами сидерофоры образуют стабильные комплексы с трехвалентным железом: связывая ионы трехвалентного железа в почве, сидерофоры лишают многие виды фитопатогенных грибов необходимого элемента питания, что приводит к остановке их развития.

На возможность использования бактерий р. *Pseudomonas* для подавления болезней растений обратили внимание еще в 1939 г. Е.Ф. Березова и А.Н. Намумова. Но только в конце 80-х гг. XX в. А.Н. Перебитюк (Институт генетики и цитологии АН Республики Беларусь) разработал биопрепарат «Планриз» на основе *P. fluorescens* штамма AP-33. Впоследствии российскими учеными,

работающими в разных регионах России, включая Сибирь, созданы препараты на основе местных штаммов *P. fluorescens* и *P. aureofaciens*, например: «Псевдобактерин-2» (Институт биохимии и физиологии микроорганизмов РАН, г. Пущино, Московская обл.), «Агат-25-К» (ТОО «БИО-БИЗ и Ко, г. Москва), «Бинорам» (Институт генетики и цитологии СО РАН, г. Новосибирск), «БиоВайс» (ООО «Планта-Плюс», г. Томск) и др.

Из аэробных спорообразующих бактерий наибольшее значение как основа биопрепаратов против болезней растений имеет *Bacillus subtilis*. Бактерии *B. subtilis* являются наиболее продуктивными из рода *Bacillus* по синтезу антибиотиков, которые подавляют рост фитопатогенных микроорганизмов. рядом российских авторов выделены разные штаммы культуры этой бактерии, подавляющие фитопатогенные микроорганизмы, что привело к созданию ассортимента биопрепаратов на основе *B. subtilis*. После первого зарегистрированного в России препарата «Бактофит» (ГНЦ прикладной микробиологии, пос. Оболенск, Московская обл.; ПО «Сиббиофарм») появились «Фитоспорин» (Башкортостан), а также «Алирин-Б» и «Гамаир» (ВИЗР).

Примером препарата, разработанного в России на основе специализированного гиперпаразита фитопатогенных грибов, может служить «Ампеломидин» (разработан О.Б. Натальиной и Л.А. Пузановой – КГАУ и СКЗНИИСиВ, г. Краснодар), достаточно широко используемый в тепличных хозяйствах в конце XX в. Основа этого биологического фунгицида – пикнидиальный гриб *Ampelomyces quisqualis*, в естественных условиях паразитирующий на мицелии, конидиях и клейстотециях мучнисто-росяных грибов – *Erysiphe* spp., *Sphaerotheca* spp., *Podosphaera* spp.

При выборе агента биоконтроля для создания всех микробных средств защиты растений важна селекция исходных штаммов на вирулентность, продуктивность, способность синтезировать ферменты или токсины. Результатом такого отбора является штамм, превосходящий по качеству эталонные культуры продуцента препарата, необходимого для производства. Важен подбор оптимальной питательной среды для культивирования биологических агентов. Культивирование в жидкой питательной среде (глубинный способ) используют, как правило, для получения бактериальных препаратов, и в определенной степени грибных. Грибные препараты получают не только глубинным, но и поверхностным, а также глубинно-поверхностным культивированием. Это связано с тем, что бластоспоры грибов, получаемые в глубинной культуре, не столь жизнеспособны и активны, как конидии, образуемые грибами на поверхности питательной среды. В последние годы более популярным стал способ поверхностного культивирования грибов на сыпучих субстратах. Главной особенностью производства вирусных энтомопатогенных препаратов является накопление вирусной биомассы на живых насекомых с последующим извлечением бакуловирусов из погибших особей, что более трудоемко, но экономически выгоднее из-за малых норм расхода вирусных инсектицидов. Технология размножения бакуловирусов

на культуре клеток насекомых изучалась в России начиная со второй половины XX в., однако практического воплощения эта технология не получила из-за экономической нецелесообразности. Отмеченные особенности получения биопрепаратов определяют возможность их производства в условиях крупнотоннажного либо малотоннажного регионального (в биолaborаториях или специализированных фирмах) производства. ПО «Сиббиофарм» – единственное в России предприятие для крупнотоннажного производства биопрепаратов. Помимо этого имеется сеть биолaborаторий и небольших фирм для регионального малотоннажного производства биологических средств защиты растений. Концепция малотоннажного производства, предложенная около 25 лет назад ведущими учеными и поддержанная Минсельхозом РФ, сыграла значительную роль в развитии биотехнологии микробных средств защиты растений. В то время был разработан ряд технологических регламентов биопрепаратов с ускоренной регистрацией для производства в условиях биолaborаторий, что привело к усилению использования биопрепаратов в защите растений. Одновременно были разработаны и предложены специальные ферментаторы для малотоннажных производств в биолaborаториях [12]. Некоторые биопрепараты, такие как «Бактороденцид» (ВНИИ сельского хозяйства и микробиологии, Санкт-Петербург), на основе *Salmonella enteritidis*, патогенной для грызунов, производились исключительно в этих условиях [13].

В производстве препаратов важным завершающим этапом является приготовление препаративной формы (формуляция действующего начала). Препаративная форма тесно связана с технологией применения биопрепаратов и со сроком их хранения. От того, насколько она будет способствовать проявлению потенциала штамма-продуцента, зависит и эффективность микробного препарата. Современные разработчики биопрепаратов учитывают необходимость оптимизации препаративной формы, что недооценивалось на первых этапах развития биотехнологии. Кроме того, неотъемлемая часть технологического процесса получения биопрепаратов – их стандартизация и оценка качества. Без этого невозможно их рациональное использование в биологической защите растений.

Хотя главным преимуществом биопрепаратов является высокая степень экологической безопасности, их эффективность не всегда соизмерима с эффективностью химических пестицидов в связи с большей зависимостью от температуры, влажности, инсоляции. Для устранения этого необходимо дальнейшее изучение механизмов взаимодействия биоагентов с мишенью и с окружающей средой для усиления активности действующего начала [14]. Перспективны также исследования и разработка биопрепаратов полифункционального действия [15, 16]. Так, разработана технология получения комплексных препаратов серии «Хитозар Био», в которых клетки микробов-антагонистов *B. subtilis* и *T. viride* иммобилизуют на хитин-хитозановых носителях. Представляет также интерес выявленное действие

Bt на фитопатогенные грибы, что может расширить область применения *Bt*-препаратов в случае направленной селекции штаммов [16]. Заслуживает внимания и разработка препаратов на основе очищенного и активированного эндотоксина *Bt* [17].

В России, являющейся родиной первого в мире микробиологического препарата для защиты растений, периодически происходит возрастание интереса к исследованиям и разработке биопрепаратов для контроля численности фитофагов и фитопатогенов. Это связано, с одной стороны, с тем, что есть осознание настоящей необходимости перехода на экологически безопасные средства защиты растений, с другой стороны, помимо научных и производственных проблем создания и применения биопрепаратов существуют социально-экономические. Подъем в производстве и использовании биологических препаратов для защиты растений, который происходил в России в 80-е гг. XX в., сменился на рубеже веков спадом из-за изменений в социально-политическом обустройстве общества. В последние годы объем производства микробных средств защиты растений стал увеличиваться, но еще не столь быстрыми темпами. Для интенсификации производства и применения биологических препаратов необходимы дальнейшие исследования по отбору наиболее пригодных агентов биологической регуляции численности фитофагов, разработке технологии их производства, повышению эффективности использования в сельском и лесном хозяйстве. Одними из проблем, тормозящих развитие биотехнологий микробных средств защиты растений в России, является бюрократическая и финансовая сложность государственной регистрации биопрепаратов, а также отсутствие льгот производителям продукции, использующим для защиты растений биопрепараты. При поддержке государства научные достижения российских ученых в области биотехнологии микробных средств защиты растений будут успешно реализованы и послужат дальнейшей экологизации растениеводства, что в конечном итоге обеспечит улучшение качества жизни и здоровья человека.

Результаты исследования были представлены автором на Международной молодежной научной школе «Пищевые технологии и биотехнологии» (Томск, 18–22 июня 2012 г.), организованной ФГБ ОУ ВПО «Национальный исследовательский Томский государственный университет» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 12.741.11.0112 от 14 мая 2012 г.).

Литература

1. Lord J.C. From Metchnikoff to Monsanto and beyond: The path of microbial control // J. Invertebrate Pathology. 2005. Vol. 89. P. 19–29.
2. Берестецкий А.О. Проблемы и достижения в области биологической борьбы с сорными растениями при помощи фитопатогенных грибов // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38. С. 1–14.

3. *Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты* / под ред. В.В. Глупова. М. : Круглый год, 2001. 736 с.
4. *Воронина Э.Г.* Энтомофторовые грибы и препараты эпизоотического и токсического действия // *Защита и карантин растений*. 1997. № 5. С. 12–13.
5. *Лобанова Н.В., Ракишина М.Ц., Штерншиц М.В.* Производство и применение пириформина в защите овощей закрытого грунта от вредителей. Новосибирск : СО ВАСХ-НИЛ, 1989. 21 с.
6. *Павлюшин В.А., Евлахова А.А., Тарасов Л.Г., Новикова И.И.* Технологический регламент получения боверина. СПб. : ВИЗР, 1994. 28 с.
7. *Павлюшин В.А., Митина Г.В., Конюхов В.П., Новикова И.И.* Лабораторный регламент на производство вертициллина. М. : ВИЗР; СПб., 1993. 66 с.
8. *Гулий В.В., Штерншиц М.В., Колтунов Е.В.* Основные итоги и перспективы разработки вирусологического метода борьбы с вредителями // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 1976. № 5. С. 36–43.
9. *Орловская Е.В.* Биологические аспекты использования энтомопатогенов для регуляции численности насекомых – вредителей леса // *Информационный бюллетень ВПС МОББ*. 2002. № 33. С. 141–146.
10. *Тюльпанова В.А., Громовых Т.И., Малиновский А.Л. и др.* Биотехнология новых форм грибных фунгицидов для защиты растений // *Сибирский экологический журнал*. 1997. № 5. С. 495–500.
11. *Коломбет Л.В.* Грибы рода *Trichoderma* – продуценты биопрепаратов для растениеводства // *Успехи медицинской микологии*. М., 2007. Т. 1. С. 323–371.
12. *Огарков Б.Н.* *Mycota* – основа многих биотехнологий. Иркутск : *Время странствий*, 2011. 207 с.
13. *Кандыбин Н.В.* Бактериальные средства борьбы с грызунами и вредными насекомыми. М. : Агропромиздат, 1989. 175 с.
14. *Штерншиц М.В.* Энтомопатогены – основа биопрепаратов для контроля численности насекомых. Новосибирск : НГАУ, 2010. 160 с.
15. *Новикова И.И.* Биологическое обоснование использования полифункциональных препаратов на основе микробов-антагонистов в защите растений от болезней // *Защита и карантин растений*. 2005. № 2. С. 15–16.
16. *Смирнов О.В., Гришечкина С.Д.* Изучение действия биопрепаратов на основе *Bacillus thuringiensis* на фитопатогенные грибы // *Вестник защиты растений*. 2010. № 1. С. 27–35.
17. *Каленек Л.К., Шроль О.Ю., Иванова Л.Н., Кублик В.А.* Биологический препарат Битиплекс для защиты лесов от рыжего соснового пилильщика // *Лесное хозяйство*. 2005. № 6. С. 44–45.

Поступила в редакцию 15.05.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 92–100

doi: 10.17223/19988591/18/10

Margarita V. Shternshis

Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

TRENDS OF MICROBIAL PESTICIDES BIOTECHNOLOGY DEVELOPED FOR PLANT PROTECTION IN RUSSIA

The article is devoted to formation and development of Russian research in microbial pesticides for pest insect and plant disease control. Historical, scientific and social aspects have been briefly reviewed. Great Russian microbiologist Elie Metchnikoff was

*the first who proposed to use natural entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* as a basis of microbial insecticide for plant protection. This discovery began the era of microbial pesticide biotechnology all over the world. In Russia, a new wave of interest to ecologically safe microbial pesticides has been arose in the middle of the XX century due to the organization of All-Russian (then All-Union) Institute for Plant Protection (Saint-Petersburg). First of all, bacterial insecticides based on *Bacillus thuringiensis* (Bt) were developed, tested and registered for commercial use, including Dendrobacillin® (Bt subsp. dendrolimus) and Entobacterin® (Bt subsp. galleriae). Later, Lepidocid® based on Bt subsp. kurstaki and Bitoxibacillin® based on Bt subsp. thuringiensis were developed. Now these two microbial pesticides are widely used for plant protection in agriculture and forestry. Due to two bacterial toxins contained in Bitoxibacillin® it is active both for Lepidopteran and Coleopteran insects. Fungi causing insect diseases are also important for microbial control. In 1960–1980, Russian researchers developed the fungal insecticides based on *Conidiobolus obscura* and *Conidiobolus thromboides*, although these pesticides were not widely used. Microbial insecticides based on fungi of *Beauveria* and *Lecanicillium* genera are of more interest for plant protection, especially in greenhouses. Baculoviruses as the most ecologically safe natural agents of microbial insect control were actively studied by Russian scientists in the second half of the XX century. The viral insecticides based on nucleopolyhedroviruses of *Mamestra brassicae*, *Lymantria dispar*, *Lymantria monacha* and *Neodiprion sertifer* as well as based on granulovirus *Cydia pomonella*, *Pieris brassicae*, *Pyrausta sticticalis*, *Agrotis segetum* and *Dendrolimus sibiricus* were developed and registered in the 1970–1980. However, no Russian viral insecticides have been presented so far in Russian Catalogue of registered pesticides for commercial use. As to microbial pesticides for plant disease control, the first one based on *Trichoderma viride* was developed in Russia in the middle of the XX century. Later, bacterial pesticides based on *Pseudomonas* and *Bacillus* genera started to compete with fungal ones. The first bacterial preparations were Planriz® based on *P. fluorescens* and Bactophyt® based on *B. subtilis*. Together with other bacterial fungicides, such as Pseudobacterin-2® and Phytosporin®, these biotechnological products are widely used for plant disease control in Russia. The microbial pesticides are produced not only by large-scale factories but also by small firms and biological laboratories as well. The conception of small-scale regional biotechnological production proposed by research leaders and supported by the government at the end of the last century helped to intensify the use of microbial pesticides in agriculture. In order to improve the biotechnological products, the further research in selection of natural agents, their interaction with targets and the environment and formulations of microbial agents should be carried out. Governmental and financial support could supply successful realization of Russian achievements concerning the biotechnology of microbial pesticides for plant protection in agriculture and forestry.*

Key words: *biotechnology; biopesticides; microorganisms; baculoviruses; plant protection.*

Received May 15, 2012

БОТАНИКА

УДК 582.755.5:581.41:581.52
doi: 10.17223/19988591/18/11

А.Ю. Асташенков

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск, Россия)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРАТЕГИЯ *Polygala tenuifolia* Willd.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 08-04-98008).

*Дана эколого-фитоценотическая характеристика мест обитания *P. tenuifolia*. Изучены морфогенез особей и онтогенетическая структура ценопопуляции этого вида в различных эколого-фитоценотических условиях. Установлено, что в ходе развития у особей последовательно сменяются две фазы морфогенеза: первичный побег, первичный куст. Полученные данные по онтогенезу особей и некоторым особенностям биологии вида позволяют смоделировать характерный онтогенетический спектр. Результаты по изучению онтогенетической структуры ценопопуляций с применением комплексного подхода дают возможность оценить современное состояние ценопопуляций в Республиках Хакасия и Тыва. Установлен тип популяционной стратегии *P. tenuifolia*.*

Ключевые слова: *P. tenuifolia*; онтогенез; онтогенетическая структура; оценка состояния; популяционная стратегия.

Введение

Популяционную стратегию вида целесообразно рассматривать в широком смысле как диалектическое единство потенций и позиций вида. Совокупность свойств вида в пределах ареала характеризует экологические и фитоценотические потенции, а их проявление в разных ситуациях оценивает позиции вида [1]. В настоящее время тип стратегии характеризуется на организменном и популяционном уровнях.

На основании изученных частных признаков биологии видов (особенностей биоморфы и онтогенеза, структуры ценопопуляций и способа их самоподдержания, плотности ценопопуляции) выделены типы популяционной стратегии. Они названы по доминированию одного из интегральных свойств вида: конкурентноспособности, реактивности и толерантности [2, 3].

Цель работы – изучить частные признаки биологии и установить тип популяционной стратегии *P. tenuifolia*.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – истод узколистный (*Polygala tenuifolia*, сем. *Polygalaceae* (Lindl)). Это многолетнее, поликарпическое, стержнекорневое, каудексообразующее, непартикулирующее, симподиально нарастающее травянистое растение с орто- и косоортотропными тонкими безрозеточными моноциклическими монокарпическими генеративными и безрозеточными вегетативными побегами. Размножение и самоподдержание ценопопуляций осуществляется только семенным путем [4].

Ареал *P. tenuifolia* восточно-азиатский [5]. Диапазон толерантности вида по увлажнению находится в пределах 42–61-й ступени экологической шкалы [6]. Экологический оптимум *P. tenuifolia* лежит в пределах 46–60-й ступени, что соответствует среднестепному, лугостепному и сухолуговому увлажнению. Исходя из этого, *P. tenuifolia* можно отнести к экологической группе ксеромезофитов.

P. tenuifolia предпочитает в основном довольно богатые и богатые почвы (11–14-я ступени) [6]. Но единичные экземпляры могут расти на небогатых и даже слабозасоленных почвах. Этот вид выдерживает значительную пастбищную нагрузку. Умеренное обилие вида характерно для сообществ, подверженных слабому или умеренному выпасу. Единично особи *P. tenuifolia* встречаются в сообществах, находящихся на стадии полусубоя. Диапазон толерантности по отношению к пастбищной дегрессии находится в пределах от 2-й до 8-й ступени экологической шкалы.

В Хакасии вид обычен для растительных формаций настоящих каменистых степей. По геоботаническим описаниям лаборатории экологии и фитоценологии ЦСБС СО РАН (Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН) (180 описаний, сделанных с территории Республик Хакасии и Тывы) и собственным данным *P. tenuifolia* входит в состав злаково-ковыльных и полынных, житняковых и чиевых формаций настоящих степей, а также произрастает в составе растительности луговых степей. В Туве растет в микропонижениях твердоватоосоковых сообществ настоящих степей, редко присутствует в растительных сообществах луговых и сухих степей [7]. В степях Забайкалья, как отмечает М.А. Решиков [8], вид встречается в житняково-ковыльных, мятликовых, а также тонконоговых и пижмовых степях. *P. tenuifolia* входит в состав растительности крупноразнотравно-злаковых и кустарниковых (бобовниково-злаковых) степей и может присутствовать в травостое вострцовых, разнотравно-злаковых и осоковых (с *Carex pediformis* С.А. Мау) луговых степей.

Исследования проводили в естественных условиях Хакасии и Тувы. Онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) изучалась с применением популяционно-онтогенетического подхода по общепринятым методикам [1, 9, 10]. Характеристика структуры ценопопуляций дана с использованием различных демографических показателей: индекс возрастности ЦП «дель-

та» [11], индекс эффективности «омега» [12], индекс восстановления «Iв» [13]. При анализе типа ЦП опирались на классификации, предложенные А.А. Урановым, О.В. Смирновой [14] и Л.А. Животовским [12]. Диагностику состояния ценопопуляций проводили с использованием балловой оценки организменных и популяционных признаков [15]. Выборка особей в каждой ценопопуляции составила не менее 30 экземпляров (находящихся в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии). Каждый признак разбивался на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале, затем каждому классу присваивался балл (таблица). Наименьший балл соответствовал наименьшим показателям. Положение каждой исследованной ЦП оценивалось в баллах соответственно величине каждого признака.

Полученные биометрические показатели для особей и других элементов ценопопуляции обрабатывались статистически при помощи пакетов «Excel» «Statistica»: определяли среднюю арифметическую, ее ошибку, минимальные и максимальные значения признака. Статистическая значимость различий средних значений определялась с помощью показателя наименьшей существенной разности при 95%-ном уровне значимости ($p = 0,005$). Статистическая значимость различий средних значений признаков, корреляционное взаимодействие и диапазон их варьирования были рассчитаны нами ранее [16].

Коэффициент репродуктивного усилия (R/y) определяли как отношение биомассы репродуктивной сферы растения к общей биомассе особи. Тип популяционной стратегии вида установлен согласно представлениям о типах поведения О.В. Смирновой [3].

Ценопопуляции *P. tenuifolia* исследованы в следующих степных сообществах Хакасии: **ЦП 1** – крупнодерновинная овсецово-ковыльная степь (*Stipa capillata* L., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Koeleria cristata* (L.) Pers. s. str., *Carex pediformis* C.A. May), общее проективное покрытие (ОПП) 65–70%, проективное покрытие вида (ПП) 2–3%, окр. оз. Белё, юго-восточная экспозиция пологого склона г. Крутяк, Ширинский район. **ЦП 2** – мелкодерновинная житняково-типчачовая крупнокаменистая степь (*Festuca pseudovina* Hackel ex Wiesb., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Carex pediformis*), ОПП 25–30%, ПП 5–8%, окр. с. Бородино, вершина каменистого увала, отроги Косинского хребта, Богградский район. **ЦП 3** – крупнодерновинная овсецово-чиевая луговая степь (*Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev *Helictotrichon desertorum*, *Carex pediformis*, *Festuca pseudovina*), ОПП 65–70%, ПП 1–2 %, окр. с. Бородино, нижняя часть склона, восточный макросклон Косинского хребта, Богградский район; Тывы: **ЦП 4** – разнотравная злаково-полынная селягинелловая каменистая степь (*Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring, *Artemisia frigida* Willd., *Potentilla acaulis* L., *Draacocephalum thymiflorum* L., *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *Polygala tenuifolia*, *Achnatherum sibiricum*, *Helictotrichon desertorum*), ОПП 70–75%, ПП 2–3%, левый берег р. Алаш, восточный склон отрогов Алашского нагорья, Кызыльский район.

Результаты исследования и обсуждение

Онтогенез *P. tenuifolia* описан в условиях Хакасии в типчаково-овсецово-ковыльном сообществе. Исследования показали, что онтогенез особей простой, неполный, отсутствуют особи постгенеративного периода (ss-s) [4]. В ходе развития у особей последовательно сменяются две фазы морфогенеза: первичный побег и первичный куст. Прорастание семян надземное. В фазе первичного побега особи нарастают моноподиально. В данной фазе растения находятся до ювенильного онтогенетического состояния. Продолжительность фазы составляет 1–2 года. Каудекс формируется в имматурном состоянии. В этом состоянии главный побег отмирает. Особи нарастают симподиально. Фаза первичного куста начинается в имматурном состоянии и продолжается до смерти особи. У молодых растений каудекс компактный, слабо разветвленный с большим числом резидов разного порядка и возраста. Нарастание куста происходит за счет побегов возобновления. Боковые побеги разворачиваются из почек возобновления, которые формируются в пазухах чешуевидных листьев в базальной части побега. Особи зацветают на 3–4-й год. Взрослые особи представляют собой хорошо развитый куст с большим числом лежащих побегов. Каудекс взрослых особей компактный, состоящий из резидов разного порядка. С возрастом в процессе ветвления особи принимают участие также и спящие почки. Особи стареют без ярко выраженного разрушения куста и каудекса. Наиболее продолжительный по времени развития – генеративный период, он составляет 4–7 лет. По подсчетам онтогенез особей *P. tenuifolia* длится не более 10 лет.

Одними из основных биологических особенностей этого вида являются нерегулярное возобновление и низкая эффективность семенного размножения. Нами подсчитана потенциальная семенная продуктивность (ПСП) у зрелых генеративных растений в изученных ценопопуляциях. Она находится в пределах от $46 \pm 2,20$ до $76 \pm 2,40$ семязачатка/особь.

Полученные данные по онтогенезу особей и некоторым особенностям биологии вида позволяют смоделировать характерный онтогенетический спектр (ХОС). ХОС *P. tenuifolia* одновершинный центрированный с низкой долей молодых вегетативных растений с пиком на зрелых генеративных особях и незначительной долей растений старого генеративного состояния.

Во всех изученных ценопопуляциях онтогенетический спектр неполночленный, одновершинный: в ЦП 1, 2, 4 он центрированный (пик в спектрах приходится на группу средневозрастных генеративных растений; 55, 56 и 41% соответственно), в ЦП 3 – левосторонний (пик приходится на молодые генеративные растения; 53%) (рис. 1). Накопление средневозрастных генеративных растений в ценопопуляциях связано с продолжительным развитием особей данной онтогенетической группы. В ЦП 3 доля молодых генеративных растений несколько больше зрелых генеративных, что, по всей видимости, имеет временный характер.

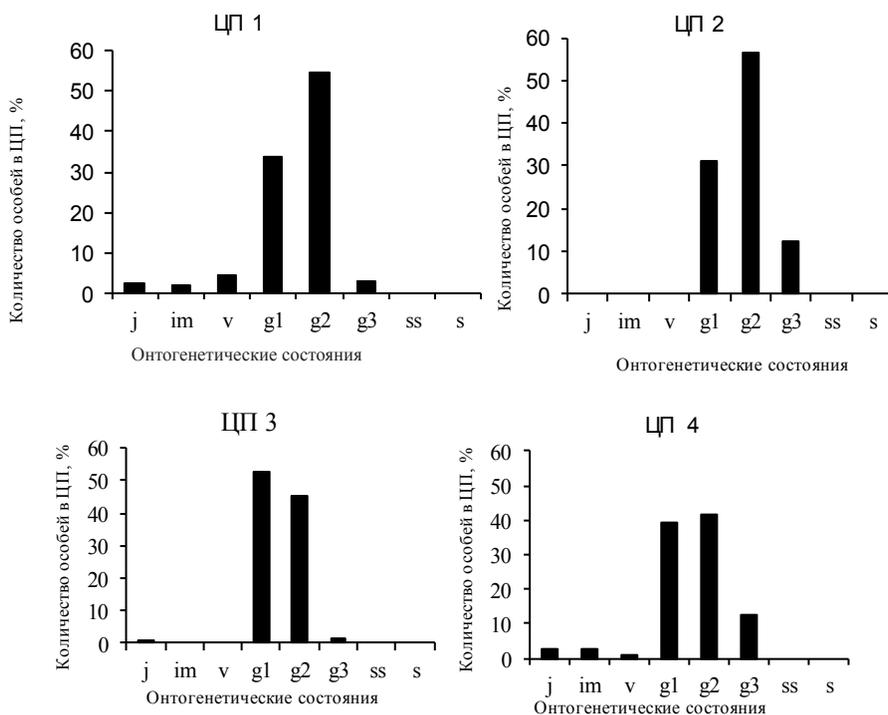


Рис. 1. Онтогенетические спектры *P. tenuifolia*

Во всех ценопопуляциях отмечена низкая доля прегенеративных особей или они отсутствуют вовсе. Нерегулярное семенное возобновление, низкие значения ПСП и быстрые темпы развития приводят к снижению доли молодых растений. Эколого-фитоценологические условия также неблагоприятно влияют на их развитие. Так, в луговой степи ЦП 3 за счет доминирования *Achnatherum sibiricum* и накопления ветоши затруднено развитие молодых растений. Наличие ветоши препятствует успешному переходу особей в последующие онтогенетические состояния. Отрицательное влияние, помимо дерновинных растений, усиливается и каменистостью субстрата. Например, ЦП 2 в задернованном крупнокаменном сообществе молодые растения отсутствуют вовсе. Однако при некоторых благоприятных фитоценологических микроусловиях, например дополнительном увлажнении в сообществе с участием селягинеллы (ЦП 4), может привести к накоплению молодых растений.

Во всех исследованных ценопопуляциях установлена незначительная численность старых генеративных растений, что связано с отмиранием части особей зрелого генеративного состояния и быстрыми темпами старения особей старого генеративного состояния.

Плотность особей в ценопопуляциях меняется в зависимости от степени задернованности и каменистости субстрата. Произрастание особей *P. tenuifolia* в сообществах с высоким проективным покрытием снижает их

плотность. В крупнодерновинных сообществах, например в овсецово-кочкарном (ЦП 1) и в овсецово-чиевом (ЦП 3), при ОПП 70% средняя плотность *P. tenuifolia* составляет 4,50–8,50 шт./м². Такая же плотность особей (8,80 шт./м²) при высоком ОПП (70–75%) отмечена и в селягинелловой каменистой степи (ЦП 4).

Разреженность фитоценоза на степных участках дает возможность особям *P. tenuifolia* увеличивать свою среднюю плотность. Так, в ЦП 2, в крупнодерновинной житняково-типчаковой крупнокаменистой степи, при ОПП 25–30% плотность вида увеличивается и составляет 12,30 шт./м².

Онтогенетическая структура изученных ценопопуляций нормальная. Ценопопуляции зрелые. Индекс возрастности (Δ) находится в пределах 0,37–0,40, индекс эффективности (ω) – 0,83–0,90.

Комплексный подход, применяемый для оценки состояния ценопопуляции, позволяет не только определить «самочувствие», но и опосредованно показать различные механизмы функционирования и устойчивости ценопопуляции.

Принимая во внимание уровень варьирования и силу корреляционных связей признаков [16], а также биологические особенности вида, для оценки состояния ценопопуляции в качестве организменных признаков нами были выбраны репродуктивное усилие особи (P/y), потенциальная семенная продуктивность (ПСП/особь), биомасса особи, число генеративных побегов, длина побега. В качестве популяционных признаков были взяты: плотность особей на 1 м², проективное покрытие вида, доля особей молодой фракции ($j-g1$), доля особей генеративной фракции ($g2-g3$), индекс восстановления ($Iв$) (таблица).

Балловые оценки величины признаков *P. tenuifolia*

Признак	Баллы				
	I	II	III	IV	V
P/y , %	1,75–3,00	3,01–4,25	4,26–5,50	5,51–6,75	6,76–8,00
ПСП на особь	<46,00	46,01–55,00	55,01–65,00	65,01–75,00	>75,01
Биомасса особи, г	0–0,13	0,14–0,43	0,44–0,73	0,74–1,03	1,04–1,33
Число побегов, шт	4,75–6,00	6,01–7,25	7,26–8,50	8,51–9,75	9,76–11,00
Длина побега, см	<11,00	11,01–11,25	11,26–12,50	12,51–13,75	>13,76
Плотность особей вида, шт./м ²	2,00–4,01	4,02–6,01	6,02–8,01	8,02–10,01	10,02–12,01
ПП вида, %	< 3,10	3,01–4,25	4,26–5,05	5,06–6,75	6,76–8,00
$Iв$	0–0,02	0,02–0,04	0,04–0,06	0,06–0,08	0,08–0,10
Доля $j-g1$, %	25,00–31,00	32,00–37,00	38,00–43,00	44,00–49,00	50,00–56,00
Доля $g2-g3$, %	<47,00	47,00–52,00	53,00–58,00	59,00–64,00	>65,00

Результаты оценки состояния ценопопуляций *P. tenuifolia* по организменным признакам показали, что большое число организменных признаков положительно коррелирует с биомассой особи [16]. Нами установлено, что максимальная биомасса растений достигается в селягинелловом сообществе

каменистой степи (ЦП 4) (5 баллов), а минимальное (1 балл) – в житняково-типчаковом крупнокаменном сообществе (ЦП 2) (рис. 2). На вершине увала, из-за отсутствия ветоши, а также в условиях постоянного выдувания (ветровой эрозии), особи имеют низкие значения. Остальные ЦП находятся в промежуточном положении.

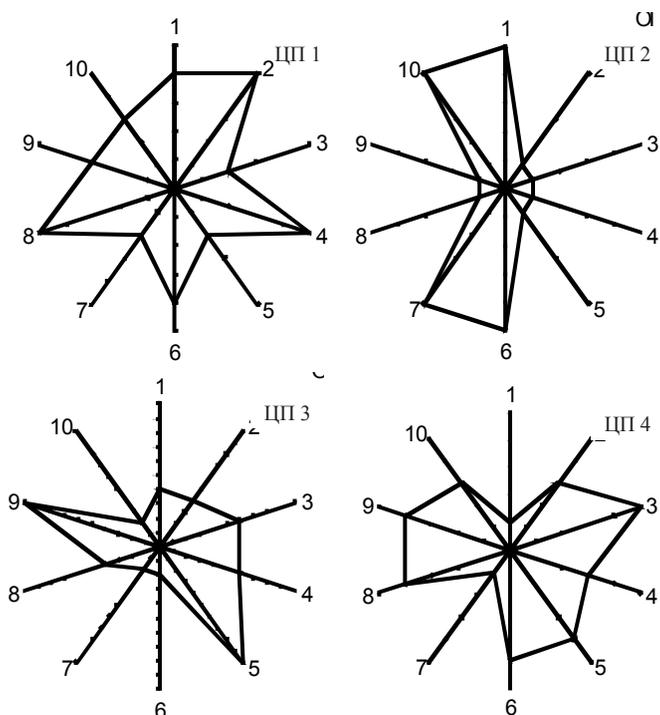


Рис. 2. Оценка состояния ценопопуляций *P. tenuifolia*, баллы.

Организменные признаки: 1 – репродуктивное усилие особи; 2 – потенциальная семенная продуктивность (ПСП/особь); 3 – биомасса особи; 4 – число генеративных побегов; 5 – длина побега. Популяционные признаки: 6 – плотность особей шт./м²; 7 – проективное покрытие вида; 8 – индекс восстановления; 9 – доля особей молодой фракции (j–g1); 10 – доля особей генеративной фракции (g2–g3)

Наибольшие значения (4, 5 баллов) признака «длина побега» достигаются на склонах гор в фитоценозах с высоким общим проективным покрытием 65–75% в Хакасии и Тыве (ЦП 3, 4) (рис. 2). Максимальная длина растений (5 баллов) отмечена в овсецово-чиевом сообществе в Хакасии (ЦП 3). У особей, растущих в таких сообществах, из-за недостатка солнечного света вытягиваются в длину побеги.

Минимальные показатели данного признака (1 балл) оказались на вершине каменистого увала (ЦП 2) в разреженном житняково-типчаковом

крупнокаменистом сообществе. В промежуточном положении по данному признаку находятся особи, исследованные в ЦП 1.

Число генеративных побегов *P. tenuifolia* зависит от активности почек возобновления. Максимальное их число реализуется в овсецово-ковыльном сообществе на склоне юго-восточной экспозиции (ЦП 1). В ЦП 2 число побегов минимальное (1 балл). Различия этого признака по критерию Стьюдента недостоверны, однако можно предположить, что на снижение значений данного признака влияют разреженность фитоценоза и недостаточное увлажнение.

В сообществах с высоким проективным покрытием травостоя (ЦП 1, 3, 4) установлена отрицательная корреляционная связь между коэффициентом репродуктивного усилия и ОПП ($r = -0,22 - (-0,31)$) [16]. Максимальные значения (5 баллов) этого признака оказались в сообществе с низким проективным покрытием 25–30% (ЦП 2), а минимальные значения признака – с высоким проективным покрытием 70–75% (ЦП 3, 4).

Максимальное значение потенциальной семенной продуктивности (5 баллов) оказалось в овсецово-ковыльном сообществе (ЦП 1). В промежуточном положении по данному признаку находятся особи, изученные в ЦП 3 и ЦП 4. Минимальное значение (1 балл) установлено в ЦП 2.

Оценка состояния ценопопуляции по совокупности организменных признаков показала, что наибольшие значения по сумме баллов оказались у особей, произрастающих в овсецово-ковыльном сообществе (ЦП 1) (18 баллов). Растения, исследованные в условиях житняково-типчакового сообщества (ЦП 2), имеют по совокупности баллов самые низкие параметры. Остальные ценопопуляции находятся в промежуточном положении.

По совокупности популяционных признаков наибольшее значение по сумме баллов установлено для ценопопуляций, изученных в Хакасии (ЦП 1 и 2) (17 баллов), несколько ниже (16 баллов) – в Тыве ЦП 4. Минимальные значения (10 баллов) оказались в ЦП 3. Такое положение ценопопуляции нужно рассматривать не как критическое, а как временное состояние. Несмотря на то что все признаки популяции имеют минимальные значения, в ней максимальное количество молодой генеративной группы растений.

Во всех ценопопуляциях преобладает группа генеративных особей (см. рис. 1). Можно предположить, что фитоценотические условия, в которых были изучены все ЦП, не оказывают отрицательного влияния на данную группу особей.

Индексы восстановления и плотность особей зависят от биологических особенностей вида и эколого-фитоценотического окружения.

На основании изученных частных признаков биологии вида (особенностей биоморфы и онтогенеза), структуры и демографии ценопопуляций у *P. tenuifolia* установлен тип популяционной стратегии. Тип стратегии назван по доминированию одного из интегральных свойств вида.

Особи *P. tenuifolia* проявляют черты типичного толеранта. Под *толерантностью*, вслед за О.В. Смирновой [3], понимается способность длительно существовать на территории за счет максимального снижения энергии жизненности. Толерантность *P. tenuifolia* проявляется в совместном произрастании вида в сообществах крупнодерновинных степей, а также в способности существовать в ценозах с различным ОПП. Толерантность обеспечивается такими особенностями развития особей, как: быстрое развитие особей в прегенеративном, растянутом генеративном периодах и отсутствие постгенеративного периода. Толерантность *P. tenuifolia* на популяционном уровне проявляется в формировании нормальных неполночленных, зрелых с центрированным онтогенетическим спектром ценопопуляций с высокими индексами возрастности и эффективности. Онтогенетические спектры изученных ЦП совпадают с хлороорганическими соединениями. Плотность особей *P. tenuifolia* зависит от степени задернованности и ОПП сообщества.

Заключение

Онтогенез особей *P. tenuifolia*, изученный в условиях Хакасии, – простой, неполный, продолжительность генеративного периода составляет 4–7 лет. Изученные ценопопуляции в различных эколого-фитоценологических условиях Хакасии и Тувы нормальные, зрелые, неполночленные, с преобладанием молодой и средневозрастной генеративной фракцией. Онтогенетические спектры изученных ценопопуляций приближаются к характерному спектру. Оценка состояния ценопопуляций по комплексу признаков показала, что наибольшее значение организменных и популяционных признаков и наилучшее состояние ценопопуляции оказались в Хакасии в крупнодерновинной овсецово-ковыльной степи (ЦП 1). В наихудшем состоянии по организменным признакам находятся особи, исследованные в мелкодерновинной житняково-типчаковой крупнокаменистой степи ЦП 2. Особи *P. tenuifolia* в условиях Хакасии и Тувы проявляют толерантный тип популяционной стратегии.

Литература

1. *Ценопопуляции растений* (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 182 с.
2. Смирнова О.В. Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов Европейской части СССР // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 5. С. 53–67.
3. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. : Наука, 1987. 206 с.
4. Астащенко А.Ю., Гусева А.А. Онтогенез истода узколистного *Polygala tenuifolia* Willd. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола : МарГу, 2007. Т. 5. С. 121–125.
5. Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 2001. 192 с.

6. *Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову*. М. : ВНИИК им. В.Р. Вильямса, 1974. 246 с.
7. *Ершова Э.А., Намзалов Б.Б.* Степи // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск : Наука СО РАН СССР, 1985. С. 119–149.
8. *Рециков М.А.* Степи западного Забайкалья. М. : Наука, 1961. 172 с.
9. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л. : Изд-во Наука, 1950. 176 с.
10. *Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)*. М. : Наука, 1976. 217 с.
11. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. Науки. 1975. № 2. С. 7–34.
12. *Животовский Л.А.* Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
13. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
14. *Уранов А.А., Смирнова О.В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119–134.
15. *Заугольнова Л.Б.* Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
16. *Астащенко А.Ю.* Структура и стратегия степных стержнекорневых каудексовых поликарпиков Юга Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 16 с.

Поступила в редакцию 05.12.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 101–111

doi: 10.17223/19988591/18/11

Alexey Yu. Astashenkov

Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

POPULATION STRATEGY OF *Polygala tenuifolia* Willd.

*An aggregate of species features within the area characterizes ecological and phytocoenotic potencies and their manifestation in different situations determines populational strategy. The aim is to study individual characters and establish a type of *Polygala tenuifolia* populational strategy.*

**P. tenuifolia*, this is a perennial polycarpic taproot, caudex-forming, not particulating, sympodially growing herbaceous plant with ortho- and plagi-orthotropic, rosetteless monocyclic, monocarpic generative and rosetteless vegetative shoots. Propagation and self-reproduction of coenopopulations is only by seeds. Plants were studied in Khakasia and Tyva.*

*The ontogenesis of *P. tenuifolia* is simple and incomplete, individuals of the postgenerative period are absent. In the process of development two stages of morphogenesis, primary shoot and primary bush, alternate successively. The characteristic ontogenetic spectrum of *P. tenuifolia* is one-peaked, centered, with a small portion of young vegetative plants with a maximum on mature generative*

individuals and a minor portion of old generative ones. In all studied coenopopulations the ontogenetic spectrum is incomplete with members, one-peaked: in CP 1, 2 and 4 – it is centered (the peak falls on the group of middle-aged generative plants (55%, 56% and 41%, respectively), in CP 3 – left-side (the peak falls on young generative plants (53%). Accumulation of middle-aged generative plants in coenopopulations is connected with extended development of the given ontogenetic group individuals. In CP 3 a portion of young generative plants is somewhat greater than that of mature generative ones, which is of a temporal nature. A small portion of pregenerative individuals and old generative plants is noted in all coenopopulations.

Ontogenetic spectra of the studied coenopopulations agree with the characteristic spectrum. The ontogenetic structure of the coenopopulations is normal. The coenopopulations are mature. The index of age (Δ) is within 0.37–0.40, that of efficiency (ω) – 0.83–0.9. The density of individuals in the coenopopulations changes depending on a degree of turfness and substrate rockiness. The density of *P. tenuifolia* individuals decreases in the coenopopulations with high projective cover.

The assessment of the coenopopulations status by a complex of characters showed that the best status was in Khakasia in large turf oat-feather grass steppe (CP1). The worst status was of individuals from small turf wheat grass-sheep's fescue large-stony steppe (CP2).

P. tenuifolia individuals exhibit a tolerant type of populational strategy in Khakasia and Tyva.

Key words: *P. tenuifolia*; morphogenesis; coenopopulations; ontogenetic structure; assessment of coenopopulations status; population strategy.

Received December 5, 2011

УДК 582.682.4 (581.9)
doi: 10.17223/19988591/18/12

Н.И. Науменко, Н.А. Екимова, Т.А. Коткова

Курганский государственный университет (г. Курган, Россия)

***Roemeria refracta* DC. (Paraveraceae) – НОВЫЙ АДВЕНТИВНЫЙ ВИД ФЛОРЫ СИБИРИ**

Исследование проведено в рамках темы НИР лаборатории «Гербарий и ботанический музей» при Курганском государственном университете при поддержке Государственного экологического фонда Курганской области.

*Впервые в сезон 2011 г. на территории Курганской области отмечено местонахождение редкого адвентивного вида *Roemeria refracta* DC. (Paraveraceae), таксона ирано-среднеазиатского типа ареала. Ознакомление с материалами гербарных коллекций ботанических учреждений России и опубликованных данных показало, что для территории Сибири, Урала и Зауралья ранее этот вид не приводился. Вместе с тем внешнее сходство *R. refracta* с встречающимися на рассматриваемой территории также заносными видами этого семейства (*Paraver rhoeas* и *Glaucium corniculatum*) могло быть причиной ошибок в определении и пропусков при сборе гербарных коллекций. Поскольку при использовании целого ряда определительных таблиц региональных «Флор» и «Определителей» *R. refracta* определяется неверно, для этого таксона нами приводится краткая морфологическая характеристика и предлагается дихотомический ключ для определения родов семейства Paraveraceae флоры Зауралья. Приведены характеристика местонахождения *R. refracta* (55°43'20,7" с.ш., 64°38'25,5" в.д.), номенклатурная цитата с указанием основных синонимов и характеристика общего распространения. Собранный гербарный материал хранится в коллекции лаборатории «Гербарий и ботанический музей» при Курганском государственном университете.*

Ключевые слова: адвентивные виды; семейство Paraveraceae; флора; Урал; Зауралье; Сибирь.

Введение

Южное Зауралье – равнинная территория, охватывающая юго-западный, по преимуществу лесостепной сектор Западно-Сибирской низменности в границах Курганской области и сопредельных с ней районов соседних областей России и Казахстана. Степень флористической изученности региона достаточно высокая: на протяжении более двух столетий здесь работали многие флористические, ботанико-географические и геоботанические экспедиции. Вместе с тем новые флористические находки для этой территории – явление обычное. Так, только за последние два десятилетия список дикорастущих сосудистых растений, выявленных в границах небольшой по площади Курганской области (71,3 тыс. кв. км), увеличился на 25% и соста-

вил более 1 260 видов [1]. В числе ведущих причин пополнения регионального флористического списка следует назвать не только активизацию флористических исследований, в результате которых удается обнаружить ранее «пропущенные» виды, но и явление инвазии чужеродных видов растений, достоверно отсутствовавших на данной территории в прошлом.

Актуальность проводимого нами детального флористического исследования территории Южного Зауралья с использованием метода конкретных флор [2] в сочетании с детальным маршрутным исследованием определяется широким спектром применения результатов флористических работ в программах, связанных с оценкой и мониторингом биологического разнообразия [3]. Особую значимость имеют находки новых для региона чужеродных видов. Доля адвентивной фракции в спектре рассматриваемой региональной флоры сегодня составляет более 18% [4], при этом скорость инвазии заметно возросла; за последние 15 лет впервые в Южном Зауралье было отмечено более 30 эуконофитов.

В данной работе мы приводим сведения об одной замечательной флористической находке вида, достоверно не отмечавшегося ранее в регионе. В ходе исследования растительного покрова вдоль железнодорожного полотна между станциями Окуневка (пос. Сосновка) и Твердыш на территории Каргапольского района Курганской области 01.07.2011 г. нами было обнаружено несколько цветущих и плодоносящих растений семейства Papaveraceae, произрастающих одиночно и небольшими группами на щебнистой отсыпке по склонам железнодорожной насыпи и на обочине проходящей параллельно железнодорожным путям автомобильной дороги. Географические координаты первой точки местонахождения вида 55°43'20,7" с.ш., 64°38'25,5" в.д. К железнодорожной насыпи с северной стороны примыкает обширное тростниковое болото с небольшими участками сфагновой сплавины и погибшего в результате вымокания березового леса в центральной части, с юга – березово-сосновый зеленомошный лес и сырой разнотравно-злаковый луг с проплешинами бескильничевых (*Puccinellia tenuissima*) солонцов. Следует подчеркнуть, что в указанном местонахождении, неоднократно посещавшемся нами в прежние сезоны начиная с 1994 г., эти растения с ярко-красными издали заметными цветками были обнаружены действительно впервые. По ряду признаков найденные растения первоначально были ошибочно определены как *Glaucium corniculatum* – вид, изредка отмечаемый в схожих местообитаниях Поволжья (Татарстан, Самарская и Саратовская области) [5, 6], Южного Урала (Оренбургская область и Башкортостан) [7, 8] и Западной Сибири (Алтайский край, Барнаульский флористический район «Флоры Сибири») [9]. При внимательном рассмотрении гербарного материала все собранные экземпляры, переданные на хранение в лабораторию «Гербарий и ботанический музей» при Курганском государственном университете, были правильно диагностированы как *Roemeria refracta* (рис. 1).



Рис. 1. *Roemeria refracta* DC. Курганская обл., Каргапольский р-н, между станциями Окуневка (пос. Сосновка) и Твердыш, на щебне вдоль железнодорожной насыпи. 01.07.2011 (фото Н. Науменко)

Для этого вида, впервые найденного в Урало-Сибирском регионе и не учтенного во «Флоре Сибири», ниже приведены: номенклатурная цитата с указанием основных синонимов, краткое морфологическое описание и характеристика распространения.

Roemeria refracta DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2: 93; М. Попов, 1937, Фл. СССР, VII: 597; Корнилова, 1961, Фл. Казахстана, 4: 150, рис. XX, 6; Третьяков, 1988, Бот. журн. 73, 6: 907; Губанов, Ганболд, 1989, Флора Хангая: 112; Мосякин, 1991, Укр. бот. журн. 48, 2: 56; Мосякин, 1992, Укр. бот. журн. 49, 3: 93; Михеев, 1993, Бот. журн. 78, 5: 116; Егорова, 2001, Фл. Вост. Евр. 10: 208. – *Glaucium refractum* Stev. ex DC. l. cit. – *R. rhoeadiflora* Boiss. 1885, Diagn. ser. I, IV: 7; Ильинский, 1934, Сорн. раст. СССР, III: 16.

Однолетнее растение 10–30 (до 50) см высотой с прямостоячим разветвленным побегом, опушенным белыми отстоящими прямыми волосками. Листья очередные, без прилистников, прикорневые и нижние стеблевые на черешках, верхние сидячие, некрупные (до 5–6 см длиной), перисто рассеченные на линейно-продолговатые дольки, закругленные или внезапно заостренные, с мягким шипиком на конце. Бутоны обратно-яйцевидной формы, поникающие, с опадающими при распускании цветка двумя чашелистиками, негусто покрытыми белыми щетинками. Венчик крупный (5–6 см в диаметре), лепестки широкие, ярко-красные, с четко очерченным темно-пурпурным пятном у основания (при сушке пятно чернеет), тычинки с фи-

олетовыми нитями и охряно-желтыми пыльниками. Плод – стручковидная коробочка, вскрывающаяся 3 (4) створками, почти голыми или покрытыми редкими прижатыми вверх направленными прямыми волосками. Рыльца головчатые, с плотными шаровидными пучками прямых белых щетинок, над которыми слегка возвышаются остевидные окончания створок.

Этот вид имеет ареал ирано-туранского типа, охватывающий пустынные и степные области Ирана и Средней Азии, Кавказа, Восточного Закавказья и Дагестана, откуда вид был описан по сборам Стевена [10], вероятно в качестве заносного, на юго-западе достигающий Средиземноморья (Ливан и Сирия). В области основного распространения вид приурочен к сухим каменистым склонам, встречается на рудеральных местообитаниях, в посевах и на залежах [11, 12]. В Закавказье вид является реликтом ксеротермического этапа раннего голоцена [13, 14]; в Ставропольском крае и Ингушетии внесен в региональные «Красные книги» [15]. Как редкое заносное «придорожное» растение *Roemeria refracta* начинает проникать на север: отмечена в Московской и Ивановской областях Средней России [16], у ст. Рыбацкое в Санкт-Петербурге [17], в двух пунктах на территории Белоруссии и в Украине в окрестностях Киева [18]. На восточном излете ареала как очень редкий адвентивный вид приводится для нагорья Хангай на западе Монголии [19].

По нашим данным и публикациям, удостоверенным гербарными материалами, на территории Южного Зауралья и Южного Урала встречается 7 адвентивных видов из пяти родов семейства Papaveraceae, из числа которых лишь два вида указаны во «Флоре Сибири» [9]. Ключ для определения родов семейства Papaveraceae с перечнем видов, зарегистрированных на рассматриваемой территории, приведен ниже.

1. Плод – эллиптическая или продолговато-яйцевидная коробочка, вскрывающаяся отверстиями под дисковидным звездчато-лопастным рыльцем. – Род *Papaver* L. (Мак).

На сорных местах Южного Урала и Зауралья на территории Курганской, Тюменской [1, 4] и Челябинской [20] областей представлен тремя видами: широко культивируемыми и изредка уходящими из культуры *P. pseudoorientale* (Fedde) Medw. и *P. somniferum* L.) и видом, редким в качестве декоративной культуры, но достаточно регулярно отмечаемым на рудеральных местообитаниях вдоль дорог и в населенных пунктах (*P. rhoeas* L.).

– Плод – вытянутая стручковидная коробочка, вскрывающаяся створками. Рыльца не дисковидные. – 2.

2. Чашечка колпачковидная, веретеновидно сужающаяся кверху, из двух сросшихся чашелистиков, при раскрытии цветка опадающих вместе. Венчик желтый, иногда белый или оранжевый. Растения без млечного сока. – Род *Eschscholzia* Cham. (Эшшольция).

В Зауралье широко культивируется декоративный однолетний вид североамериканского происхождения, изредка уходящий из культуры и отмечаемый на сорных местах в населенных пунктах, – *E. californica* Cham.

– Чашечка закругленная, расширяющаяся кверху, из двух свободных чашелистиков, опадающих при раскрытии цветка раздельно. Растения с млечным соком. – 3.

3. Многолетние, сильно разветвленные растения с оранжевым млечным соком, обильным во всех частях растения. Цветки желтые, мелкие (лепестки до 1 см длиной), собраны в многоцветковые щитковидные соцветия. Коробочка стручковидная, одногнездная, до 4 (5) см длиной, раскрывается двумя створками от основания к верхушке. Семена темно-коричневые (до почти черных), с крупным белым ариллюсом. – Род *Chelidonium* L. (Чистотел).

В Зауралье повсеместно на нарушенных местах близ жилья, иногда как сорное растение встречается адвентивный вид *Ch. majus* L.

– Однолетние растения с относительно слабо разветвленным побегом и крупными одиночными цветками красного или оранжево-желтого цвета: лепестки до 4 см длиной с темным пятном у основания. Млечный сок желтый, обычно заметный только при повреждении корней. Плоды более длинные, вскрываются от верхушки к основанию. Семена черные, без ариллюса. – 4.

4. Листья однажды перисторассеченные на широкие выемчато-крупнозубчатые по краю дольки. Лепестки красные, с темно-пурпурным пятном у основания, или оранжево-желтые. Коробочка очень длинная, 15–20 (до 25) см длиной, густо покрытая прижатыми волосками. Рыльце без остевидных окончаний. – Род *Glaucium* Hill (Мачок).

Для Поволжья [6], Южного Урала [8] и юга Алтайского края [9] приводится редкий заносный вид *G. corniculatum* (L.) Rudolph. Второй вид этого рода (*G. flavum* Crantz), встречающийся на территории Европейской России, на Урале и в Сибири не найден. В Южном Зауралье представители рода *Glaucium* не отмечены, но вероятность их находки на вторичных местообитаниях достаточно высока.

– Листья однажды-дважды перисто рассечены на линейные доли. Лепестки красные, с темно-пурпурным пятном у основания. Коробочка трехстворчатая, 4–5 (до 7) см длиной, с шаровидным рыльцем, над которым слегка выступают остистые окончания створок; покрыта редкими прижатыми волосками до почти голый. – Род *Roemeria* Medik (Рёмерия).

В Зауралье отмечен один из двух встречающихся в России видов (*R. refracta*), не стоит сбрасывать со счетов и вероятность находки второго таксона (*R. hybrida* (L.) DC.), распространяющегося по придорожным местообитаниям Средней Азии и юга Европейской России.

Заключение

Флора Южного Зауралья и Южного Урала включает 7 адвентивных видов семейства Papaveraceae, один из которых (*Chelidonium majus*) в последние десятилетия широко расселился по вторичным местообитаниям и внедряется в лесные сообщества, три вида широко культивируются, но изредка

отмечаются как уходящие из культуры (*Eschscholzia californica*, *Papaver pseudoorientale*, *P. somniferum*), один вид (*Papaver rhoeas*) отчасти распространяется как спонтанный вид – ксенофит, отчасти – уходит из культуры. Наиболее редкие для рассматриваемой территории рудеральные маковые – отмечаемый в Поволжье, на Южном Урале и юге Алтайского края *Glaucium corniculatum* и новый вид флоры Южного Зауралья *Roemeria refracta*. Достаточно высока вероятность находок в рассматриваемом регионе еще двух широко распространенных видов семейства, приуроченных к рудеральным местообитаниям, – *Glaucium flavum* и *Roemeria hybrida*.

Следует отметить, что повсеместно на сорных местах и залежах на территории Южного Казахстана *R. refracta* формирует эффектные в период цветения заросли [12]. Не исключено, что в результате натурализации в условиях жаркого и относительно сухого летнего сезона, в последние годы ставшего характерным для лесостепного Зауралья, этот адвентивный вид, впервые отмеченный у нас в сезон 2011 г., в обозримом будущем вполне может стать обычным и для вторичных местообитаний Курганской области.

Литература

1. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган : Изд-во Курган. гос. ун-та, 2008. 512 с.
2. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. 244 с.
3. Юрцев Б.А. Изучение и сохранение биологического разнообразия: вклад флористики // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Материалы IV рабочего совещания по сравнительной флористике, Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб. : НИИХ СПбГУ, 1998. С. 14–34.
4. Науменко Н.И. Адвентивный компонент флоры Южного Зауралья // Вестник Удмуртского университета. 2005. Сер. 6. Вып. 10. С. 3–16.
5. Иванова Р.Г. Сем. 44. Papaveraceae – Маковые // Определитель растений Татарской АССР. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1979. С. 160–162.
6. Пляксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара : Изд-во Самар. ун-та, 2001. 388 с.
7. Гуфранова И.Б. Сем. 53. Papaveraceae – Маковые // Определитель высших растений Башкирской АССР. М. : Наука, 1988. С. 304–305.
8. Рябинина З.Н., Князев М.С. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М. : Т-во научн. изд. КМК, 2009. 758 с.
9. Пешкова Г.А. Семейство Papaveraceae – Маковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 7 : Berberidaceae – Grossulariaceae. С. 11–31.
10. Егорова Т.В. Сем. 35. Papaveraceae Adans. – Маковые // Флора Восточной Европы. СПб. : Мир и семья, 2001. Т. 10. С. 204–226.
11. Ильинский А.П. Сем. 32. Papaveraceae – Маковые // Сорные растения СССР. Л. : Изд-во АН СССР, 1934. Т. III. С. 8–24.
12. Корнилова В.С. Сем. XLIX. Маковые – Papaveraceae Juss. // Флора Казахстана. Алмата : Изд-во АН КазССР, 1961. Т. 4. С. 143–169.
13. Михеев А.Д. Новые флористические находки на Северном Кавказе // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1983. Вып. 4. С. 95–98.

14. Иванов А.Л. Конспект флоры Ставрополя. Ставрополь : Изд-во Ставропол. гос. ун-та, 2001. 200 с.
15. Иванов А.Л. Ремерия отогнутая – *Roemeria refracta* DC. // Красная книга Ставропольского края. Т. 1 : Растения. Ставрополь : Полиграфсервис, 2002. С. 306.
16. Майоров С.Р. Сем. 63. Papaveraceae Adans. – Маковые // Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России. 10-е изд. М. : Т-во научн. изд. КМК, 2006. С. 251–253.
17. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. : Изд-во СПбХФА, 2000. 781 с.
18. Третьяков Д.И. Новые заносные виды растений во флоре Белоруссии // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 6. С. 903–910.
19. Губанов И.А., Ганболд Э. Сосудистые растения // Флора Хангая. Л. : Наука, 1989. С. 74–159.
20. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург ; Миасс : Геотур, 2005. 537 с.

Поступила в редакцию 31.01.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 112–119

doi: 10.17223/19988591/18/12

Nikolay I. Naumenko, Natalya A. Ekimova, Tamara A. Kotkova

Kurgan State University, Kurgan, Russia

***Roemeria refracta* DC. (Papaveraceae) – NEW ADVENTITIOUS SPECIES OF THE SIBERIAN FLORA**

The Southern Trans-Urals is a flat area covering the south-western, predominantly steppe sector of the West Siberian lowland in Kurgan region borders and surrounding areas of the neighboring regions of Russia and Kazakhstan. The part of alien species in the Southern Trans-Ural region comprises more than 18% of the whole flora. In the last 15 years, 30 species never reported for the territory before have been found.

*The rare adventitious plant *Roemeria refracta* DC. (Papaveraceae), taxon belonging to Iran and Central Asia type of areal, was first recorded in Kurgan province (55 ° 43'20, 7 "N, 64 ° 38'25, 5" E) in summer 2011.*

*The areal of *R. refracta* covers desert and steppe regions of Iran and Central Asia, Caucasus, Eastern Transcaucasia and Dagestan (locus classicus). In the southwestern part it reaches the Mediterranean region (Lebanon and Syria), in the east – Mongolia. In the main areal the form is confined to dry rocky slopes, ruderal habitats, and fields. In the Caucasus, *R. refracta* is a relict xerothermic taxon of an early Holocene phase, which needs to be protected and included to the regional "Red Book" of Stavropol Territory and Ingushetia. *R. refracta* begins penetration to the north as a rare adventive plant along road sides: it has been recorded in Moscow and Ivanovo regions of Central Russia, in St. Petersburg, on the territory of Belarus and nearby Kiev in Ukraine.*

*The wide inspection of different herbarium collections and data published has shown that this species had not been described for Siberia, the Urals and the Trans-Urals before. However, the resemblance of *R. refracta* with two other species (*Papaver rhoeas* and *Glaucium corniculatum*) introduced to the area could lead to confusing omissions in determining species for collections. Since lots of keys and checklists in regional Floras determine *R. refracta* incorrectly, we give a brief morphological*

characteristic and suggest a dichotomous key to genera of Papaveraceae family for Trans-Urals Flora.

The adventitious flora of the Southern Trans-Urals and the Southern Urals includes 7 species of the family Papaveraceae, one of which (*Chelidonium majus*) has been widely scattered across secondary habitats and forest communities in recent decades. It includes three species which are widely cultivated, but rarely recorded as departing from the culture (*Eschscholzia californica*, *Papaver pseudoorientale*, *P. somniferum*) and one species (*P. rhoeas*) is distributed partially as a spontaneous alien plant, partially derived from the culture. The rarest ruderal poppy, *Glaucium corniculatum*, has been recorded in the Volga region, the Southern Urals and the south of the Altai Territory along with a new species for the Southern Trans-Urals region, *R. refracta*.

The collected herbarium of species is stored in the collection of the Laboratory "Herbarium and Botanical Museum" at Kurgan State University.

Key words: adventitious species; Papaveraceae family; Flora; Urals; Siberia.

Received January 31, 2012

УДК 581.9 (571.1/5)
doi: 10.17223/19988591/18/13

Н.Н. Тупицына

Красноярский государственный педагогический университет
им. В.П. Астафьева (г. Красноярск, Россия)

***Rumex stenophyllus* Ledeb. (Polygonaceae Juss.) В СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 110498100 р-сибирь-а).

При исследовании флоры Красноярска был найден заносный вид – *Rumex stenophyllus* Ledeb., указания на который в ряде изданий по флоре Красноярского края [6, 7] не имеют подтверждения гербарными образцами. Впервые публикуются данные о местонахождении этого вида в Туве по материалам Красноярского краевого краеведческого музея.

Ключевые слова: *Rumex*; *Polygonaceae*; Средняя Сибирь.

Введение

Rumex stenophyllus Ledeb. относится к типовой секции и подсекции рода *Rumex*, представители которых наряду с цельнокрайными внутренними листочками околоцветника имеют листочки с зубцами, не переходящими в щетиновидные окончания [1]. Этот вид принадлежит к группе видов из разных подсекций, обладающих короткозубчатыми внутренними листочками околоцветника. До недавнего времени он один представлял эту группу в сибирской флоре [2]. Позднее появились указания [3, 4] о распространении на юге Красноярского края вида с подобным признаком из подсекции *Obtusifolii* Rech. fil. – *R. obtusifolius* L. s. l., включающего, наряду с типовым, и subsp. *sylvestris* (Lam.) Čelak., или *Rumex sylvestris* (Lam.) Wallr. Этот вид характеризуется узкояйцевидными, обычно очень короткозубчатыми в нижней половине внутренними листочками околоцветника с 1–3 желвачками; довольно мелкими плодами (до 2 мм длиной); продолговато-яйцевидными с более-менее сердцевидным основанием пластинками прикорневых и нижних стеблевых листьев.

R. stenophyllus отличают широкояйцевидные внутренние листочки околоцветника, всегда снабженные желвачком, с неравными треугольными довольно крупными зубцами, расположенными почти по всей поверхности листочка и достигающими 1/5 ширины его нерассеченной части (0,5–1 мм длиной); более крупные плоды (2–4 мм длиной); узколанцетные, линейноланцетные, с клиновидным или усеченным основанием пластинки прикорневых и нижних стеблевых листьев.

Материалы и методики исследования

R. stenophyllus показан для сибирских регионов, в которые входит территория Красноярского края [1, 5], однако относительно его нахождения во флоре этой территории имеются противоречивые данные.

Для флоры южной части Красноярского края вид приводился Н.М. Мартьяновым [6]: окр. с. Усинского, горы Шаман и Борус, а также М.Ф. Елизарьевой [7. С. 26]: «к югу от дер. Означенной» (дополнительно к указаниям Н.М. Мартьянова и со ссылкой на него). Однако в Гербариях Минусинского музея и Томского государственного университета материал по этому виду отсутствует, нет его для этой территории и в коллекции Ботанического института им. В.Л. Комарова СО РАН (LE).

Л.М. Черепнин, несмотря на указание Н.М. Мартьянова, не включил *R. stenophyllus* во флору южной части Красноярского края, так как посчитал, что эти местонахождения «не свойственны данному виду» [8. С. 44]. Очевидно, по этой же причине вид не приводился в «Определителе растений юга Красноярского края» [9].

Л.И. Кашина [2], тщательно изучившая материал крупнейших Гербариев России (Ботанический институт им. В.Л. Комарова, LE; Томский государственный университет, ТК; Красноярский государственный институт, KRAS), не указала его для Средней Сибири (Красноярский край, Хакасия и Тува), но привела (впервые) для Восточной Сибири без уточнения характера его нахождения.

Этот евразийский вид в естественных (солонцеватых и болотистых) фитоценозах встречается в степной и лесостепной зонах Европейской России и Западной Сибири, а также на Дальнем Востоке [1, 10]. Естественные места обитания указываются также для Южной Бурятии [11], что вполне закономерно, так как все пункты сбора в этом регионе [2, карта 135] расположены по периферии центральноазиатской части ареала, заходящего в Сибирь из Монгольской Даурии, где вид обитает в коренных сообществах на солонцеватых прибрежных лугах и галечниках [12, 13].

Хорошо известно, что *R. stenophyllus* является рудеральным растением, обитающим у дорог и в населенных пунктах. Это отмечают многие отечественные и зарубежные авторы. Есть свидетельства о его заносе в другие зоны России и внетропические страны [1, 14]. Как адвентивное растение (довольно редко) вид встречается в Восточной Сибири – на юге Иркутской области [15].

В Гербарии Красноярского краевого краеведческого музея находятся 2 гербарных образца из Тувы: Урянхай, Чакуль (левый берег р. Улуг-Хем), найдено немного. 12.08.1915. Г.П. Миклашевская. Сведения об этой единственной находке публикуется впервые. Почти полувековые интенсивные флористические исследования в Туве, проводимые сотрудниками Гербария Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS) с середины 60-х гг. XX в. по настоящее время, не подтвердили существования на ее территории *R. stenophyllus*. Вид не включен во флору Республики Тыва [16] и вряд ли целесообразно это делать без дополнительных данных.

По сообщению Н.В. Степанова [17], *R. stenophyllus* был отмечен в окрестностях Красноярска. В Гербарии Сибирского федерального университета

(KRSU) хранятся 3 гербарных листа: дер. Базаиха, обочина дороги у поворота с тропы на трамплин. 18.09.1990 (2 экземпляра); вблизи дер. Базаиха, долина руч. Каштак, по тропе. 9.09.1991 (1 экземпляр). Однако при дальнейшем обследовании этого места вид больше не был найден, поэтому в список растений юга Красноярского края [18] не включен.

R. stenophyllus обнаружен нами: г. Красноярск, ул. Брянская, д. 63^а, вблизи бензозаправки. 12.06.2011. Популяция включала 23 молодые генеративные особи (стадия бутонизации), расположенные вдоль ограды здания, занимаемого ООО УК «Центржилсервис» (справа от входа на протяжении 6 м), 3 особи – напротив входа во двор, а также 13 особей – во дворе здания вдоль ограды (по обе стороны от входа на протяжении 15 м).

Собранные образцы *R. stenophyllus* хранятся в Гербарии им. Л.М. Черепнина Красноярского государственного педагогического университета им. В.П. Астафьева. Дублеты переданы в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова, Томского государственного университета, Красноярского краевого краеведческого музея.

Результаты исследования и обсуждение

Хотя глубокое изучение флоры Красноярска [19] не выявило вид, зафиксированная популяция определенно не является новоселом. Это подтверждают и ее численность, и наличие прошлогодних побегов с хорошо сохранившимися плодами (10 экземпляров).

Наблюдение за популяцией 6.07.2011 (стадия созревания плодов) показало значительное сокращение числа ее особей из-за уборки территории от сорняков. Сохранились все растения во дворе и только 7 – за оградой (среди уничтоженных и 3 растения, выкопанные для гербария). 15.08.2011 было обнаружено только 8 особей во дворе (по обе стороны от входа) и 3 – вдоль ограды здания (справа от входа); 22.09.2011 – 7 растений во дворе и 1 – вдоль ограды (справа от входа), все обильно плодоносящие (стадия зрелых плодов).

Поскольку плоды *R. stenophyllus* распространяются ветром, чему способствуют довольно широкие крыловидные образования на внутренних листочках околоцветника при плодах, можно допустить успешное их расселение. Однако по классификации адвентивных растений [20] *R. stenophyllus* на территории Красноярска в настоящее время можно отнести: по способу заноса – к ксенофитам – непреднамеренно занесенным видам; по степени натурализации – к колонофитам – видам, ограничивающим свое распространение местами заноса (вид не был обнаружен на прилегающей территории). Явная тенденция к расширению площади обитания вида в месте заноса (вышеуказанное местонахождение) ограничивается антропогенным воздействием. Дальнейшие наблюдения за поведением вида помогут скорректировать его стратегию и решить вопрос о включении во флору Средней Сибири.

Заключение

R. stenophyllus в течение прошлого века неоднократно фиксировался на территории Средней Сибири в антропогенно нарушенных сообществах в качестве заносного, но не натурализовавшегося вида.

В процессе наблюдения за видом в популяции, обнаруженной в условиях г. Красноярска в вегетационный период 2011 г., произошло значительное сокращение численности особей вследствие антропогенного воздействия.

Требуется дополнительные данные для включения *R. stenophyllus* во флору Средней Сибири.

Литература

1. Грабовская А.Е. Род Щавель – *Rumex* L. // Флора Восточной Европы. СПб. : Мир и семья-95, 1996. Т. 9. С. 101–119.
2. Кашина Л.И. *Rumex* L. – Щавель // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1992. Т. 5. С. 89–106.
3. Степанов Н.В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна) : учеб. пособие. Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 1994. Ч. 1. 108 с.
4. Эбель А.Л. О распространении видов *Polygonaceae* Juss. в Хакасии // Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2004. Т. 94. С. 12–16.
5. Лозина-Лозинская А.С. Род Щавель – *Rumex* L. // Флора СССР. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. С. 444–482.
6. Мартыанов Н.М. Флора Южного Енисея // Ежегодник государственного музея им. Н.М. Мартыанова. Минусинск, 1923. Вып. 2. Т. 1. С. 1–184.
7. Елизарьева М.Ф. Сем. *Polygonaceae* – Гречишные // Флора Красноярского края. Томск : ТГУ, 1971. Вып. 5. С. 19–40.
8. Черепнин Л.М. Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1961. Вып. 3. С. 37–60.
9. Кольцова В.Г. Сем. Гречишные – *Polygonaceae* // Определитель растений юга Красноярского края. Новосибирск : Наука, 1979. С. 134–143.
10. Крылов П.Н. *Rumex* L. Щавель // Флора Западной Сибири. Томск, 1930. Вып. 4. С. 820–839.
11. *Определитель* растений Бурятии / О.А. Аненхонов и др. Улан-Удэ : Республиканская типография, 2001. 672 с.
12. Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л. : Наука, 1982. 441 с.
13. Губанов И.А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М. : Валланг, 1996. 136 с.
14. Бородина А.Е. О видах рода *Rumex* L. европейской части СССР. 3. Subgen. *Rumex* // Новости систематики высших растений. 1979. Т. 16. С. 96–113.
15. *Конспект* флоры Иркутской области / В.В. Чепинога и др. Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 2008. 327 с.
16. Тупицына Н.Н. Сем. *Polygonaceae* Juss. // Определитель растений Республики Тывы / И.М. Красноборов и др. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2007. С. 154–168.
17. Степанов Н.В. Дополнения к флоре Красноярского края // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Чтения памяти Л.М. Черепнина : материалы Пятой Всерос. конф. с междунар. участием. Красноярск : Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева, 2011. 304–306.
18. *Список* растений юга Красноярского края / Е.Б. Андреева, Е.М. Антипова, А.Е. Сонникова, Н.В. Степанов, Н.Н. Тупицына, Д.Н. Шауло // Флора и растительность Си-

- бири и Дальнего Востока: Чтения памяти Л.М. Черепнина. Красноярск : РИО КГПУ, 2006. Т. 1. С. 72–158.
19. Антипова Е.М., Рябовол С.В. Флора Красноярска. Красноярск : Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева, 2009. 292 с.
20. Schroöder F.-G. Zur Klassifizierung der Antropochoren // Vegetatio. 1969. Bd. 16. Fasc. 5/6. S. 225–238.

Поступила в редакцию 19.10.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 120–124

doi: 10.17223/19988591/18/13

Natalia N. Tupitsyna

Krasnoyarsk State Pedagogical University names V.P. Astafyev, Krasnoyarsk, Russia

***Rumex stenophyllus* Ledeb. (Polygonaceae Juss.)
IN THE MIDDLE SIBERIA**

During research of the flora of Krasnoyarsk city there was found Rumex stenophyllus Ledeb. which belongs to the standard section and subsection of Rumex genus whose specimens alongside with entire inner folioles of perianth have leaflets with short teeth not passing into setaceous endings. This species is shown in “Flora of the USSR” and “Flora of Eastern Europe” for regions which include the territory of Krasnoyarsk kray, but, as well as indications of Siberian authors, it has no confirmation with herbarium samples.

R. stenophyllus is an Eurasian species, in natural (solonetzic and marshy) phytocenosis it is found in steppe and forest-steppe zones of European Russia and Western Siberia, and also in the Far East. Natural habitats are specified also for southern Buryatiya which is quite regular as all points of gathering in this region are located on the edge of central Asian part of the area overstepping Siberia from Mongolian Dauria where the species dwells in the native communities on solonetzic coastal meadows and pebbles.

At the same time R. stenophyllus is a ruderal plant. It was obviously gathered as an alien plant repeatedly in different areas of Middle Siberia: in Tuva by G.P. Miklashevskaya (1915, the Herbarium of Krasnoyarsk regional museum of local lore); in the outskirts of Krasnoyarsk by N.V. Stepanov (1990–1991, the Herbarium of Siberian Federal University, KRSU), and also possibly in the Western Sayan Mountains by N.M. Martyanov.

The particular species was found out by us near a filling station in 63a Bryanskaya St, Krasnoyarsk, on June 12, 2011. The number of population (36 individuals) and the presence of last year's sprouts with well kept fruits (10 individuals) are the evidence of its naturalization. The supervision over the population during the vegetative period has shown significant reduction of its members number (up to 11 individuals).

According to classification of adventitious plants by F.-G. Schroider (1969), R. stenophyllus nowadays on the territory of Krasnoyarsk can be attributed according to the way of drift to xenophytes, and according to the degree of naturalization to colonophytes (naturalized plants). The obvious tendency to expansion of the area of habitation of the species in a place of drift is limited by anthropogenic influence. The collected samples of R. stenophyllus are kept in L.M. Cherepnin Herbarium of V.P. Astafyev Krasnoyarsk State Pedagogical University. Duplicates are passed to Komarov Botanical Institute, Tomsk State University and to the Krasnoyarsk regional museum of local lore.

Key words: *Rumex; Polygonaceae; Middle Siberia.*

Received October 19, 2011

ЗООЛОГИЯ

УДК 569.742.21(470.5):551.79
doi: 10.17223/19988591/18/14

О.П. Бачура

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

БУРЫЙ МЕДВЕДЬ (*Ursus arctos* L.) СЕВЕРНОГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ НЕОПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

*Описаны распространение и изменение размерных характеристик костей бурого медведя на Северном Урале в течение позднего неоплейстоцена и голоцена. Показано, что бурый медведь на восточном склоне обитал в течение всего позднего неоплейстоцена и голоцена, а на западном склоне отсутствовал в период максимально холодной стадии позднего неоплейстоцена. На рецентных выборках зубов бурого медведя выявлен половой диморфизм в размерах зубов P4/ и P/4, M1/ и M/1. В первой половине позднего неоплейстоцена на Северном Урале обитали медведи с очень крупными зубами, размеры которых сопоставимы с таковыми у поздненеоплейстоценовых *U. a. priscus* Западной Европы. В течение второй половины позднего неоплейстоцена и, возможно, раннего голоцена размеры зубов и нижней челюсти бурого медведя на Северном Урале постепенно уменьшаются. Начиная со среднего голоцена бурый медведь имел современные размеры.*

Ключевые слова: бурый медведь; Северный Урал; неоплейстоцен; голоцен.

Введение

На территории Урала в позднем неоплейстоцене обитали три вида рода *Ursus*: большой (*U. spelaeus*) и малый (*U. savini*) пещерный медведи и бурый медведь (*U. arctos*). На Северном Урале имеются находки двух видов данного рода: большого пещерного и бурого медведей. Синхронных находок костей этих двух видов в одном местонахождении нет. Вероятно, местообитания этих двух видов в позднем неоплейстоцене не перекрывались. Остатки большого пещерного медведя найдены только в местонахождениях западного склона. Этот вид исчезает с данной территории в середине позднего неоплейстоцена. Бурый медведь является одним из видов, успешно переживших глобальные перестройки климата на границе неоплейстоцена и голоцена. Это делает его удобным объектом для изучения изменения размерных характеристик на фоне глобальных перестроек климата. Распространение и изменчивость размерных характеристик бурого медведя на Северном Урале в позднем неоплейстоцене практически не изучены. В работе

И.Е. Кузьминой описаны остатки позднеголоценового бурого медведя из местонахождений западного склона Северного Урала [1]. В настоящее время описаны новые местонахождения на восточном склоне Северного Урала [2–5], в которых найдены костные остатки бурых медведей. Абсолютные и относительные датировки показывают, что геологический возраст отложений, содержащих остатки бурых медведей, от начала позднего неоплейстоцена до конца голоцена. Это позволяет рассмотреть распространение и изменение размерных характеристик бурого медведя на данной территории на протяжении очень длительного периода времени, который включает в себя и период глобальных климатических перестроек.

Материалы и методики исследования

На Северном Урале ископаемые остатки бурого медведя известны из 19 местонахождений (табл. 1, рис. 1). Все эти местонахождения, кроме одного (стоянка Бызовая), представляют собой карстовые полости.

Таблица 1

Абсолютное (в числителе) и относительное (в знаменателе) количество остатков бурого медведя в местонахождениях Северного Урала

Склон	Местонахождение	Временной интервал					
		A	B	C	D	E	F
Западный	Стоянка Бызовая		1/0,8				
	Медвежья пещера				3/0,1		
	Канинская пещера					1210/64	1128/43
	Уньинская пещера					181/16	
	Писанный Камень-3						61/18
	Дыроватый Камень (р. Вишера)						6/15
Восточный	Грот Арка						20/13
	Жилище Сокола (раскоп 1)					25/4	27/12
	Жилище Сокола (раскоп 2)	338/15					
	Усольцевская пещера	62/7					
	Шайганская пещера (раскоп 1)	8/1					
	Шайганская пещера (раскоп 2)				2/0,7	2/0,7	115/21
	Черемухово-1 (раскоп 1)						
	Черемухово-1 (раскоп 4)		3/0,1	5/0,8			
	Пещера Каква-4				4/0,5		
	Грот Бурмантово (раскоп 1)					8/17	18/8
	Грот Бурмантово (раскоп 2)					40/4	
	Пещера Лисья					43/11	
Пещера Ушминская					38/25	486/70	

Материалы по бурому медведю были сгруппированы в несколько хронологических выборок. Материалы из отложений, для которых получены запредельные радиоуглеродные даты и датировка производилась на основании морфологии коренных зубов копытного лемминга и узкочерепной полевки [6], были объединены в одну выборку (А).

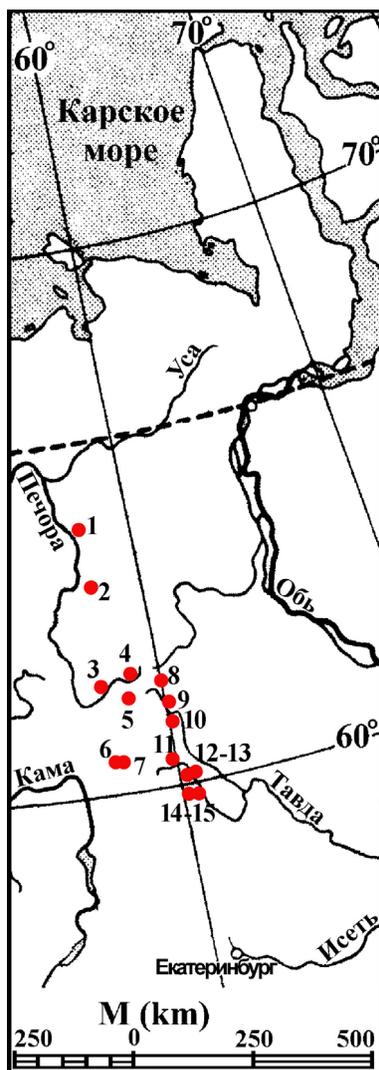


Рис. 1. Карта местонахождений на Северном Урале, где найдены кости бурого медведя:

- 1 – Стоянка Бызовая; 2 – Грот Арка; 3 – Канинская пещера; 4 – Медвежья пещера;
 5 – Уньинская пещера; 6 – Писанный Камень; 7 – Дыроватый Камень;
 8 – Ушминская пещера; 9 – Грот Бурмантово; 10 – Шайтанская пещера;
 11 – Усольцевская пещера; 12 – Пещера Черемухово-1; 13 – Пещера Лисья;
 14 – Пещера Жилище Сокола; 15 – Пещера Каква-4

Эта выборка характеризует распространение и размеры бурого медведя в первой половине позднего плейстоцена (от 127 до 57 тыс. лет назад). Материалы из отложений, для которых имеются радиоуглеродные [6] и археологические даты, объединялись в выборки согласно климатостратиграфическим подразделениям позднего неоплейстоцена и голоцена:

В – конец невянского (каргинского) межстадиального потепления – 33 000–24 000 лет назад;

С – максимальная стадия полярноуральского (сартанского) стадиала – 24 000–17 000 лет назад;

Д – вторая половина полярноуральского стадиала, или позднеледниковье, – 17 000–12 400 лет назад;

Е – средний голоцен – 8 000–2 500 лет назад;

Ф – поздний голоцен – 2 500–200 лет назад.

Остатки бурого медведя в местонахождениях первой половины позднего неоплейстоцена представляют собой в основном изолированные зубы и единичные фрагменты костей посткраниального скелета. Находки бурого медведя в местонахождениях невянского межстадиала представлены молочными зубами, фрагментом ребра и большой берцовой кости из отложений Черемухово-1–4 и нижней челюстью из стоянки Бызовая [7]. В материалах второй половины полярноуральского стадиала местонахождений Каква-4, Шайтанская и Медвежья пещеры присутствуют единичные молочные резцы, фрагмент плечевой кости и черепа. Многочисленные голоценовые остатки бурого медведя найдены практически во всех местонахождениях как западного, так и восточного склона Северного Урала (табл. 1). Наибольшее количество находок встречено в археологических памятниках. Среди остатков преобладают фрагменты зубных рядов верхней и нижней челюсти, а также изолированные зубы. Фрагменты костей посткраниального скелета единичны.

Для описания размерных характеристик бурого медведя были взяты изолированные зубы и нижние челюсти из объединенных по временным периодам выборок. Для сравнения были привлечены рецентные материалы по бурому медведю с территории Северного Урала. Промерялись только кости взрослых животных. Измерение производилось электронным штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Все промеры в таблицах приведены в миллиметрах. При анализе размерных признаков использовались методы стандартной описательной статистики: среднее арифметическое (M), его ошибка (m) и стандартное отклонение (σ).

Статистическая значимость оценивалась с помощью t-критерия Стьюдента и дисперсионного анализа при $p < 0,05$ [8]. Расчеты производились с помощью пакета программы StaSoft STATISTICA 5.5.

Результаты исследования и обсуждение

Распространение бурого медведя на Северном Урале в позднем неоплейстоцене и голоцене

В настоящее время медведь населяет преимущественно таежные или смешанные равнинные и горные леса, но может заходить в тундру и высокогорные леса [9].

В материалах первой половины позднего неоплейстоцена количество остатков бурого медведя существенно выше, чем в материалах второй половины позднего неоплейстоцена (см. табл. 1). Это может свидетельствовать о довольно высокой численности медведя в это время, что, вероятно, связано с относительно более теплым и благоприятным климатом в этот период и, как следствие, наличием больших площадей лесной растительности, чем во второй половине позднего неоплейстоцена [10].

В материалах второй половины позднего неоплейстоцена найдены единичные остатки. Такие редкие находки медведя в материалах второй половины позднего неоплейстоцена указывают на очень низкую численность вида в природе в это время, что обусловлено холодными климатическими условиями, когда пригодные (лесные) для медведя местообитания сохранялись лишь по берегам рек [10, 11]. На западном склоне в период максимально холодной стадии позднего неоплейстоцена остатки бурого медведя не найдены. Это может указывать на крайне низкую численность этого вида здесь в данный период либо на то, что этот вид здесь не обитал. В то время как на восточном склоне бурый медведь обитал в течение всего позднего неоплейстоцена.

В материалах среднего и позднего голоцена найдены многочисленные, а в отдельных случаях и очень многочисленные остатки бурого медведя (см. табл. 1). К сожалению, мы практически не располагаем материалами, датированными ранним голоценом. Однако, вероятно, в связи с увеличением площади таежных лесов в этот период численность бурого медведя была такой же высокой, как в более поздние периоды голоцена.

В настоящее время на западном и восточном склонах Северного Урала бурый медведь – довольно многочисленный вид [12–14].

Размерные характеристики бурого медведя на Северном Урале в позднем неоплейстоцене и голоцене

Для пещерного медведя характерен хорошо выраженный половой диморфизм [15]. Для оценки степени выраженности полового диморфизма у бурого медведя в размерах коренных зубов были промерены рецентные выборки с Северного Урала известной половой принадлежности (табл. 2).

Половой диморфизм выражен в размерах P4/ и P/4, M1/ и M/1 (рис. 2). У самцов эти зубы более длинные ($p < 0,05$). Несмотря на то что средние значения признаков различаются, существует довольно значительная трансгрессия (рис. 2). Размеры остальных коренных зубов у самок и самцов сходны (табл. 2). Следовательно, нельзя с полной уверенностью разделить ископаемые выборки по полу. Во всех ископаемых выборках присутствуют зубы от особей обоих полов (рис. 3). При сравнении таких выборок необходимо обращать внимание не только на средние значения, но и на размах изменчивости признаков. Различия между ископаемыми выборками считались значимыми, если были смещены пределы изменчивости признаков относи-

тельно друг друга и различия их средних значений были больше различий средних между рецентными выборками самцов и самок.

Таблица 2

Размеры зубов рецентного бурого медведя на Северном Урале, мм

Признак	Самцы				Самки			
	n*	lim	M±m	σ	n	Lim	M±m	σ
P4/								
Длина	13	12,8–16,3	15,15 ± 0,27	0,99	8	12,7–15,2	14,33 ± 0,30	0,84
Ширина	13	7,7–13,9	11,42 ± 0,39	1,41	8	10,4–12,3	11,61 ± 0,22	0,62
M1/								
Длина	12	19,5–23,4	21,68 ± 0,34	1,16	9	17,7–21,8	19,92 ± 0,41	1,24
Ширина	12	11,4–17,0	15,75 ± 0,44	1,52	9	13,7–16,0	15,07 ± 0,23	0,70
M2/								
Длина	6	31,7–33,9	32,75 ± 0,38	0,94	5	29,3–34,5	31,08 ± 0,89	2,00
Ширина	6	16,2–18,9	17,45 ± 0,44	1,09	5	16,2–17,6	16,90 ± 0,25	0,55
P/4								
Длина	12	11,2–13,2	12,26 ± 0,18	0,61	9	10,4–12,4	11,52 ± 0,22	0,66
Ширина	12	6,6–8,1	7,14 ± 0,14	0,49	9	6,0–7,6	6,76 ± 0,19	0,57
M/1								
Длина	11	22,0–24,6	22,98 ± 0,29	0,96	9	20,4–22,8	21,73 ± 0,23	0,70
Ширина	11	10,7–12,0	11,21 ± 0,14	0,48	9	9,8–11,3	10,50 ± 0,15	0,45
M/2								
Длина	12	20,8–24,2	23,03 ± 0,32	1,10	7	19,8–24,2	22,37 ± 0,53	1,41
Ширина	12	11,4–15,9	13,93 ± 0,32	1,11	7	11,7–14,3	13,33 ± 0,31	0,83
M/3								
Длина	8	15,6–20,0	18,19 ± 0,48	1,37	4	16,2–19,6	17,95	–
Ширина	8	12,8–16,2	14,03 ± 0,40	1,13	4	12,1–14,2	13,33	–

* n – объем выборки; Lim – наибольшее и наименьшее значения признака; M±m – среднее значение и его ошибка; σ – стандартное отклонение.

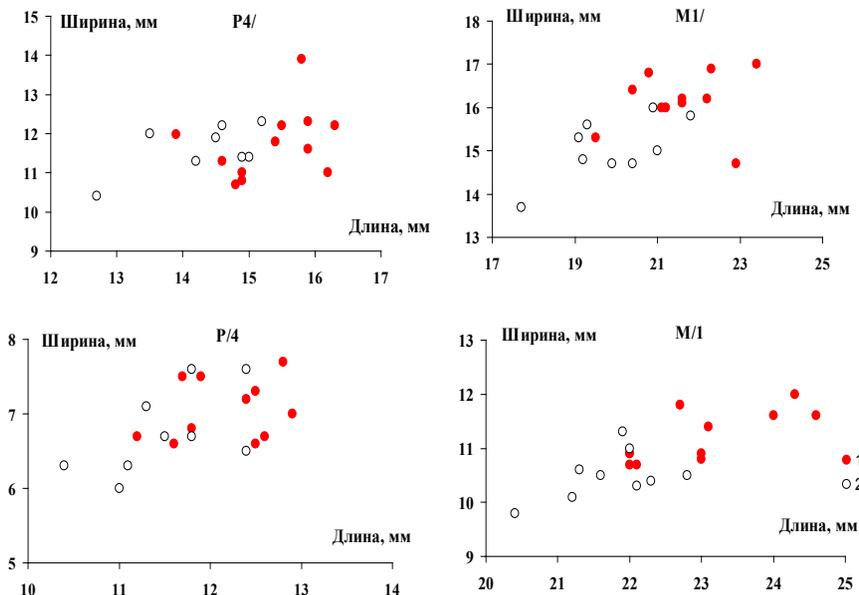


Рис. 2. Размеры коренных зубов самцов (1) и самок (2) рецентного бурого медведя на Северном Урале

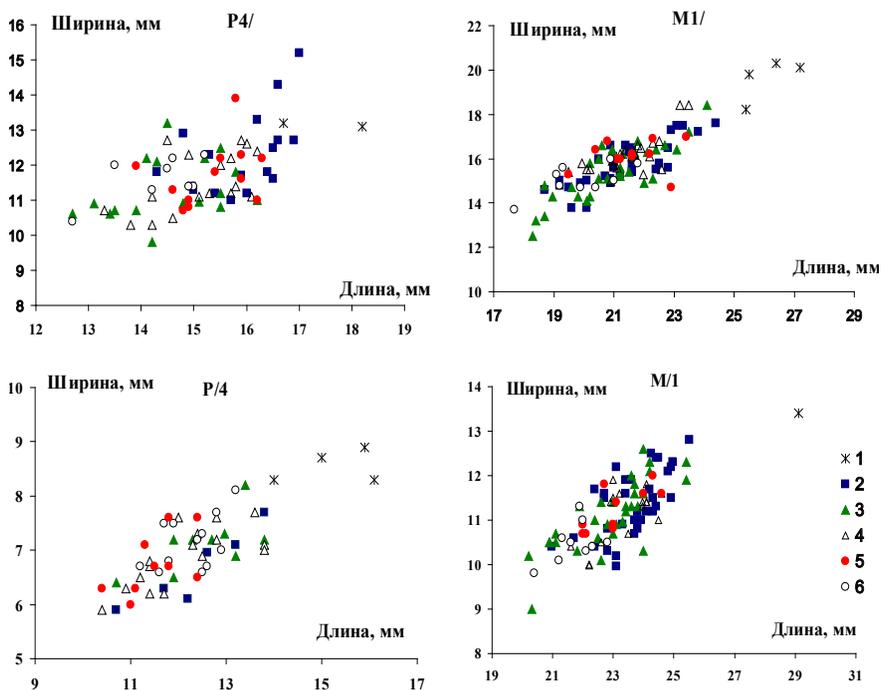


Рис. 3. Размеры коренных зубов бурого медведя в позднем плейстоцене, голоцене и современности на Северном Урале: 1 – первая половина позднего плейстоцена; 2 – средний голоцен (западный склон); 3 – поздний голоцен (западный склон); 4 – поздний голоцен (восточный склон); 5 – современность, самцы (восточный склон); 6 – современность, самки (восточный склон)

При анализе параметров нижних челюстей также необходимо помнить, что величина некоторых из них сильно зависит от половой принадлежности и индивидуального возраста особей, ввиду чего их использование в качестве основы для сравнения различных выборок затруднительно [16]. Более пригодна для этой цели длина альвеолярного ряда зубов (P/4 – M/3).

Поздний плейстоцен. В позднеплейстоценовых материалах пригодных для промеров нижних челюстей нет, поэтому анализировались размеры изолированных зубов бурого медведя.

Анализ промеров показал следующее. В начале позднего плейстоцена размеры коренных зубов у бурого медведя на Северном Урале были значительно больше, чем в голоцене и современности (рис. 3, табл. 3–5). Размеры зубов бурого медведя из стоянки Бызовая (невьянский межстадиал) совпадают с таковыми у медведей первой половины позднего плейстоцена [7].

Изменчивость длины M/2 у позднеплейстоценового бурого медведя Северного Урала укладывается в пределы изменчивости такового у *Ursus a. prisus*, описанного для конца среднего – позднего плейстоцена Западной

Европы [17]. Вероятно, уральского позднеплейстоценового бурого медведя можно также отнести к данному подвиду.

Голоцен. Различия средних значений признаков в среднеголоценовых, позднеголоценовых и рецентных выборках Северного Урала не превышают межполовые различия по этим признакам (табл. 2–5).

Т а б л и ц а 3

Размеры черепов и зубов верхних челюстей бурого медведя на Северном Урале в позднем неоплейстоцене и голоцене, мм

Признак	Выборка	n	Lim	M±m	σ
1	2	3	4	5	6
Череп					
Длина ряда моляров альвеолярная	Поздний голоцен, западный склон	13	43,4–63,1	52,16 ± 1,28	4,63
	Современность, восточный склон	7	49,1–55,1	50,94 ± 0,96	2,50
P4/					
Длина	Средний голоцен, западный склон	17	14,3–17,0	15,73 ± 0,20	0,81
	Поздний голоцен, западный склон	12	13,1–15,5	14,67 ± 0,22	0,75
	Поздний голоцен, восточный склон	16	13,3–16,2	15,07 ± 0,22	0,89
	Современность, восточный склон	21	12,7–16,3	14,83 ± 0,22	1,00
Ширина	Средний голоцен, западный склон	15	11,0–15,2	12,37 ± 0,31	1,21
	Поздний голоцен, западный склон	14	10,6–13,3	11,63 ± 0,25	0,92
	Поздний голоцен, восточный склон	16	10,3–12,7	11,54 ± 0,22	0,87
	Современность, восточный склон	21	7,7–13,9	11,49 ± 0,25	1,15
M1/					
Длина	Первая половина позднего неоплейстоцена, восточный склон	5	23,6–27,2	25,62 ± 0,60	1,35
	Средний голоцен, западный склон	32	18,7–24,4	21,34 ± 0,25	1,40
	Поздний голоцен, западный склон	25	18,3–24,1	21,24±0,27	1,34
	Поздний голоцен, восточный склон	20	19,5–23,5	21,42 ± 0,23	1,03
	Современность, восточный склон	21	17,7–23,4	20,92 ± 0,63	1,47
Ширина	Первая половина позднего неоплейстоцена, восточный склон	5	18,2–20,3	19,5 ± 0,38	0,86

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6
Ширина	Средний голоцен, западный склон	30	13,8–17,6	15,77 ± 0,19	1,02
	Поздний голоцен, западный склон	25	12,5–18,4	15,65 ± 0,24	1,20
	Поздний голоцен, восточный склон	20	15,0–18,4	16,07 ± 0,20	0,91
	Современность, восточный склон	21	11,4–17,0	15,46 ± 0,27	1,26
M2/					
Длина	Средний голоцен, западный склон	13	22,0–38,1	33,25 ± 1,14	4,11
	Поздний голоцен, западный склон	7	29,0–36,3	32,15 ± 0,98	2,59
	Поздний голоцен, восточный склон	12	30,0–35,5	32,28 ± 0,44	1,53
	Современность, восточный склон	11	29,3–34,5	31,99 ± 0,50	1,67
Ширина	Средний голоцен, западный склон	15	14,2–19,6	17,29 ± 0,36	1,41
	Поздний голоцен, западный склон	10	15,2–18,4	16,69 ± 0,35	1,11
	Поздний голоцен, восточный склон	11	15,7–18,5	17,25 ± 0,25	0,85
	Современность, восточный склон	11	16,2–18,9	17,20 ± 0,27	0,89

Таблица 4

Размеры нижних челюстей бурого медведя на Северном Урале в голоцене, мм

Признак	Выборка	n	Lim	M ± m	σ
Длина зубного ряда (С – М/3)	Поздний голоцен, западный склон	7	108,9–115,1	111,2 ± 0,76	2,00
	Поздний голоцен, восточный склон	14	102,9–116,1	108,85 ± 1,2	4,41
	Современность, восточный склон	15	97,4–121,2	109,39 ± 1,7	6,48
Длина диастемы	Поздний голоцен, западный склон	5	29,3–33,1	31,23 ± 0,71	1,59
	Поздний голоцен, восточный склон	21	24,9–41,4	32,18 ± 0,95	4,36
	Современность, восточный склон	16	29,1–40,5	34,87 ± 0,91	3,64
Длина P/4–M/3	Поздний голоцен, западный склон	6	77,7–82,6	79,58 ± 0,71	1,74
	Поздний голоцен, восточный склон	14	71,2–87,3	78,06 ± 1,16	4,35
	Современность, восточный склон	21	69,3–81,3	75,65 ± 0,77	3,53
Высота челюсти перед P/4	Поздний голоцен, западный склон	7	40,4–48,7	43,76 ± 1,07	2,82
	Поздний голоцен, восточный склон	11	37,1–46,9	41,81 ± 1,07	3,54
Высота челюсти перед M/1	Поздний голоцен, западный склон	9	38,1–47,3	42,07 ± 0,92	2,76
	Поздний голоцен, восточный склон	20	33,2–46,8	39,98 ± 0,86	3,83
	Современность, восточный склон	9	33,3–46,6	38,09 ± 1,69	5,08
Высота челюсти за M/3	Средний голоцен, восточный склон	5	45,3–58,2	48,88 ± 2,44	5,45
	Поздний голоцен, западный склон	11	41,7–57,2	51,11 ± 1,43	4,75
	Поздний голоцен, восточный склон	18	42,3–61,1	49,04 ± 1,31	5,57
	Современность, восточный склон	9	38,5–59,6	45,94 ± 2,34	7,03

Таблица 5

**Размеры зубов нижних челюстей бурого медведя на Северном Урале
в позднем неоплейстоцене и голоцене, мм**

Признак	Выборка	n	Lim	M±m	σ
P/4					
Длина	Средний голоцен, западный склон	9	10,7–14,4	12,70±0,42	1,18
	Поздний голоцен, западный склон	8	11,9–13,8	12,82±0,23	0,64
	Поздний голоцен, восточный склон	21	10,4–13,8	12,02±0,21	0,96
	Современность, восточный склон	21	10,4–13,2	11,94±0,16	0,72
Ширина	Средний голоцен, западный склон	8	5,9–7,7	6,75±0,22	0,66
	Поздний голоцен, западный склон	9	6,9–8,2	7,30±0,12	0,36
	Поздний голоцен, восточный склон	22	5,9–7,7	6,79±0,11	0,50
	Современность, восточный склон	21	6,0–8,1	6,98±0,12	0,55
M/1					
Длина	Средний голоцен, западный склон	34	20,9–25,5	23,59±0,17	1,00
	Поздний голоцен, западный склон	16	21,6–24,6	23,35±0,22	0,90
	Поздний голоцен, восточный склон	29	20,2–25,4	22,88±0,26	1,41
	Современность, восточный склон	20	20,4–24,6	22,42±0,23	1,05
Ширина	Средний голоцен, западный склон	36	9,97–12,8	11,36±0,12	0,73
	Поздний голоцен, западный склон	18	7,3–11,9	10,82±0,26	1,12
	Поздний голоцен, восточный склон	28	9,0–12,6	11,15±0,15	0,80
	Современность, восточный склон	20	9,8–12,0	10,89±0,13	0,58
M/2					
Длина	Средний голоцен, западный склон	18	21,6–29,0	23,92±0,40	1,70
	Поздний голоцен, западный склон	9	21,7–26,7	23,80±0,51	1,52
	Поздний голоцен, восточный склон	16	21,2–25,2	23,1±0,3	1,2
	Современность, восточный склон	19	19,8–24,2	22,78±0,28	1,23
Ширина	Средний голоцен, восточный склон	24	11,9–16,5	14,12±0,23	1,11
	Поздний голоцен, западный склон	9	13,0–15,9	14,18±0,33	1,00
	Поздний голоцен, восточный склон	15	12,0–15,8	13,9±0,2	0,8
	Современность, восточный склон	19	11,4–15,9	13,71±0,24	1,04
M/3					
Длина	Средний голоцен, западный склон	21	16,7–21,1	18,90±0,28	1,26
	Поздний голоцен, западный склон	14	15,9–21,1	18,88±0,47	1,77
	Поздний голоцен, восточный склон	39	14,9–22,6	18,23±0,28	1,75
	Современность, восточный склон	12	15,6–20,0	18,11±0,40	1,37
Ширина	Средний голоцен, западный склон	20	12,9–15,6	14,06±0,17	0,74
	Поздний голоцен, западный склон	13	13,3–15,7	14,36±0,22	0,81
	Поздний голоцен, восточный склон	38	12,0–16,4	13,70±0,17	1,08
	Современность, восточный склон	12	12,1–16,2	13,79±0,31	1,09

Следовательно, на отрезке времени «средний голоцен – современность» размеры коренных зубов и нижней челюсти бурого медведя на Северном Урале существенно не изменялись. Не выявлено также различий между голоценовыми выборками западного и восточного склонов Северного Урала (см. табл. 3–5). В настоящее время на Северном Урале обитает подвид *U. arctos arctos*. Следовательно, подвидовой статус среднегоголоценового и позднегоголоценового бурых медведей Северного Урала также *U. arctos arctos*.

В длине альвеолярного ряда коренных зубов между голоценовыми выборками различий нет. Нет также различий в высоте нижней челюсти перед M/1 и за M/3.

Сопоставление размеров голоценового бурого медведя с таковыми с других территорий показало следующее. Для среднего голоцена на Среднем Урале известна одна нижняя челюсть бурого медведя [18], размеры которой не выходят за пределы изменчивости параметров нижних челюстей синхронных медведей Северного Урала. Размеры коренных зубов и альвеолярная длина моляров заметно меньше, чем у синхронного бурого медведя Прибалтики [16]. Во всех случаях различия средних статистически значимы ($t > 2,5$; $p < 0,05$) и превышают межполовые различия. Размеры же зубов рецентных бурых медведей Северного Урала не отличаются от таковых у медведей Прибалтики.

Сопоставление размеров зубов позднеголоценового бурого медведя Северного Урала с таковыми у синхронного медведя Среднего и Южного Урала не показало различий между ними [18].

Заключение

Бурый медведь в позднем неоплейстоцене на западном склоне Северного Урала обитал в невьянский межстадиал и позднеледниковье, а на восточном – в течение всего позднего неоплейстоцена. Во второй половине позднего неоплейстоцена вплоть до раннего голоцена бурый медведь был очень редким видом на Северном Урале. В голоцене его можно отнести к категории многочисленных видов.

В первой половине позднего неоплейстоцена на Северном Урале обитали бурые медведи с очень крупными зубами, размеры которых сопоставимы с таковыми поздненеоплейстоценовых *U. a. priscus* Западной Европы. В течение второй половины позднего неоплейстоцена и, возможно, раннего голоцена размеры зубов и нижней челюсти бурого медведя на Северном Урале постепенно уменьшаются. Со среднего голоцена и до современности параметры нижней челюсти и коренных зубов бурого медведя на Северном Урале оставались неизменными. В Западной Европе процесс измельчания бурого медведя до современного состояния завершился в конце среднего голоцена [16], а в Якутии – в те же сроки, что и на Урале [18].

Литература

1. Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Труды Зоологического института АН СССР. 1971. Т. 49. С. 44–122.
2. Бачура О.П., Косинцев П.А. Крупные млекопитающие восточного склона Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Уральский Север в панораме тысячелетий. Североуральск, 2001. С. 63–77.
3. Бачура О.П., Платеева Н.А. Голоценовая фауна млекопитающих из отложений грота Бурмантовский на Северном Урале // Фауны Урала и Западной Сибири в неоплейстоцене и голоцене. Челябинск, 2005. С. 38–55.
4. Косинцев П.А., Бачура О.П. Новые голоценовые местонахождения крупных млекопитающих на Северном Урале // Фауны Урала и Западной Сибири в неоплейстоцене и голоцене. Челябинск, 2005. С. 148–167.

5. Бачура О.П. Материалы по фауне млекопитающих позднего неоплейстоцена и голоцена из пещеры Жилище Сокола (Северный Урал) // Фауна и флора Северной Евразии в позднем кайнозое. Екатеринбург ; Челябинск, 2008. С. 101–123.
5. Bachura O., Kosintsev P. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals // Quaternary International. 2007. Vol. 160. P. 121–128.
7. Пономарев Д.В. Крупные млекопитающие Европейского Северо-Востока в позднем неоплейстоцене и голоцене. Сыктывкар, 2001. 48 с.
8. Лакин Г.Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
9. Млекопитающие Советского Союза. М., 1967. Т. 2, ч. 1. 1004 с.
10. Лантева Е.Г. Ландшафтно-климатические изменения на восточном склоне Северного Урала за последние 50 тыс. лет // Экология. 2009. № 4. С. 284–290.
11. Гуслицер Б.И., Канивец В.И. Пещеры Печорского Урала. М. ; Л. : Наука, 1965. 134 с.
12. Марвин М.Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Свердловск : УрГУ, 1969. Вып. 1. 155 с.
13. Фауна Европейского Северо-Востока России. СПб. : Наука, 1998. Т. 2, ч. 2. 285 с.
14. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильев И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области. Екатеринбург : Екатеринбург, 2000. 239 с.
15. Kurten B. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, *Ursus spelaeus* Rosenmuller and Heinroth // Acta Zoologica Fennica. 1955. Vol. 90. P. 1–48.
16. Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965. 494 с.
17. Барышников Г.Ф., Боесков Г.Г. Бурый медведь *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) из неоплейстоцена Якутии // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 2. С. 3–9.
18. Косицев П.А., Ражев Д.И. Бурый медведь в голоцене Урала // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. М. : Аргус, 1993. Ч. 1. С. 120–137.

Поступила в редакцию 21.02.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 125–137

doi: 10.17223/19988591/18/14

Olga P. Bachura

Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

BROWN BEAR (*Ursus arctos* L.) OF THE NORTHERN URALS IN THE LATE NEOPLEISTOCENE AND HOLOCENE

The article describes the distribution and changes of brown bears size characteristics in the Northern Urals during the Late Neopleistocene and Holocene. The material from 19 localities has been used in this work.

The materials of the first half of the Late Neopleistocene include more significant quantity of brown bears remains than the materials of the second half of the Late Neopleistocene. This fact reflects a rather high number of bears in this period that is probably due to a relatively warmer and more favorable climate in this period. Individual remains of brown bear bones were found in materials of the second half of the Late Neopleistocene. Such rare bear remains in materials of the second half of the Late Neopleistocene indicate a very low number of this species in nature at this time due to cold climate conditions when suitable (forest) habitats for bear preserved only along the river banks. On the western slope during the maximum cold stage of the Late Neopleistocene brown bear remains were not found. While on the eastern slope a

brown bear lived during the whole Late Neopleistocene. In the materials of the Middle and Late Holocene numerous brown bear remains were found. Unfortunately we do not almost have the materials of the Early Holocene. Probably, due to the increase in taiga forests area in this period the brown bear number was as high as in the later periods of the Holocene.

There is sexual dimorphism of brown bear in size of P4/ and P/4, M1/ and M/1. Teeth of males are longer than teeth of females. Despite the fact that average values characteristics differ, there is quite a significant transgression. There are fossil teeth from individuals of both sexes in all samples. When we compared these samples, we took account of average values as well as the range of variability attributes. The differences between fossil samples were considered significant if limits variability characteristics of these samples were shifted relatively to each other and the differences of their average values were greater than differences of average values between male and female samples.

*An analysis of the dimensional characteristics of the brown bear showed that in the first half the Late Neopleistocene in the Northern Urals there lived the brown bear with very big teeth whose dimensions are comparable to those of *U. a. priscus* from the Late Neopleistocene of the Western Europe. During the second half of the Late Neopleistocene and possibly early Holocene the size of teeth and mandible of brown bear reduced gradually. Parameters of the mandible and the teeth of the bear remained constant from the Middle Holocene to the modernity.*

Key words: *brown bear; the Northern Urals; the Neopleistocene; the Holocene.*

Received February 21, 2012

УДК 591.9: 598.2/.9+591.526
doi: 10.17223/19988591/18/15

Е.Н. Бочкарева

*Институт систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск, Россия),
Государственный природный заповедник «Тигирекский» (г. Барнаул, Россия)*

ВНУТРИГОДОВАЯ ДИНАМИКА ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ СРЕДНЕГОРИЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО АЛТАЯ

Проанализированы результаты маршрутных учетов птиц в среднегорьях Центрального Алтая, проведенные с декабря 1998 по ноябрь 1999 г. Приведены краткая характеристика сезонных изменений в населении птиц и анализ круглогодичной динамики орнитокомплексов. Установлено, что наибольшее суммарное обилие птиц и видовое богатство характерно для летнего периода, наименьшее – для зимнего. Различие показателей этих периодов в среднем составляет по суммарному обилию до 17 раз. Число всех встреченных и фоновых видов в эти периоды различается до 8–18 раз. Менее всего по суммарному обилию и видовому богатству различается население птиц весенних и осенних периодов. Отображение годовой цикличности изменений орнитокомплексов среднегорий Центрального Алтая на основе коэффициентов сходства показало, что конфигурация годичного цикла гораздо более близка к окружности, чем в других регионах, вследствие расположения района исследований в межгорной котловине.

Ключевые слова: динамика населения; орнитокомплексы; среднегорья Центрального Алтая.

Введение

Изучение внутригодовой динамики орнитокомплексов достаточно трудоемко. Публикаций, посвященных выявлению пространственно-временной неоднородности птичьего населения и определяющих ее факторов среды с использованием специализированного математического аппарата в целом по России и сопредельным странам, немного [1–9]. При этом анализ внутригодовой динамики орнитокомплексов с помощью неметрического шкалирования единичен [1, 5] и до сих пор не проведен не только для Центрального Алтая, но и для Алтая в целом.

Цель работы – отразить особенности внутригодовой динамики населения птиц среднегорий Центрального Алтая.

Материалы и методики исследования

Сбор материала проведен с декабря 1998 по ноябрь 1999 г. (назван в работе учетным годом) в окрестностях с. Усть-Кокса (Республика Алтай) на постоянных маршрутах [10] в семи местообитаниях: среднегорных лиственнично-березовых и лиственничных лесах, горно-долинных березовых

лесах, среднегорных склоновых степях, горно-долинных сенокосах (по залежам), крупном горно-долинном поселке (Усть-Кокса) и на р. Катунь. За время работ зарегистрировано 120 видов птиц. Суммарная протяженность маршрутов составила около 950 км. Результаты учетов усреднены за каждую половину месяца, их рассматривали как отдельный вариант птичьего населения. Всего проанализировано 168 таких вариантов населения птиц. Анализ результатов учетов выполнен с использованием пакета программ банка данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук. Сведения по сезонным явлениям природы за 1998–1999 гг. собраны автором и И.В. Кашкан, составителем фенологических разделов Летописи природы государственного природного биосферного заповедника «Катунский».

Оценка внутригодовой динамики орнитокомплексов проведена по матрицам коэффициентов сходства П. Жаккара [11] в модификации для количественных признаков [12], рассчитанных для каждого из семи местообитаний по 24 вариантам. Дальнейшая обработка основана на методах неметрического шкалирования. При этом сделано допущение, что меры сходства отражают взаимное расположение рассматриваемых объектов (вариантов населения) в некоем многомерном факторном пространстве. В используемой для анализа программе объекты представляются точками на плоскости [10].

Названия птиц даны по А.И. Иванову [13], за исключением маскированной трясогузки (*Motacilla personata* Gould), чернозобого дрозда (*Turdus atrogularis* Jar.) и седоголового щегла (*Carduelis caniceps* Vig.), которых мы, вслед за Л.С. Степаняном [14], считаем самостоятельными видами.

Результаты исследования и обсуждение

Сезонные изменения орнитокомплексов

Для населения птиц среднегорий Центрального Алтая выявлено 8 сезонных периодов [15]: относительной зимней стабилизации (с декабря до середины января); зимних кочевок (с середины января до середины февраля); предвесенних кочевок на фоне прилета и начала пролета (с середины февраля до конца марта); массового весеннего прилета и пролета (апрель); гнездования на фоне окончания прилета, пролета и местных перемещений (с мая до середины июля); послегнездовых кочевок (с середины июля до конца августа); отлета и осеннего пролета (с начала сентября до середины октября); окончания осеннего пролета и предзимних миграций (с середины октября до конца ноября). Далее приведена краткая характеристика орнитокомплексов обследованных местообитаний в соответствии с выявленными сезонными периодами.

Лиственнично-березовые леса. Плотность населения птиц в этом местообитании в среднем существенно изменяется лишь в зимне-весенние сезо-

ны (таблица). Самый низкий среднесезонный показатель отмечен в период зимней стабилизации. Далее в периоды зимних и предвесенних кочевок суммарное обилие колеблется на уровне 132–172 особей/км². Весной оно возрастает в результате прилета и пролета птиц (до 290) и на этом уровне сохраняется, включая период гнездования (297). Причем в начале апреля увеличение происходит за счет прикочевки постоянно встречающихся и зимующих видов (свиристель – *Bombicilla garrulus* (L.), чечетка – *Acanthis flammea* (L.), ополовник – *Aegithalos caudatus* (L.), поползень – *Sitta europaea* L., снегирь – *Pyrrhula pyrrhula* (L.) и сойка – *Garrulus glandarius* (L.)), а в мае – за счет пролета и прилета перелетных птиц (в основном лесного конька – *Anthus trivialis* (L.), горихвостки-лысушки – *Phoenicurus phoenicurus* (L.), славки-завирушки – *Sylvia curruca* (L.), пеночек: теньковки – *Phylloscopus collybita* (Vieill.) и зарнички – *Ph. inornatus* (Blyth), зяблика – *Fringilla coelebs* L. и чечевицы – *Carpodacus erythrinus* (Pall.)). Увеличение плотности населения в начале октября (период отлета и осеннего пролета) определяется прикочевкой большой синицы (*Parus major* L.), обыкновенной и садовой овсянок (*Emberiza citrinella* L., *Em. hortulana* L.).

В среднем по сезонам число встреченных видов меняется от 9 до 41, из них 9–30 фоновых. В холодное время года их меньше всего (9–16, 9–12 фоновых), а в теплое – наибольшее количество (24–41 вида, 20–30 фоновых). В числе лидеров по обилию зарегистрировано 13 видов птиц. Наиболее характерен пухляк (*Parus montanus* Bald.), преобладающий почти все сезонные периоды, кроме массового весеннего прилета и пролета, где его замещает большая синица. Доля пухляка меньше всего в период зимних и предвесенних кочевок, гнездования и увеличивается в позднелетние, осенние и зимние периоды (с 10–17 до 30–50%). Большая синица как лидер отмечена также при зимних кочевках, отлете и осеннем пролете (10–21%). Зимующие виды (свиристель и чечетка) преобладают по обилию в первые три периода (11–60%), а поползень часто – при зимних и послегнездовых кочевках, отлете, осеннем пролете и его окончании (10–15%). Перелетные птицы в числе лидирующих отмечены в весенне-летние периоды. Это чернозобый дрозд, зяблик, теньковка, чечевица и зарничка. Их доли в это время составляют 10–17%. Кроме того, в числе лидеров зарегистрированы ополовник (период относительной зимней стабилизации и предвесенних кочевок) и щегол *Carduelis carduelis* (L.) (период относительной зимней стабилизации), доля которых составляет 10–13%.

Березовые леса. В отличие от лиственнично-березовых лесов самый низкий уровень суммарного обилия по среднесезонным показателям характерен в этом местообитании для предвесеннего периода (42 особей/км²) из-за откочевки зимующих видов (свиристея, чечетки). Максимальные показатели плотности свойственны для массового весеннего прилета (347, за счет зяблика, лесного конька, делябы *Turdus viscivorus* L.) и почти не снижаются в гнездовое время (337, в основном за счет теньковки, горихвостки-лысушки, серой мухоловки – *Muscicapa striata* (Pall.), чечевицы). Далее суммарное

обилие птиц уменьшается вплоть до окончания осеннего пролета и предзимних миграций (140) вследствие откочевок птиц. В период зимней стабилизации плотность населения выше, чем во время окончания осеннего пролета по причине массовой прикочевки зимующих птиц (свиристея и чечетки).

**Обилие, видовое и фоновое богатство населения птиц
среднегорий Центрального Алтая в среднем по сезонным периодам,
особей/км², или особей/10 км береговой линии (река), и число видов**

Местообитание	Период							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Лиственнично-березовые леса	71; 15;11	172; 9;9	132; 15;12	290; 24;22	297; 41;30	237; 25;20	271; 26;21	221; 16;12
Березовые леса	188; 14;8	123; 14;10	42; 12;10	347; 28;22	337; 45;33	243; 26;17	213; 22;18	140; 12;9
Лиственничные леса	228; 14;10	415; 17;11	145; 19;13	167; 24;22	148; 23;17	249; 29;25	192; 12;12	88; 12;8
Сенокосы (по залежам)	56; 9;9	38; 5;5	45; 6;5	320; 30;26	211; 34;19	241; 30;24	148; 14;8	3; 4;2
Степи	32; 6;5	78; 6;5	80; 11;8	224; 18;15	550; 26;19	702; 25;17	145; 16;14	53; 9;6
Крупный поселок	685; 14;13	692; 15;15	717; 16;13	776; 16;15	1138; 27;19	1174; 21;19	1407; 22;16	920; 14;12
Река Катунь	5; 1;1	5; 1;1	10; 4;4	106; 14;10	225; 18;8	98; 14;9	4; 6;1	11; 5;4

Примечание. I – относительной зимней стабилизации; II – зимних кочевок; III – предвесенних кочевок на фоне прилета и начала пролета; IV – массового весеннего прилета и пролета; V – гнездования на фоне окончания прилета, пролета и местных перемещений; VI – послегнездовых кочевок; VII – отлета и осеннего пролета; VIII – окончания осеннего пролета и предзимних миграций.

В среднем по сезонам видовое и фоновое богатство населения птиц меняется от 12 до 45 и 8–33, причем наибольшие значения, как в предыдущих лесах, характерны для теплого времени года, а наименьшие – холодного. В березовых, как и в лиственнично-березовых лесах, хорошо выражена сезонная смена преобладающих видов. В числе лидеров по обилию за весь год отмечен 21 вид. Чаще всего преобладает, как и в лиственнично-березовых лесах, пухляк, а также большая синица. При этом доля первого вида увеличивается с периода послегнездовых кочевок до конца учетного года (с 16 до 34%). Участие большой синицы в среднем остается стабильным (10%), лишь при осеннем отлете увеличивается (до 18%). При этом в периоды зимней стабилизации и кочевок, а также окончания осеннего пролета в числе лидеров отмечены зимующие виды, доля которых в начале года составляет 56–66, а в конце – 21%. Со времени массового весеннего прилета и пролета до окончания осеннего пролета в населении птиц преобладают перелетные виды. Так, в их составе зарегистрированы зяблик, зарничка и зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloi-*

des (Sund.)), на долю которых приходится 12–38%. Кроме того, по отдельным периодам лидирует еще шесть видов. Так, поползень отмечен при зимних кочевках (11%), ворон (*Corvus corax* L.), обыкновенная овсянка и снегирь – на предвесенних кочевках (вместе 44%), чернозобый дрозд – во время массового весеннего прилета и пролета (10%), ополовник – в период окончания осеннего пролета и предзимних миграций (18%).

Лиственничные леса. Динамика показателей суммарного обилия птиц лиственничных лесов по сезонным периодам заметно отличается от таковых лиственнично-березовых и березовых лесов. В среднем по сезонам наибольшие значения свойственны зимним кочевкам (415 особей/км²) вследствие массовой прикочевки свиристеля, как и в березовых лесах в конце января, где их немного. Далее показатели плотности населения изменяются ненаправленно, достигая максимальных значений в период послегнездовых кочевок за счет чернозобого дрозда, зарнички, горихвостки-лысушки, серой славки – *Sylvia communis* Lath. (145–249). В период окончания осеннего пролета и предзимних миграций суммарное обилие птиц здесь минимально (88). Вследствие массовой прикочевки свиристеля во время зимней стабилизации плотность населения увеличивается (228).

Динамика видового и фонового богатства также отличается от остальных лесов, показатели для которых ниже таковых, чем для березовых лесов. В среднем по сезонам число видов меняется от 12 до 29, из них 8–25 входят в фоновый состав. С начала года и вплоть до послегнездовых кочевок эти показатели увеличиваются. Однако число фоновых видов в период гнездования меньше (17), чем в предыдущем периоде (22).

В лиственничных лесах преобладают по обилию девять видов. Наиболее характерна из них сорока (*Pica pica* (L.)), преобладающая почти весь год с примерно равным участием (13–16%). Лишь в период гнездования ее больше (21%). Кроме того, с периода массового весеннего прилета и пролета лидирует еще и пухляк, доля которого выше на гнездовании в период отлета и осеннего пролета (20 и 28%). Во время зимней стабилизации и зимних кочевок больше всего свиристеля (52 и 80%), участие которого к периодам послегнездовых кочевок уменьшается (до 17%). Кроме того, в составе лидеров отмечен рябинник (*Turdus pilaris* L.) во время предвесенних кочевок, отлета и осеннего пролета, окончания осеннего пролета и предзимних миграций (10–12%), большая синица – в период предвесенних кочевок (31%), гнездования (18%), отлета и осеннего пролета (25%), окончания осеннего пролета и предзимних миграций (16%). Изредка преобладают чернозобый дрозд (массовый весенний прилет и пролет – 22%), полевой воробей (*Passer montanus* (L.)), гнездование – 11%), серая славка (гнездование и послегнездовые кочевки – 17 и 14%), обыкновенная овсянка (окончание осеннего пролета и предзимние миграции – 24%).

Сенокосы (по залежам). Первые три периода (зимняя стабилизация, зимние и предвесенние кочевки) суммарное обилие птиц колеблется от 38 до

56 особей/км² в связи с кочевками местных видов, в основном врановых и обыкновенной овсянки. Во время массового весеннего прилета и пролета плотность населения увеличивается до 320 особей/км² (в основном за счет полевого жаворонка – *Alauda arvensis* L.), затем уменьшается в период гнездования – до 211, возрастая во время послегнездовых кочевок до 241 (обыкновенная и садовая овсянки, полевой воробей), и к концу учетного года уменьшается до 3 особей/км². В среднем по сезонам число видов меняется от 4 до 34, из них 2–26 входят в фоновый состав.

В числе лидеров по обилию отмечено двенадцать видов. Наиболее часто в их составе зарегистрирована черная ворона (*Corvus corone* L.), в основном в период зимней стабилизации, зимних и предвесенних кочевок, окончания осеннего пролета и предзимних миграций – 17, 25, 12 и 43% соответственно). Кроме нее, также обыкновенная овсянка, которая преобладает в периоды зимней стабилизации, зимних кочевок, массового весеннего прилета, пролета и отлета, осеннего пролета (19, 42, 10 и 18%). В весенне-летние периоды в числе лидеров отмечен полевой жаворонок (36–60%), гнездования – садовая овсянка и береговая ласточка (*Riparia riparia* (L.)) (вместе – 60%). Кроме того, полевой жаворонок преобладает по обилию в период массового весеннего прилета и пролета, послегнездовых кочевок и отлета и осеннего пролета (60, 36 и 13%). Садовая овсянка лидирует при отлете, осеннем пролете и по окончании осеннего пролета, предзимних миграциях (52 и 43%). Помимо названных видов в составе лидеров отмечены ворон – в периоды зимней стабилизации и предвесенних кочевок (11 и 18%), седоголовый щегол и чечетка – зимней стабилизации (вместе – 32%), щегол и сорока – при зимних кочевках (вместе – 27%), а также последний вид – на предвесенних кочевках и по окончании осеннего пролета (51 и 13%), балобан (*Falco cherrug* Gr.) – на предвесенних кочевках (12%), полевой воробей – во время послегнездовых кочевок (12%).

Смену. В среднем по сезонам самые низкие показатели суммарного обилия свойственны началу и концу учетного года (32 и 53 особей/км²). Основу сообществ составляют оседлые и зимующие виды – врановые, овсянки и рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* L.). Несколько выше плотность населения в периоды зимних и предвесенних кочевок (78 и 80) в основном за счет юрка (*Fringilla montifringilla* L.), рябинника и овсянки Годлевского (*Emberiza godlewskii* Tacz.). С периода массового весеннего прилета вплоть до послегнездовых кочевок суммарное обилие увеличилось втрое (с 224 до 702 особей/км²), что связано с прилетом перелетных видов (перепел – *Coturnix coturnix* (L.), черноголовый чекан – *Saxicola torquata* (L.), каменка *Oenanthe oenanthe* (L.), садовая овсянка и др.), а затем и с вылетом молодых (в основном у каменки, садовой овсянки, полевого воробья). В период отлета и осеннего пролета плотность населения уменьшается (до 145) за счет отлета большей части перелетных и прикочевки местных видов (сорока).

В среднем по сезонам видовое богатство колеблется в пределах от 6 до 26 видов, из них 5–19 фоновых. Как и в предыдущем местообитании, здесь

отмечены самые низкие значения общего числа и фоновых видов. В числе лидирующих по обилию зарегистрировано 14 видов. Состав их наиболее изменчив. Так, здесь не отмечено вида, который бы преобладал в течение всего года. В первые три периода (зимняя стабилизация, зимние и предвесенние кочевки) и в конце учетного года (окончание осеннего пролета и предзимние миграции) в их числе зимующие виды – рогатый жаворонок, юрок, овсянка Годлевского (30–93%). Также только в первый и последний периоды преобладает обыкновенная овсянка (17 и 29%). Весной, летом и осенью лидируют каменка и садовая овсянка (вместе 58–81%), достигая максимальных значений обилия в период гнездования. Изредка в числе лидеров отмечен полевой воробей (периоды зимней стабилизации, массового весеннего прилета и пролета, послегнездовых кочевок – 25, 12 и 13%), сорока (период зимней стабилизации – 15%), рябинник (зимних кочевок – 31%), коноплянка (*Cannabina cannabina* L.), послегнездовых кочевок – 10%), сизый голубь (*Colomba livia* L.) и скворец (*Sturnus vulgaris* L., отлета и осеннего пролета – 10 и 28%), седоголовый щегол (окончания осеннего пролета и предзимних миграций – 25%).

Крупный поселок. Для орнитокомплексов населенных пунктов характерны постоянно высокие показатели суммарного обилия. В среднем по сезонам количество птиц увеличивается с начала учетного года до последнего периода (с 685 до 1407 особей/км²), а в конце года – уменьшается (до 920). Высокая плотность населения птиц, по сравнению с другими местообитаниями, в течение года объясняется доступностью и большим количеством кормов, в основном антропогенного происхождения, а также наличия укрытий. В целом характер динамики суммарного обилия сходен с таковой в других открытых биотопах. При этом в поселках в весенне-летнее время существенное увеличение показателей происходит как за счет прилета перелетных видов, так и за счет вылета молодых у оседлых видов (сизый голубь, домовый – *Passer domesticus* L.) – и полевой воробьи). В период отлета и осеннего пролета увеличение суммарного обилия птиц связано с миграционными подвижками (скворец, садовая овсянка, маскированная трясогузка), а также с прикочевкой большой синицы из лесных местообитаний. Уменьшение плотности населения птиц в конце года связано с кочевками и перераспределением местных видов птиц.

В среднем по сезонам наибольшее число видов зафиксировано в периоды гнездования, послегнездовых кочевок и отлета, осеннего пролета (21–27, 16–19 – фоновых). В остальное время эти показатели ниже и близки (14–16, 12–15 – фоновых). В числе лидеров по обилию зарегистрировано пять видов. Весь год преобладает сизый голубь, участие которого выше в первые четыре сезона – зимней стабилизации, зимних и предвесенних кочевок, массового весеннего прилета и пролета (32–49%), а в периоды гнездования и послегнездовых кочевок меньше на 18–24%. В состав лидеров также входят воробьи – полевой и домовый. При этом с периода зимней стабилизации до

массового весеннего прилета и пролета включительно и в период окончания осеннего пролета и предзимних миграций преобладает полевой (19–28%), гнездования, послегнездовых кочевок и отлета, осеннего пролета – домовый воробей (61, 78 и 21%), а зимних кочевок, массового весеннего прилета, пролета и окончания осеннего пролета, предзимних миграций – оба вида (33, 39, 42%). Кроме того, во время зимней стабилизации, отлета, осеннего пролета и окончания осеннего пролета, предзимних миграций в числе лидеров отмечена большая синица (13–18%), а в последний период – и обыкновенная овсянка (10%).

Река Катунь. В период предвесенних кочевок, по сравнению с зимней стабилизацией и зимними кочевками, суммарное обилие в этом местообитании увеличивается (с 5 до 10 особей/км²) вследствие пространственных перемещений оляпки (*Cinclus cinclus* (L.)) и ворона. Далее плотность населения возрастает в десять раз в период массового весеннего прилета и пролета (106), а потом еще вдвое – во время гнездования (225) в связи с пролетом береговой ласточки и перевозчика (*Actitis hypoleucos* (L.)). Далее суммарное обилие вновь уменьшается вдвое (98), а затем во время отлета, осеннего пролета – еще в 25 раз (4). В период окончания осеннего пролета оно возрастает почти втрое (11). Увеличение суммарного обилия в конце года связано с прикочевкой оляпки.

В рассматриваемом урочище видов еще меньше, чем в поселках. По сезонам видовое богатство увеличивается с начала года вплоть до периода гнездования – с 1 до 18 видов (с 1 до 8 фоновых), лишь в период массового весеннего прилета и пролета фоновых видов больше (10). Со времени послегнездовых кочевок общее число зарегистрированных видов уменьшается (с 14 до 5), а фоновых – сначала сокращается (с 9 до 1), а потом вновь увеличивается при окончании осеннего пролета и предзимних миграциях (до 4).

В числе лидеров по обилию отмечено семь видов. В периоды зимней стабилизации, зимних и предвесенних кочевок, окончания осеннего пролета и предзимних миграций преобладает оляпка (51–100%); предвесенних кочевок и массового весеннего прилета, пролета – кряква (*Anas platyrhynchos* L., 25–40%), а также в последний из названных периодов – горная (*Motacilla cinerea* Tunst.) и маскированная трясогузки (вместе 49%). При гнездовании и послегнездовых кочевках больше всего береговой ласточки (79–83%), а в последний период отмечен в числе лидеров еще и перевозчик (10%). В период отлета и осеннего пролета абсолютно преобладает большой крохаль (*Mergus merganser* L., 85%).

Итак, для отдельных местообитаний, как и в среднем по территории, наибольшие суммарные показатели населения птиц присущи периоду гнездования на фоне окончания прилета, пролета и местных перемещений; наименьшие – для периода зимней стабилизации, когда в минимальном количестве остаются лишь постоянно встречающиеся и зимующие птицы. Различие показателей этих периодов в среднем составляет по суммарному

обилию до 17 раз. Число всех встреченных и фоновых видов в эти периоды различается до 8–18 раз. Преобладающие виды совпадают лишь частично (по круглогодично встречающимся видам), но доля лидеров периода зимней стабилизации выше, чем периода гнездования на фоне окончания прилета, пролета и местных перемещений на 29–34%.

Весенние и осенние периоды тоже различаются по суммарным показателям, но меньше, чем летний и зимний. При этом в большинстве местообитаний, как и в среднем по территории, это сезоны массового весеннего прилета, пролета и отлета, осеннего пролета. Однако на реках больше различия населения в периоды предвесенних кочевок и окончания осеннего пролета, предзимних миграций. В среднем по территории значения в 1,2–2 раза больше весной, чем осенью.

В целом для населения птиц среднегорий Центрального Алтая, как и подмосковных смешанных лесов, лесостепи Приобья и южной тайги Среднего Урала [1, 2, 5], наибольшие показатели, характеризующие население птиц, прослежены для летнего периода, наименьшие – зимнего, менее всего различаются весенние и осенние периоды. При этом для местообитаний суши разнятся показатели массового весеннего прилета, пролета и отлета, осеннего пролета, а для водных сообществ – предвесенних кочевок на фоне начала пролета и прилета, а также окончания осеннего пролета и предзимних миграций.

Внутригодовая динамика орнитокомплексов

Для отображения годовой цикличности развития природы, и в частности жизни птиц, пользуются не прямой, а замкнутой линией в круг. Однако для населения птиц это порождает иллюзию равнозначности отличий периодов гнездового и зимнего времени года, а также осенних и весенних миграций. В действительности сходство весенних и осенних периодов может быть большим, что неизбежно приводит к неравномерному круговому отображению изменений населения птиц [1]. Круговые схемы показывают, что равноудаленность полюсов диаграмм указывает на имеющиеся различия в структуре населения по сезонам. Сближение каких-либо полюсов (в результате уплощения или сжатия) соответствует сходству структуры приближенных участков диаграммы, и наоборот – удаление полюсов друг от друга свидетельствует о различиях. Выклинивание участка диаграммы указывает на близость компонентов внутри клина и их существенное отличие от других участков.

Несмотря на достаточно близкие или малоразличимые значения суммарных показателей орнитокомплексов (плотность, видовое и фоновое богатство) весенних и осенних периодов, состав их населения весьма различен, что и показал анализ орнитокомплексов с помощью коэффициентов сходства и выявления на их основе круглогодичной динамики населения птиц.

Конфигурация кривой годичного цикла изменений орнитокомплексов всех обследованных лесных местообитаний среднегорий Центрального Алтая имеет форму, близкую к окружности, что в общем виде отражает малое сходство как летних и зимних, так и весенних и осенних вариантов населения птиц между собой (рис. 1, *A*). Орнитокомплексы середины и окончания весны, лета и начала осени открытых местообитаний отличаются от остальной совокупности появлением весной и исчезновением к концу лета или в начале осени перелетных и достаточно многочисленных видов (полевой жаворонок, каменка, перепел, черноголовый чекан и др.). Изменения в большей части оставшегося года постепенны, и позднелетние орнитокомплексы настолько отличаются от позднелетних, насколько раннелетние от ранневесенних (рис. 1, *B*). Состав этих вариантов населения сближает постоянное присутствие черной вороны и сороки, а в сенокосах, кроме них, – и ворона. В качестве устойчивых посетителей в эти периоды следует назвать зимующих здесь рогатого жаворонка, овсянку Годлевского, чечетку, а также кочующих в поисках корма снегиря, полевого воробья, седоголового щегла и обыкновенную овсянку. Относительно высокие показатели суммарного обилия и видового состава в этих местообитаниях определяются близостью поселка и преобладанием свободных от снега участков. Пребывание врановых в этих урочищах почти круглый год обусловлено достаточностью кормов, в том числе в связи с использованием этих урочищ под пастбища, и местами свалки пищевых отходов. Описанные изменения представимы в виде окружности с выклиниванием вариантов населения с апреля по август (сенокосы) или с апреля по середину сентября (степи).

Очень похожа на предыдущие изменения динамика населения птиц поселков (рис. 1, *B*). При этом большая часть года также определяется постепенностью и равнозначностью изменений, а весенне-летнее «выклинивание» связано с появлением и последующим исчезновением маскированной трясогузки и отчасти скворца, а также увеличением обилия у домового воробья и уменьшением у сизого голубя, большой синицы, полевого воробья и сороки вследствие перераспределения по ландшафтам. Подобная динамика – частный случай ранее рассмотренного типа. В поселках отличающиеся варианты представимы в виде «цепочки» отклонений от окружности, что определяется интенсивностью весенне-летних миграций.

Несколько иная динамика прослежена в населении птиц рек (рис. 1, *Г*). Здесь население холодного периода (с середины октября до середины марта) определяется наличием единственного зимующего вида – оляпки – и представимо в виде «цепочки» последовательно отходящих проб. Смена облика остальных вариантов населения птиц в течение года описывается окружностью.

Исследование круглогодичной динамики сообществ птиц среднегорий Центрального Алтая позволило дополнить общую схему представлений о специфике годичных циклов изменчивости облика орнитокомплексов.

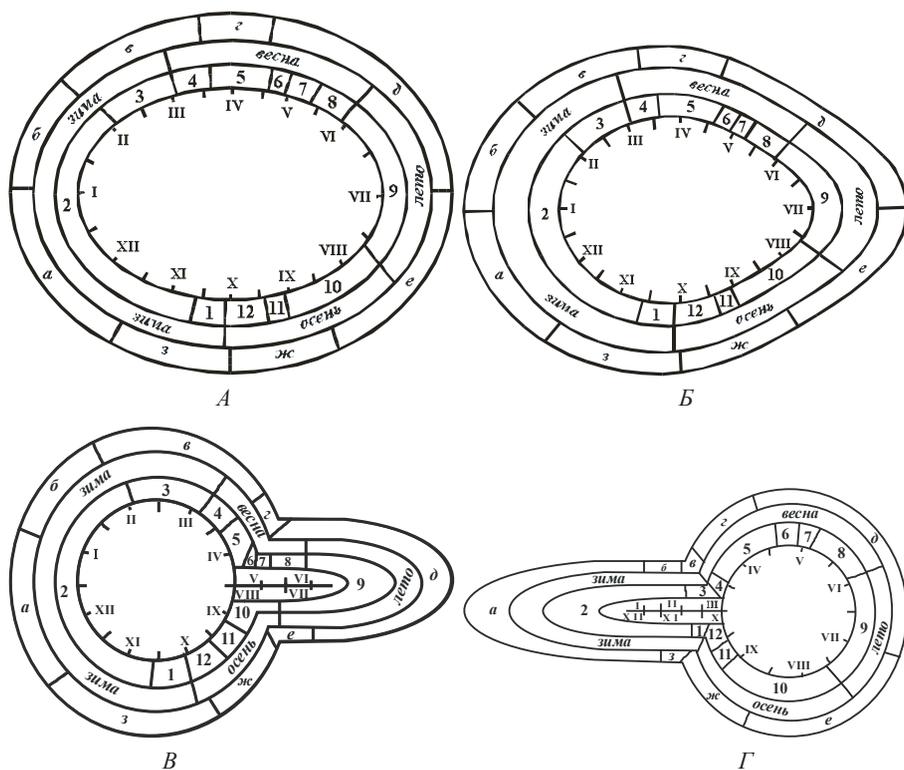


Рис. 1. Варианты сезонных циклов населения птиц лесов (А), открытых местообитаний (Б), поселков (В) и рек (Г) в сравнении с фенологическими сезонами.

Сезонные периоды населения птиц: а – относительной зимней стабилизации;

б – зимних кочевок; в – предвесенних кочевок на фоне прилета и пролета;

г – массового весеннего прилета и пролета; д – гнездования на фоне окончания прилета, пролета и местных перемещений; е – послегнездовых кочевок; ж – отлета и осеннего пролета; з – окончания осеннего пролета и предзимних миграций.

Фенологические субсезоны: 1 – первозимье; 2 – глубокая зима; 3 – предвесенье;

4 – первовесенье; 5 – пестрая весна; 6 – голая весна; 7 – зеленая весна; 8 – предлетье;

9 – лето; 10 – начальная осень; 11 – глубокая осень; 12 – предзимье; I–XII – месяцы

Ранее показано, что для юга европейской части лесной зоны и горных аналогов южной тайги Урала замкнутые кривые динамики облика населения в большинстве обследованных местообитаний отражали в первую очередь резкие отличия зимних и летних орнитокомплексов относительно большей близости весенних и осенних [1, 5]. Близка окружности только изменчивость сообществ птиц уральских поселков [5].

Сочетание фрагментарности залегания снежного покрова, постоянного наличия кормов, в том числе антропогенного происхождения, и расположения обследованной межгорной котловины в стороне от основных путей миграций предопределяют годичный цикл изменения населения птиц обследованных местообитаний, гораздо более близкий к окружности, чем в

других обследованных регионах, поскольку сходство весенних и осенних вариантов орнитокомплексов среднегорий намного меньше.

Заключение

Наибольшее суммарное обилие и видовое богатство птиц характерно для летнего периода, наименьшее – зимнего. Менее всего по этим показателям различается население птиц весенних и осенних периодов. Расположение района исследований в межгорной котловине обусловило конфигурацию годичного цикла изменений населения птиц обследованных местообитаний, гораздо более близкую к окружности, чем в других обследованных регионах.

Литература

1. Равкин Е.С. Пространственно-временная и временная структура населения птиц. Подмосковные смешанные леса // Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). 1985. С. 139–159.
2. Цыбулин С.М. Птицы диффузного города (на примере Новосибирского Академгородка). Новосибирск : Наука, 1985. 163 с.
3. Козлов А.Н. Птицы тугаев долин Мургаба и Теджена и перспективы их охраны : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1988. 23 с.
4. Козлов Н.А. Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения). Новосибирск : Наука, 1988. 156 с.
5. Ливанов С.Г. Сезонная динамика населения птиц Среднего Урала // Сибирский экологический журнал. 2002. № 5. С. 549–564.
6. Носкова О.С. Динамика населения птиц хвойно-широколиственных лесов Северного Приволжья (многолетняя, сезонная, территориальная) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2007. 24 с.
7. Лебяжинская И.П. Пространственно-временная динамика разнообразия птиц Сарычелекского государственного биосферного заповедника (Юго-Западный Тянь-Шань, Кыргызстан) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2008. 19 с.
8. Малкова А.Н. Пространственно-временная организация населения птиц городов равнин и гор юга Западной Сибири (на примере Новосибирска и Горно-Алтайска) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 22 с.
9. Шеломенцева О.В. Пространственно-временная организация населения птиц городов южной тайги Средней Сибири (на примере г. Лесосибирска) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2009. 18 с.
10. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
11. Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bulletin society vaudoise science nature. Vol. 38. 1902. P. 69–130.
12. Наумов Р.Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
13. Иванов А.И. Каталог птиц СССР. Л. : Наука, 1976. 276 с.
14. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : Академкнига, 2003. 808 с.
15. Бочкарева Е.Н. Сезонная динамика населения птиц среднегорий Центрального Алтая // Алтайский зоологический журнал. 2007. Вып. 1. С. 58–65.

Elena N. Bochkareva

*Institute of Systematics and Ecology of Animals of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia,
The Tigirek Strict reserve, Barnaul, Russia*

THE INTRAANNUAL DYNAMICS OF ORNITHOCOMPLEXES OF THE CENTRAL ALTAI MIDDLE-MOUNTAINS

For revealing seasonal and intraseasonal dynamics of bird communities in the Central Altai middle-mountains there was conducted a cluster analysis of the dates collected in Ust-Koksa (Altai Republic) on constant routes in seven biotopes from December 1998 till November 1999. The estimation of intraannual dynamics ornithocomplexes was carried out on matrixes of P. Zhakkar coefficients of similarity with modifications for the quantitative characteristics calculated for each of seven biotopes on 24 variants and based on not metric scaling methods.

The analysis of bird communities of separate biotopes, as well as on average on the territory, according to seasonal periods revealed earlier has shown that the greatest total abundance of birds, species and background richness of birds are typical of the period of nesting on the background of termination of arrival, flight and local movings; the least – for the period of winter stabilization. The distinction of indexes of these periods, on average, amounts the abundance in total up to 17 times. The number of all encountered and background species during these periods differs up to 8–18 times. Prevailing species coincide only partially (by yearlong round meeting species). The spring and autumn periods differ in total indexes too, but it is less than in summer and in winter. Despite close enough or slightly different total indexes values of ornithocomplexes (abundance, species and background riches) in spring and autumn periods, the structure of their communities is rather distinguished, as the ornithocomplexes analysis showed by means of similarity factors and revealing a yearlong round dynamics of bird communities on their basis.

The configuration of a year cycle curve of ornithocomplexes changes of all surveyed forest biotopes has the form close to a circle that, in a general view, reflects small similarity of both summer and winter, and spring and autumn variants of bird communities among themselves. Bird communities' changes of open biotopes are presented in the form of a circle with a wedge of variants of the communities of a warm season, which is connected with occurrence in the spring and disappearance of flying and enough numerous species by the end of summer or in early autumn. Changes in the rest of a year are gradual. Ornithocomplexes dynamics of villages and rivers is a special case before the considered type, where different variants are presented in the form of a «chain» of deviations from a circle that is defined by the intensity of spring-and-summer migrations (in villages) or by the presence of a wintering species – dipper water ouzel in rivers (from the middle of October till the middle of March). Thus, a combination of snow cover bedding fragmentariness, constant presence of forages, including that of an anthropogenous origin, and the arrangement of the surveyed mountain hollow away from the basic ways of migrations predetermine a year cycle of bird communities changes of the surveyed biotopes much closer to a circle, than in other surveyed regions.

Key words: *dynamic of bird communities; ornithocomplexes; middle-mountains of the Central Altai.*

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.14:581.1.03
doi: 10.17223/19988591/18/16

И.Ф. Головацкая¹, А.С. Минич², И.Б. Минич², М.А. Большакова¹

¹Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск, Россия)

²Томский государственный педагогический университет (г. Томск, Россия)

РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ *Brassica oleracea* L. С ПОМОЩЬЮ КОРРЕКЦИИ СОЛНЕЧНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ

Исследование выполнено при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (ГК № П283 от 23.07.2009).

Изучали зависимость роста и развития растений белокочанной капусты сорта Точка от корректированного солнечного излучения. Показана динамика структуры побега и организации фотосинтетического аппарата растений при формировании рассады. Выявлено стимулирующее действие люминесцентного излучения флуоресцентных пленок в красной области спектра на растяжение листовой поверхности, накопление сухой биомассы и хлорофилла а. Отсутствие люминесцентного излучения у пленок или его нестабильность во времени способствовали увеличению числа ярусов у растений.

Ключевые слова: *Brassica oleracea* L.; флуоресцентные пленки; красный свет; синий свет; фотосинтетические пигменты; чистая продуктивность фотосинтеза; морфогенез.

Введение

В настоящее время в практике растениеводства широко применяют флуоресцентные полимерные пленки, выступающие в качестве селективных фильтров солнечного излучения [1–4]. Такие пленки за счет введения в их состав фотолуминофоров преобразуют часть длинноволнового УФ-излучения в красную область спектра [5–7]. Использование флуоресцентных пленок в защищенном грунте обеспечивает ускорение процессов жизнедеятельности растений и повышение их продуктивности [2, 3, 8]. Нашими многолетними испытаниями в вегетационных сооружениях и лабораторных фитотронах, покрытых модифицированными пленками, было показано повышение хозяйственной продуктивности растений относительно контрольного покрытия. Растения, выращенные под модифицированными покрытиями, отличались от контрольных быстрым развитием,

высоким урожаем и качеством плодов [1–4]. Остается открытым вопрос об оптимальной величине коррекции солнечного излучения для оптимизации жизнедеятельности растений. Представляет интерес поиск механизмов действия смешанного светового потока на растения при оптимизации их светового режима выращивания.

Цель исследования – изучение влияния коррекции солнечного излучения на рост и развитие сельскохозяйственной культуры *Brassica oleracea* L.

Материалы и методики исследования

В связи с оптимизацией условий выращивания сельскохозяйственных культур в условиях защищенного грунта изучали морфофизиологические особенности растений белокочанной капусты (*Brassica oleracea* L.) ранне-спелого сорта Точка (семейство Brassicaceae) при использовании флуоресцентных пленок.

Для коррекции солнечного излучения были выбраны стабилизированные и нестабилизированные флуоресцентные пленки с разной интенсивностью люминесцентного излучения в красной области спектра (табл. 1). Наличие стабилизатора обеспечивало сохранение физико-химических и оптических свойств пленки, а следовательно, и длительность воздействия красной области спектра. Теплички-каркасы площадью в основании 1 м² были покрыты немодифицированной полиэтиленовой пленкой (контроль) и флуоресцентными пленками толщиной 0,120 мм лабораторных образцов, предоставленных В.С. Райдой (канд. хим. наук, доцент кафедры органической химии Томского государственного педагогического университета), изготовленных с применением полимерной композиции [9, 10]. Флуоресцентные пленки от поверхности грунта располагались на расстоянии 0,6 м, над растениями – от 0,4 до 0,6 м в зависимости от срока их вегетации.

Фотофизические характеристики пленок рассчитаны по спектрам, полученным на спектрометре «AvaSpec 2048» (Avantes, Нидерланды) и акустооптическом спектрометре «Кварц 3102В» (Россия) по методикам, представленным в [7]. Особенностью флуоресцентных (опытных) пленок является их способность преобразовывать около 1% падающей УФ-А-радиации в излучение красной области спектра с максимумом 615 и 626 нм [11] с интенсивностью излучения от 3,9 до 20,6 отн. ед. в зависимости от типа и количества введенного в состав флуоресцентной пленки люминофора. Флуоресцентные пленки по сравнению с контролем (немодифицированной пленкой) пропускают УФ-А- и УФ-В-излучение меньше на 5–10% за счет его поглощения, отражения и рассеивания частицами люминофора, а также преобразования его в красный свет. Интегральное светопропускание флуоресцентных пленок меньше, чем у контрольной пленки, всего на 0,33–0,98% (табл. 1).

Таблица 1

Фотофизические характеристики модифицированных пленок для теплиц

Вариант пленки	Стабилизатор	Интенсивность люминесцентного излучения, отн. ед. (длина волны, нм)	Интегральное пропускание, %	Пропускание пленками электромагнитного излучения, %		
				УФ-диапазон, нм		ФАР, нм
				290–330	320–400	380–710
Контроль	–	–	93,6	67,1	72,6	82,9
Ф-16	T622	20,6 (626)	93,2	50,5	57,3	63,5
Ф-15	T622	5,2 (626)	94,0	56,4	66,0	71,9
Ф-14	–	5,9 (626)	94,0	61,1	69,3	77,4
Ф-13	–	3,9 (626)	94,2	56,0	65,0	71,1
Ф-10	T622	17,6 (615)	93,8	59,1	74,4	79,0
Ф-8	T622*	–**	75,1	49,8	63,6	68,9

*T622 – Тинувин 622; ** – синий краситель.

В процессе культивирования растений изучали *накопление биомассы и структуру побега* (сухую биомассу и длину побега, количество ярусов, площадь листа второго яруса, суммарную площадь листовой поверхности, чистую продуктивность фотосинтеза). *Содержание хлорофиллов a и b* (Хла и Хлб) и *каротиноидов* (Кар) определяли спектрофотометрически в 100%-ных ацетоновых экстрактах растительного материала, рассчитывая по формулам [12]. *Структурную организацию мезофилла* изучали по методикам [13], для чего высечки из листьев общей площадью 3,8 см² фиксировали этанолом, а затем мацерировали в 2,0–3,5 моль-экв/л HCl при температуре не выше 90°C. Суспензии мацерата доводили до 5 мл и подсчитывали число клеток в камере Горяева (не менее 16 камер варианта). Далее рассчитывали общее число клеток на единицу площади листа (см²) и целый лист.

Статистическая обработка выполнена в программе StatSoft STATISTICA 6.0, а построение графиков – в программе MS Excel 2003. Данные представлены в виде средних арифметических значений ростовых (n = 50) и биохимических (n = 5) параметров с двусторонними доверительными интервалами. При сравнении групп растений, различающихся по условиям выращивания, выявили статистически значимые отличия изученных параметров по сравнению с контролем с учетом t-критерия Стьюдента для 95%-ного уровня значимости [14]. Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез в исследовании принимался равным 0,05.

Результаты исследования и обсуждение

В ходе исследования установили зависимость морфогенеза растений *Brassica oleracea* L. от действия красного света различной интенсивности, полученного при люминесценции люминофора, и радиации в области УФ и суммарной фотосинтетически активной радиации (ФАР) (см. табл. 1). По

динамике ростовых показателей растений оценивали скорость прохождения начальных этапов онтогенеза и оптимум условий для формирования технической зрелой рассады капусты.

В результате исследования установили, что на начальных этапах развития преимущество в росте получали растения под пленками Ф-13 и Ф-10. Растения капусты на 20-е сут имели большую длину побега на 15 и 21% соответственно (рис. 1). В то же время увеличение числа ярусов происходило под пленками Ф-10 и Ф-16 на 20 и 30% соответственно, по сравнению с контролем. Наиболее благоприятные условия для формирования суммарной листовой поверхности растений создавали пленки Ф-10, Ф-14, Ф-13 и Ф-16 (в 2 раза, на 40, 38 и 22% соответственно больше контроля), тогда как под пленкой Ф-8 отмечали ингибирование растяжения листовой поверхности на 20% по сравнению с контрольными растениями. Подобные ростовые реакции при адаптации растений к условиям под пленками были сопряжены с интенсивностью и спектром излучения КС, уровнем пропускания ФАР и УФ-излучения.

Положительный эффект действия условий под пленками Ф-10 и Ф-16, по-видимому, был связан с более высокой интенсивностью красного света (КС) и более низкой интенсивностью УФ-А, тогда как отрицательный эффект Ф-8 можно было объяснить отсутствием люминесцентного излучения и более низкой интенсивностью излучения ФАР (см. табл. 1). При этом отмечали большую эффективность коротковолнового КС с длиной 615 нм, по сравнению с 626 нм. Уменьшение пропускания в области ФАР в ряду обсуждаемых пленок сопровождалось также снижением стимулирующего эффекта от применения пленок. Наблюдаемый в нашем эксперименте стимулирующий эффект действия КС на рост листовой поверхности капусты согласуется с данными для других видов растений [4, 15–19].

Последующие наблюдения за развитием рассады капусты показали увеличение абсолютных размеров побега и листовой поверхности. На 23-и сут активный рост (число ярусов и поверхность листьев) стабильно обеспечивали условия под пленкой Ф-10, тогда как под пленкой Ф-8 рост побегов по-прежнему тормозился (маленькая площадь листьев, короткий побег) (рис. 1). Замедленный рост растяжением при увеличении синей области (СС) спектра ФАР (пленка Ф-8) сопровождался снижением накопления сухой биомассы (рис. 2), что отмечали и другие авторы [15–18].

В процессе дальнейшего развития колебания внешних условий изменяли ростовые реакции растений в ответ на действие комплексной солнечной радиации в защищенном грунте. Наиболее благоприятные условия для роста листа создавались под пленками Ф-10, Ф-13 и Ф-15, что выражалось в активном растяжении листовой поверхности (рис. 1) и накоплении биомассы (рис. 2) у 33- и 35-дневных растений.

За период с 33-х по 35-е сут растения капусты формировали 7-ярусный побег, оптимальный для рассады на стадии технической зрелости. К 35 сут-

кам растения характеризовались большей длиной побега (Ф-13) или большим числом ярусов (Ф-14 и Ф-8) (рис. 1), накапливали большую сухую биомассу (Ф-10, Ф-13, Ф-15 и Ф-16) (рис. 2), формируя большую поверхность листьев. При этом наибольшую площадь листовых пластинок имели растения, выросшие под пленкой Ф-10 (в 2 раза больше контроля).

Из всего вышеизложенного следовало, что коррекция солнечного излучения в области УФ и КС обеспечивала оптимальный рост (длина побега, число ярусов, площадь поверхности листьев) растений белокачанной капусты сорта Точка по сравнению с контролем.

Положительный эффект действия на формирование фотосинтезирующей поверхности растений оказывало большинство вариантов исследуемых пленок. Увеличение сухой биомассы определяли условия под пленками Ф-10, Ф-13, Ф-15 и Ф-16.

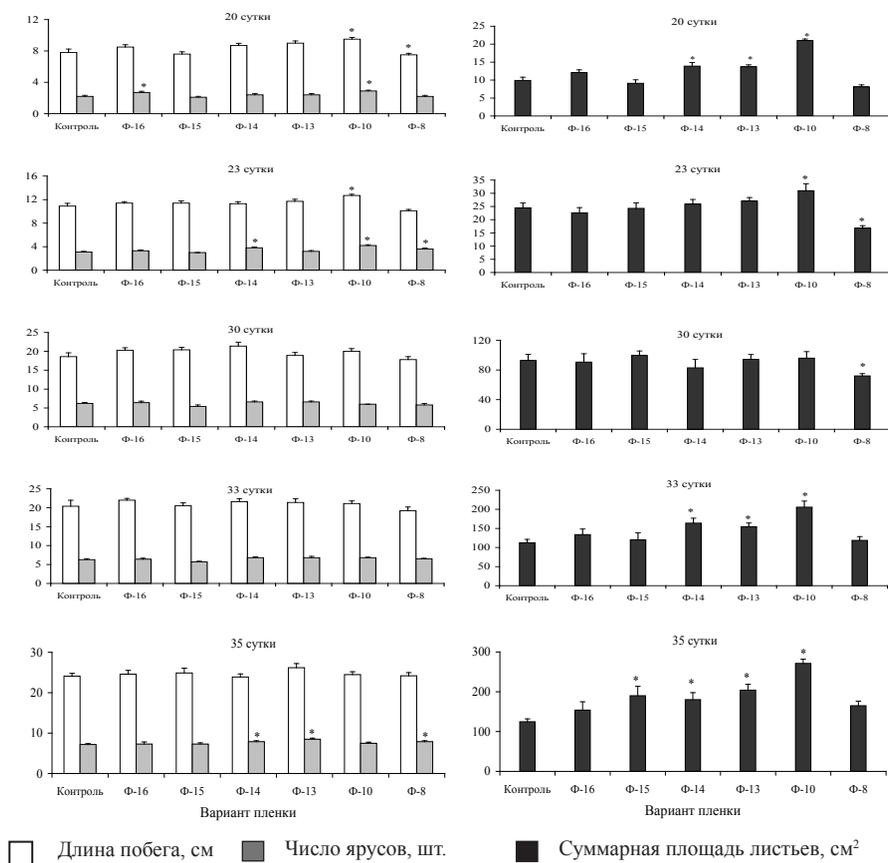


Рис. 1. Ростовые параметры растений белокачанной капусты сорта Точка, выращенных под различными флуоресцентными пленками.

* Статистически значимые отличия от контроля ($p < 0,05$)

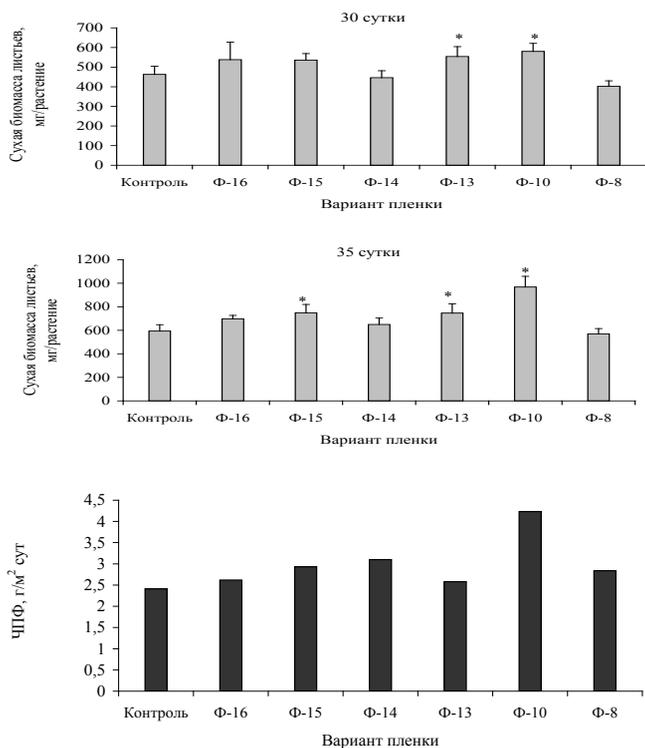


Рис. 2. Сухая биомасса и чистая продуктивность фотосинтеза растений капусты, выращенных под флуоресцентными полиэтиленовыми пленками

При этом, однако, *чистая продуктивность фотосинтеза* растений капусты повышалась за период с 30-х по 35-е сут у вариантов Ф-10, Ф-14, Ф-15 и Ф-8 соответственно на 75, 28, 22 и 18% по сравнению с контролем. Пленка Ф-10 создавала условия, в которых растения развивались на протяжении всего эксперимента лучше, чем под обычной полиэтиленовой пленкой, по всем параметрам и к 33-м сут обеспечивала формирование рассады технической зрелости.

Оптические свойства листьев определяются анатомическим строением тканей листа, состоянием пигментных систем. Для характеристики организации фотосинтетического аппарата использовали размеры листовой поверхности, общее число клеток паренхимы в единице площади и в целом листе и содержание зеленых и желтых пигментов фотосинтеза, рассчитанное на единицу площади листа и тысячу клеток.

Изучение *мезоструктуры* листа капусты проводили на 2-м ярусе. При исследовании растений учитывали, что кроме возраста целого растения существует возраст конкретного листа, так как прирост растения осуществляется метамерами. Каждый новый лист живет «своей жизнью», т.е. с мо-

мента появления он проходит все стадии развития. Однако на его формирование оказывают действие как донорно-акцепторные отношения с другими структурными элементами побега, так и факторы внешней среды. Донорно-акцепторные отношения можно рассматривать как фактор эндогенной регуляции морфогенеза. Они поддерживаются за счет перераспределения в растении продуктов фотосинтеза и фитогормонов. В эксперименте анализировали молодой активно растущий (3-и сут) и завершивший рост (10-е сут) лист второго яруса.

Наши исследования показали, что на 20-е сут развития у растений всех вариантов начинал формироваться лист 3-го яруса, тогда как лист 2-го яруса находился на стадии растяжения. Свидетельством активного растяжения поверхности молодого листа служило уменьшение количества клеток в единице поверхности и в расчете на лист опытных растений по сравнению с контролем (рис. 3), связанное с превышением скорости растяжения клеток над их делением в этот период. Однако в варианте Ф-8 отметили уменьшение листовой поверхности и количества клеток относительно других опытных вариантов, что, вероятно, определялось торможением процессов как растяжения, так и деления клеток.

Анатомо-морфологические исследования роста листа второго яруса показали общую тенденцию в изменении структуры мезофилла, свидетельствующую о схожих процессах, происходящих в нем под контрольной и опытными пленками и зависимых прежде всего от эндогенных факторов, среди которых можно выделить физиологическое состояние листа, активность корней и соседних листьев. Так, в ранние периоды онтогенеза, когда фотосинтетическая продуктивность ограничена, а поглощательная и метаболическая деятельность корней еще слабая, формируются мелкие листья. Быстрое и обильное поступление ассимилятов и корневых метаболитов в формирующие листья, а также активация собственных биосинтезов определяют размеры листьев.

В ходе формирования листа в течение 7 сут площадь его поверхности увеличилась в 3–4 раза в зависимости от варианта. Одновременно увеличивалось общее число клеток мезофилла в листе, что свидетельствовало о продолжающемся клеточном делении в палисадной ткани. Подобный вывод напрашивается исходя из известных данных о неоднородности ростовых процессов, связанных с разной продолжительностью деления и растяжения различных тканей листа [20]. Раньше всего заканчивается деление и растяжение клеток эпидермиса, затем губчатой паренхимы и в последнюю очередь – деление клеток палисадной паренхимы и растяжение их в высоту.

У опытных растений достоверно увеличивалось количество клеток мезофилла в листе по сравнению с листом контрольных растений. Активация клеточного деления листа, по-видимому, произошла вследствие уменьшения интенсивности УФ-излучения опытными пленками. Важность УФ-излучения для регуляции роста листа показана группой авторов [21, 22].

Действие УФ-Б-излучения на растение обуславливает утолщение листа, которое снижает проникновение УФ-Б внутрь листа и таким образом защищает фотосинтетически активные клетки мезофилла.

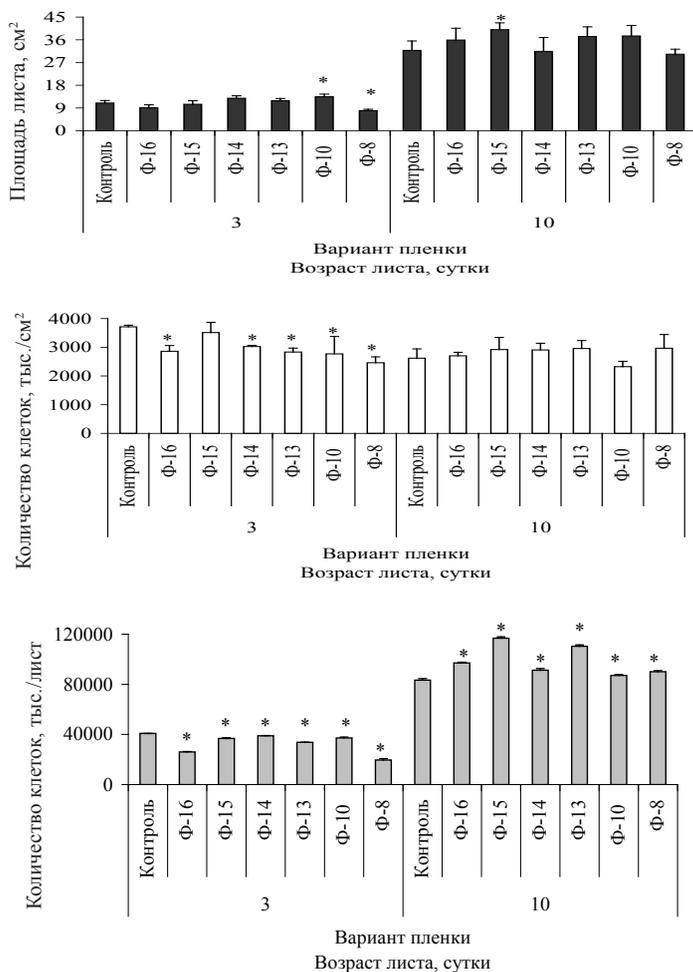


Рис. 3. Площадь и количество клеток листа 2-го яруса 23- и 30-суточных растений капусты, выросших под разными флуоресцентными пленками

Исследование динамики пигментов фотосинтеза в листьях 2-го яруса растений капусты выявило зависимость их уровня от возраста листа и условий освещения под флуоресцентными пленками (рис. 4). Наиболее активный и продолжительный рост листа при добавлении низкоэнергетического излучения красной области спектра (под пленками Ф-10 на 3-и сут и Ф-15 на 10-е сут) сопровождался сохранением содержания фотосинтетических пиг-

ментов в единице площади листа на уровне контроля, что свидетельствовало об их дополнительном синтезе *de novo*. Более раннее завершение роста листа и снижение в нем содержания зеленых и желтых пигментов при снижении интегрального излучения за счет УФ и ФАР (под пленкой Ф-8) могло указывать на старение листа, а появление следующего яруса – на опережающее развитие растений.

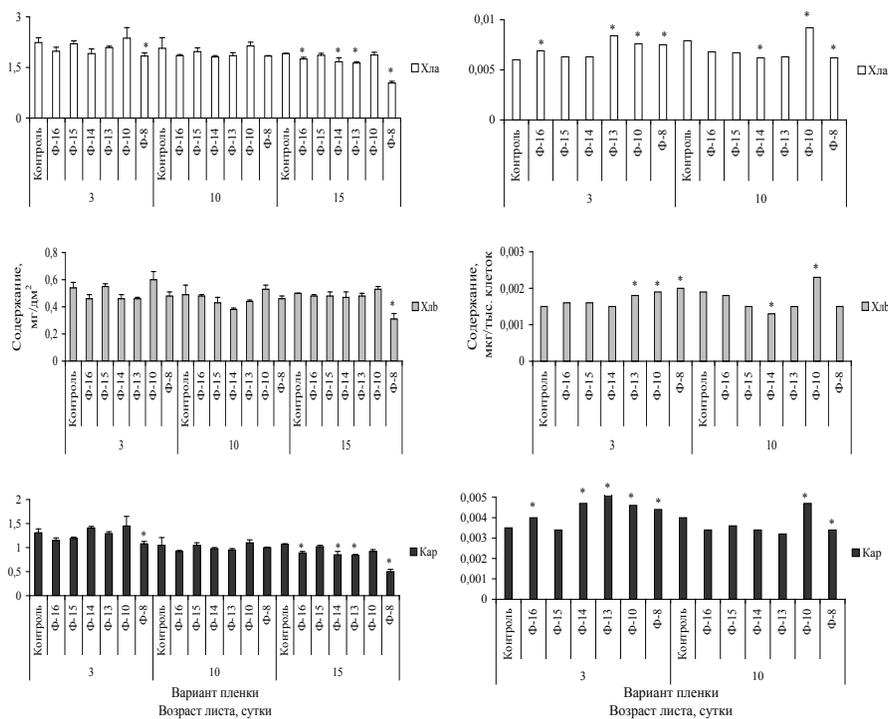


Рис. 4. Содержание пигментов фотосинтеза в листьях 2-го яруса 23–35-дневных растений капусты, выросших под разными флуоресцентными пленками

Расчет содержания фотосинтетических пигментов на 1 000 клеток показал, что под всеми вариантами флуоресцентных пленок создаются условия, благоприятные для синтеза Хла, однако различные модификации пленок неоднозначно влияют на этот процесс. Увеличение интенсивности люминесцентного излучения с длиной волны 615 и 626 нм соответственно до 17,6 и 20,6 относительных единиц (пленки Ф-10 и Ф-16, см. табл. 1) привело к повышению уровня Хла и каротиноидов в расчете на 1 000 клеток молодого листа. В процессе роста листа сохранялся пигмент-стимулирующий эффект люминесценции с длиной волны 615 нм. Интересно то, что для молодого листа имело значение не только КС, но и уровень коротко- и длинноволнового УФ-излучения. Уменьшение доли этого излучения (плен-

ка Ф-13 и Ф-8) обуславливало активный синтез фотосинтетических пигментов в молодом листе.

В процессе роста листа под пленкой Ф-8 происходило значительное снижение (в 1,5–2 раза) пигментов как в единице площади листа, так и в расчете на 1000 клеток, по сравнению с другими исследуемыми пленками. Это могло быть связано с более ранним завершением роста листа, а следовательно, с его старением.

Для каротиноидов известна защитная функция хлорофиллов от фотоокисления, вследствие этого их уровень может служить индикатором фотозащиты фотосинтетической функции. Под пленкой Ф-10 при достаточно высоком уровне УФ-А и ФАР накапливается статистически значимый уровень каротиноидов в расчете на 1000 клеток, что обуславливает и повышенный уровень Хла и Хлв, а следовательно, и фотосинтетическую активность листа 2-го яруса более длительное время. Полученные результаты согласуются с данными [23].

По литературным данным существует несколько предположений о возможных механизмах действия коррекции солнечного излучения флуоресцентными пленками на рост и развитие растений. Во-первых, увеличение доли КС в светопотоке повышает синтез пигментов [19]. Во-вторых, увеличение доли воздействующего КС на хлорофилл увеличивает интенсивность фотосинтеза [19, 8]. В-третьих, происходит световое насыщение реакций у растений за счет увеличения количества полезной энергии в результате преобразования УФ-радиации люминофором в пленке и хлорофиллом [5], стимулирующей процесс фотосинтеза. В-четвертых, в регуляции участвуют специфические фоторецепторы КС с длиной волны приблизительно 600 нм [24].

Исходя из представленных выше результатов исследований морфогенеза капусты, можно говорить о влиянии всего скорректированного солнечного излучения на растение. Коррекция солнечного излучения сразу по нескольким параметрам (интенсивность УФ-А- и УФ-В-излучения, ФАР и излучения в красной области солнечного спектра) обуславливает изменение интенсивности ростовых процессов, контролируемых несколькими эндогенными регуляторными системами – фото- и гормональными системами, их взаимодействием. В связи с этим большую роль в адаптации растений капусты к КС и УФ-А-излучению на уровне ростовых и биохимических ответов растений может играть совместное действие регуляторных фоторецепторов семейства фитохромов (phy A–D) и криптохромов (cry 1–2). Подтверждением данного положения могут служить наши более ранние исследования световых мутантов модельного растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh экотипа *Landsberg erecta* [25–27], представителя того же семейства Brassicaceae, как и *Brassica oleracea* L. В лабораторных условиях при использовании ламп видимого и ультрафиолетового излучений под флуоресцентной пленкой Ф-10 показано, что при нарушении синтеза фитохрома В у растений мутан-

та *hy3* был снижен уровень физиологических ответов на действие красного света низкой интенсивности, а компенсаторные механизмы за счет работы фитохрома А и криптохромной системы у мутанта были малоэффективны [25]. У растений *hy3*, культивируемых под флуоресцентной пленкой, торможение процессов роста, развития и уменьшение семенной продуктивности были сопряжены с уменьшением содержания регуляторов роста зеатина, индолил-3-уксусной и абсцизовой кислот (ИУК и АБК) и с увеличением уровня связанной формы цитокининов (рибозида зеатина) по сравнению с диким типом *Ler* [25]. В отсутствие фоторецептора криптохрома 1 у мутанта *hy4* отмечено уменьшение листовой поверхности и ее биомассы, при этом снижалось содержание ИУК и зеатина относительно *Ler*. Полученные данные свидетельствовали, что излучение, прошедшее через флуоресцентную пленку Ф-10 с максимумом люминесцентного излучения в области 615 нм, оказывал регуляторное действие на скорость ростовых реакций через активацию фитохромов и криптохромов, изменяющих гормональный баланс растений. Эти же группы фоторецепторов отвечают за поглощение лучей зеленой (ЗС) части спектра [26, 27], несущей наибольшую часть энергии в спектре солнечного света.

Согласно данным других авторов, УФ оказывает основное (84%) ингибирующее действие на рост молодых листьев арабидопсиса под прямым солнечным излучением [28]. Изменения морфологии растений могут быть связаны с УФ-индуцированными изменениями в содержании флавоноидов, которые являются эндогенными регуляторами скорости транспорта и окисления фитогормона индолилуксусной кислоты [29], а следовательно, гомеостаза ауксина, на изменения которого указано в нашей работе с пленкой УФ-10 [25]. Отрицательная корреляция между содержанием флавоноидных гликозидов и высотой и относительным ростом показана для *Betula pendula* [30].

Заключение

Скрининг ростовых реакций растений белокочанной капусты сорта Точка, выращенных под флуоресцентными пленками с разными спектрами пропускания (табл. 1), показал, что наибольшая сухая биомасса формировалась в условиях со сниженной долей УФ и стабильным излучением в красной области спектра (Ф-15, Ф-16, Ф-13 и Ф-10). Эффективность адаптации растений к меняющимся условиям освещения была обусловлена лабильностью фотосинтетического аппарата, которая обеспечивала растениям активный рост и развитие. Увеличение доли КС под флуоресцентными пленками в присутствии УФ-излучения приводило к повышению содержания каротиноидов и Хла в расчете на 1 000 клеток листа растения капусты, а снижение доли УФ (290–330 нм) в светопотоке на фоне большей интенсивности ФАР и затухающей красной досветки (Ф-13 и Ф-14) – к росту числа ярусов. Для получения рассады капусты технической зрелости была рекомендована

флуоресцентная пленка марки Ф-10, характеризующаяся люминесценцией в красной области спектра и снижением пропускания УФ. Наиболее стабильный эффект проявлялся при выращивании растений под пленкой с максимумом люминесцентного излучения 615 нм. Однако эффективность этой пленки в регуляции роста могла быть связана не только с увеличением красной области спектра, но и большей долей всех областей видимого спектра (см. табл. 1, пропускание ФАР по сравнению с другими опытными пленками). Возможно, сохранение высокого уровня ФАР в солнечном излучении уменьшало негативные действия УФ-излучения, прежде всего УФ-Б.

В качестве механизма действия корректированного флуоресцентной пленкой солнечного излучения на морфогенез растений выступают фоторегуляторные системы растений, состоящие из фоторецепторов семейств криптохромов и фитохромов, поглощающих соответственно СС, ЗС и УФ-А и КС. В систему трансдукции светового сигнала может вовлекаться гормональный комплекс, состоящий из ИУК, АБК и цитокининов. Компенсация негативного действия УФ-излучения возможна также через индукцию синтеза фотопротекторов (флавоноидов, каротиноидов).

Использование флуоресцентных пленок позволяет целенаправленно изменять спектральный состав солнечного света, что может служить важным инструментом в исследовании особенностей фоторегуляции растений в естественных условиях. Особенно перспективно такое направление исследований в связи с возможностью быстрой реализации результатов на практике. В качестве модели для биологического тестирования условий под флуоресцентными пленками может быть использованы растения, культивирование которых востребовано растениеводством. В качестве отзывчивой светокультуры можно использовать капусту, так как именно эта культура в условиях Западной Сибири требует применения рассадного способа выращивания, а получение рассады технической зрелости проводят в защищенном грунте.

Литература

1. Минич А.С., Минич И.Б., Зеленчукова Н.С., Райда В.С. Особенности роста растений и продуктивность у гибридов огурца при выращивании под фотолюминесцентной и гидрофильной пленкой // Сельскохозяйственная биология. 2010. № 1. С. 81–85.
2. Minich A.S., Minich I.B., Shaitarova O.V. et al. Vital Activity of *Lactuca sativa* and Soil Microorganisms under Fluorescent Films // TSPU Bulletin. 2011. № 8 (110). P. 78–84.
3. Головацкая И.Ф., Райда В.С., Лещук Р.И. и др. Физиолого-биохимические особенности роста и продуктивность растений овощных культур при выращивании под светокорректирующими пленками // Сельскохозяйственная биология. 2002. № 5. С. 47–51.
4. Астафурова Т.П., Верхотурова Г.С., Зайцева Т.А. и др. Особенности роста и развития растений огурца при выращивании под светокорректирующими пленками // Сельскохозяйственная биология. 2003. № 5. С. 44–48.
5. Kusnetsov S.I., Leplianin G.V., Mironov U.I. et al. "Polisvetan", a high performance material for cladding greenhouses // Plasticulture. 1989. Vol. 83, № 3. P. 13–20.
6. Карасев В.Е. Полисветаны – полимерные светотрансформирующие материалы для сельского хозяйства // Вестник Дальневосточного отделения РАН. 1995. № 2. С. 66–73.

7. Райда В.С., Иваницкий А.Е., Бушков А.В. и др. Исследование особенностей преобразования излучения солнца УФ и видимого диапазонов светокорректирующими пленками с люминофорами на основе соединений европия // Оптика атмосферы и океана. 2003. Вып. 16, № 2. С. 1126–1132.
8. Щелоков Р.Н. Полисветаны и полисветановый эффект // Известие АН СССР. 1986. № 10. С. 50–55.
9. Минич А.С., Райда В.С., Майер Р.А. Полимерная композиция для получения пленок. Патент РФ 2047623. Бюл. изобр., опубл. 10.11.95. БИ 31.
10. Райда В.С., Минич А.С., Майер Э.А. Проблемы и перспективы производства и применение светокорректирующих полимерных пленок // Светокорректирующие пленки для сельского хозяйства. Томск : Спектр, 1998. С. 4–5.
11. Райда В.С., Иваницкий А.Е., Майер Э.А., Толстиков Г.А. Особенности пропускания света светокорректирующими пленками ПЭВД с люминофорами на основе комплексных соединений европия // Пластмассы. 2003. № 12. С. 35–39.
12. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений / под ред. О.А. Павлиновой. М. : Наука, 1971. С. 154–170.
13. Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1978. Т. 61. С. 119–133.
14. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
15. Карначук Р.А. Регуляторное влияние зеленого света на рост и фотосинтез листьев // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 4. С. 765–773.
16. Протасова Н.Н. Светокультура как способ выявления потенциальной продуктивности растений // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 4. С. 812–822.
17. Дроздова И.С., Бондар В.В., Воскресенская Н.П. Совместное действие фоторегуляторных реакций, вызываемых красным и синим светом, на фотосинтез и морфогенез растений редиса // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 4. С. 786–794.
18. Карначук Р.А., Головацкая И.Ф. Гормональный статус, рост и фотосинтез растений, выращенных на свету разного спектрального состава // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 6. С. 925–934.
19. Воскресенская Н.П. Фоторегуляторные реакции и активность фотосинтетического аппарата // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 4. С. 669–684.
20. Сытник К.М., Мусатенко Л.И., Богданова Т.Л. Физиология листа. Киев : Наукова думка, 1978. 392 с.
21. Burchard P., Bilger W., Weissenbock G. Contribution of hydroxycinnamates and flavonoids to epidermal shielding of UV-A and UV-B radiation in developing rye primary leaves as assessed by ultraviolet-induced chlorophyll fluorescence measurements // Plant Cell Environ. 2000. Vol. 23. P. 1373–1380.
22. Meijkamp B.B., Doodeman G., Rozema J. The response of *Vicia faba* to enhanced UV-B radiation under low and near ambient PAR levels // Plant Ecology. 2001. Vol. 154. P. 135–146.
23. Middleton E.M., Teramura A.H. The Role of flavonol glycosides and carotenoids in protecting soybean from ultraviolet-B damage // Plant Physiology. 1993. Vol. 103. P. 741–752.
24. Kosobryukhov A.A., Kreslavski V.D., Khramov R.N. et al. Effect of additional low intensity luminescence radiation 625 nm on plant growth and photosynthesis of plants // Biotronics. 2000. Vol. 29. P. 23–31.
25. Минич А.С., Минич И.Б., Зеленчукова Н.С. и др. Роль красного люминесцентного излучения низкой интенсивности в регуляции морфогенеза и гормонального баланса *Arabidopsis thaliana* // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 6. С. 863–868.

26. Головацкая И.Ф. Роль криптохрома 1 и фитохромов в регуляции фотоморфогенетических реакций растений на зеленом свете // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 6. С. 822–829.
27. Головацкая И.Ф., Карначук Р.А., Ефимова М.В. и др. Роль криптохрома 1 и фитохромов А–Е в регуляции роста арабидопсиса на зеленом свете // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 297. С. 184–187.
28. Sarvikas P., Hakala M., Päsikkä E. et al. Action spectrum of photoinhibition in leaves of wild type and *npq1-2* and *npq4-1* mutants of *Arabidopsis thaliana* // Plant Cell Physiology. 2006. Vol. 47. P. 391–400.
29. Jansen M.A.K. Ultraviolet-B radiation effects on plants: induction of morphogenic responses // Physiol. Plant. 2002. Vol. 116. P. 423–429.
30. Mutikainen P., Walls M., Ovaska J. et al. Costs of herbivore resistance in clonal saplings of *Betula pendula* // Oecologia. 2002. Vol. 133. P. 364–371.

Поступила в редакцию 22.02. 2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 151–165

doi: 10.17223/19988591/18/16

**Irina F. Golovatskaya¹, Aleksandr S. Minich²,
Irina B. Minich², Marina A. Bolshakova¹**

¹ Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

² Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, Russia

REGULATION AND DEVELOPMENT OF *Brassica oleracea* PLANTS GROWTH WITH THE HELP OF SUNLIGHT CORRECTION

Now scientists study the agriculture technologies that increase plants productivity and regulate their vital activity. It is especially crucial for food crops. In agricultural practice there has been recently found application of fluorescent films luminescent in the spectrum red area due to UV radiation absorption by luminophor loaded into their structure. The optimum size of solar radiation correction for optimization of plants development is not investigated. Search of action mechanisms of the mixed light stream on plants is of interest. In this connection, the purpose of research was studying influence of solar radiation correction on growth and development of an agricultural crop of cabbage.

In the experiment we studied the influence of solar radiation correction on growth and development of *Brassica oleracea* L. plants Tochka variety depending on the type of used fluorescent films. Experimental films differed in spectrum, intensity and luminescence stability, which were defined by type and quantity of inserted luminophor. We applied fluorescent films luminescent in spectrum red area with maxima in wavelengths 615 nm and 626 nm and radiation intensity in the range from 3,9 to 20,6 relative units.

As a control we used plants growing under a not modified film. Growing energy of sprouts, linear and quantitative growth parameters and biomass accumulation were estimated. The content of photosynthetic pigments was defined by a spectrophotometric method. The analysis of growth and biochemical parameters of plants was carried out during vegetation period after 20–35 days.

Production process of plants was substantially determined by the intensity of photosynthesis. First of all, it's the formation of photosynthetic apparatus itself (leaves area, amount of the leaf mesophyll cells and content of photosynthetic pigments), sec-

only – productivity of photosynthesis (dry weight, net productivity of photosynthesis). Biomass accumulation occurred at the expense of substances synthesized in the process of cell division, shoot expansion and increase in the number of storeys. In the process of the experiment a stimulatory action of red light on expansion of leaves surface and stem, content of chlorophyll a was found. Red light promoted development of cabbage plants and increased their dry weight. The increase in luminescent radiation intensity with wavelength 615 nm and 626 nm accordingly to 17,6 and 20,6 relative units (films Φ -10 and Φ -16) resulted in an increase of Chl a and carotenoid level in counting on thousand cells of a young leaf of the second storey. In the process of leaf growth the pigment-stimulating effect of more short-wave luminescent radiation (615 nm) remained. The reduction of the part of short- and long-wave UV radiation in total solar flux (films Φ -13 and Φ -8) caused active synthesis of photosynthetic pigments in the young leaf and cell division in the process of leaf growth.

The obtained data allow recommending F-10 fluorescent film for increasing productivity of *Brassica oleracea* L. plants Tochka variety.

Key words: *Brassica oleracea* L.; fluorescent films; red light; blue light; photosynthetic pigments; net photosynthesis productivity; growth and plant development.

February 22, 2012

УДК 581.1

doi: 10.17223/19988591/18/17

М.В. Ефимова^{1,2}, А.К. Кравцов², В.В. Кузнецов²

¹Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск, Россия)

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

АНАЛИЗ ТРАНСКРИПЦИИ ПЛАСТИДНЫХ ГЕНОВ *Hordeum vulgare* В ТЕМНОТЕ

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ
(гранты № 11-04-90806-моб_ст, 12-04-90716-моб_ст).

С помощью метода *gus-on* транскрипции изучена транскрипция 16 пластидных генов в первых этиолированных листьях ячменя (*Hordeum vulgare* L.). Анализируемые гены относятся к функционально-различным группам генов пластома. Прежде всего это гены, продукты которых выполняют первостепенную роль для реализации фотосинтеза: гены фотосистем I, II, ген большой субъединицы РБФК, АТФ синтетазного комплекса – *atp* – и субъединица F НАДФН пластохиноноксидоредуктазы – *ndhF*. Среди генов «домашнего хозяйства» была изучена транскрипция гена, кодирующего β субъединицу РНК-полимеразы бактериального типа (*groB*), гены 16S и 23S рибосомной РНК (*rrn16* и *rrn23*); гены тРНК-Глу и тРНК-Тир (*trnE-Y*). В результате проведенных исследований нами показана дифференциальная транскрипция пластидных генов.

Ключевые слова: ячмень; пластидные гены; *gus-on* транскрипция; этиоляция.

Введение

Для реализации основной энергетической функции света растениям необходимо сформировать фотосинтетический аппарат. Особое внимание привлекает процесс регуляции транскрипции в связи с тем, что транскрипция является первым этапом экспрессии генов и от нее зависит не только количество индивидуальных мРНК, но и накопление белка, что прямо влияет на превращение этиопластов в хлоропласты и переход этиолированных растений к автотрофному питанию. Среди многочисленных методов исследования, позволяющих оценивать относительное содержание индивидуальных РНК в клетке, можно выделить метод микрочипов, ПЦР в реальном времени, нозерн- и дот-гибридизации. Единственный метод, демонстрирующий вклад процесса транскрипции в регуляцию содержания мРНК и позволяющий определить скорость транскрипции генов, – метод *gus-on* транскрипции [1]. Данный метод основан на способности изолированных органелл в течение непродолжительного времени осуществлять транскрипцию генов. В нашем исследовании с помощью метода *gus-on* транскрипции оценивалась транскрипция пластидных генов проростков ячменя.

Материалы и методики исследования

Для анализа экспрессии пластидного генома ячменя на уровне транскрипции начальным этапом является выделение хлоропластов. При выделении хлоропластов использовали ступенчатый градиент перкола (40 и 70%), который позволяет очистить хлоропласты от ядер и митохондрий и отделить интактные хлоропласты от разрушенных. Для дальнейшей работы брали 5×10^7 хлоропластов для каждого варианта.

Подсчет количества хлоропластов производили на микроскопе Micros MC 100 (Австрия) в камере Розенталя–Фукса. Синтез меченых транскриптов в хлоропластном лизате, ДНК-РНК гибридизацию и экспозицию нейлоновой мембраны с рентгеновской пленкой проводили согласно методике проведения run-on анализа [1–3].

После гибридизации радиоактивные сигналы отсканировали и оцифровывали, используя Phosphorimager Typhoon Trio (сканер Typhoon TRIO+ Variable Mode Imager с пакетом программ Typhoon Scanner Control) и ImagerQuant TL Control Centre («GE Healthcare», США).

Результаты исследования и обсуждение

Нами проанализирована транскрипция 16 пластидных генов ячменя, относящихся к функционально-различным группам генов пластома. Прежде всего, это гены, продукты которых выполняют первостепенную роль для реализации фотосинтеза: гены фотосистемы I – *psa* (*psaA* и *psaB*), фотосистемы II – *psb* (*psbA*, *psbD* и *psbK*), ген большой субъединицы РБФК (*rbcl*), АТФ синтетазного комплекса – *atp* (*atpB*) и субъединица F НАДФН пластохиноноксидоредуктазы – *ndhF*.

Среди генов «домашнего хозяйства» была изучена транскрипция гена, кодирующего β субъединицу РНК-полимеразы бактериального типа (*rpoB*), гены 16S и 23S рибосомной РНК (*rrn16* и *rrn23*); гены тРНК-Глу и тРНК-Тир (*trnE-Y*) и др. Подробное описание анализируемых генов приведено в статьях Kravtsov et al., Zubo et al. и Bork [4–6].

Радиоавтографы типичного опыта, полученные в ходе run-on эксперимента с пластидами из первых листьев этиолированного ячменя, и интенсивность транскрипции, выраженная в условных единицах, показаны на рис. 1, 2.

Радиоавтограмма результатов run-on транскрипции позволяет выделить три условные группы генов с высокой, средней и низкой транскрипционной активностью. Так, к группе генам с высокой транскрипционной активностью можно отнести гены, продукты которых выполняют не только первостепенную роль для реализации процесса фотосинтеза и кодируют белки фотосистемы II (*psbA* и *psbD*), большую субъединицу РБФК (*rbcl*) и АТФ-синтазу (*atpB*), но и гены «домашнего хозяйства, кодирующие рибосомный белок (*rrn16*) и транспортную РНК (*trnE/trnY*).

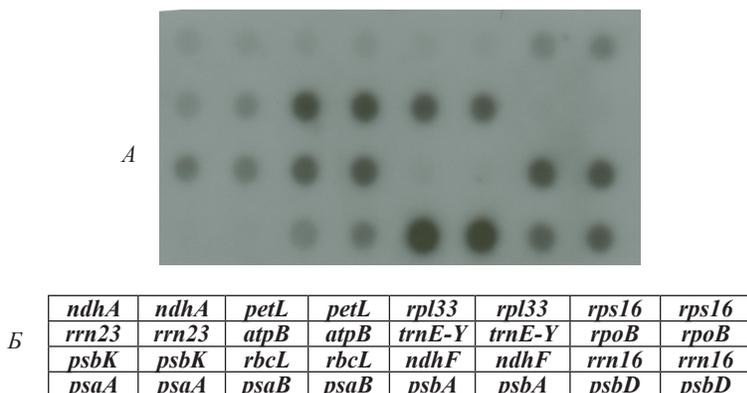


Рис. 1. Радиограмма результатов gup-on транскрипции: А – радиограмма результатов gup-on транскрипции; Б – схема нанесения на мембрану ДНК-зондов исследованных генов

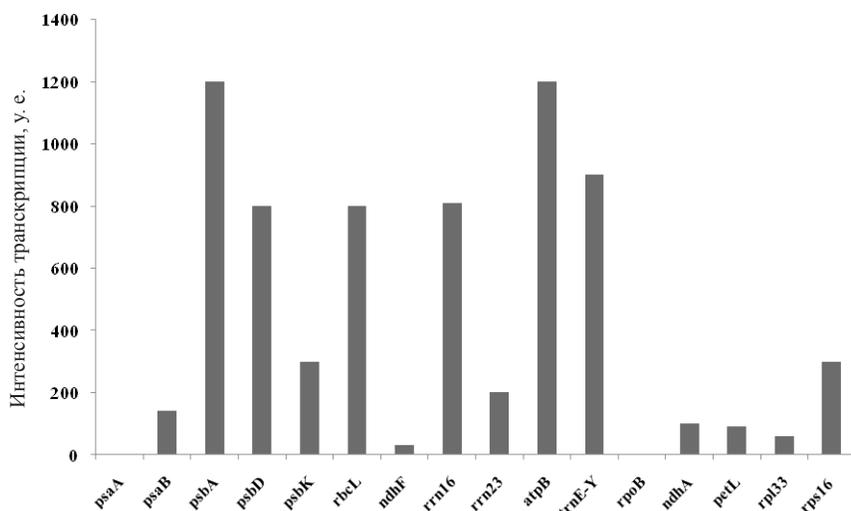


Рис. 2. Интенсивность транскрипции пластидных генов ячменя

В группу со средней транскрипционной активностью можно включить ген фотосистемы I (*psaB*), ген *psbK*, кодирующий К-субъединицу (3,9 кДа) фотосистемы II, и гены рибосомных белков (*rrn23* и *rps16*). Среди генов, проявляющих низкую транскрипционную активность, можно выделить гены, кодирующие F (*ndhF*) и A (*ndhA*) субъединицы НАДН-пластохиноноксидоредуктазы, ген L субъединицы цитохрома b_6f (*petL*) и ген рибосомного белка L33 (*rpl33*) (рис. 2). Транскрипционная активность двух генов этиолированных листьев ячменя – *psaA* и *rpoB* – в темноте не проявлялась.

Заключение

Таким образом, в результате проведенных исследований на этиолированных проростках ячменя нами показана дифференциальная транскрипция пластидных генов. Из 16 анализируемых генов наибольшая интенсивность транскрипции отмечена для генов, кодирующих белки фотосистемы II (*psbA*, *psbD* и *psbK*), большую субъединицу РБФК (*rbcL*), АТФ-синтазы (*atpB*), рибосомные белки (*rrn16*, *rrn23* и *rps16*) и гены транспортной РНК (*trnE/trnY*).

Литература

1. Зубо Я.О., Кузнецов В.В. Применение метода run-on транскрипции для изучения регуляции экспрессии пластидного генома // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 1. С. 114–122.
2. Ефимова М.В., Кузнецов В.В., Кравцов А.К. и др. Особенности экспрессии пластидного генома и развития растений *Arabidopsis thaliana* с нарушенным синтезом брассиностероидов // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 1. С. 32–39.
3. Зубо Я.О., Ямбуренко М.В., Кравцов А.К. и др. Отделенные от растений листья ячменя как экспериментальная модель для изучения регуляции цитокинином транскрипции пластидных генов // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 609–618.
4. Kravtsov A.K., Zubo Y.O., Yamburenko M.V. et al. Cytokinin and abscisic acid control plastid gene transcription during barley seedling de-etiolation // Plant Growth Regulation. 2011. Vol. 64. P. 173–183.
5. Zubo Y.O., Yamburenko M.V., Kusnetsov V.V., Börner T. Methyl jasmonate, gibberellic acid, and auxin affect transcription and transcript accumulation of chloroplast genes in barley // J. Plant Physiology. 2011. Vol. 168, iss. 12. P. 1335–1344.
6. Bock R. Structure, function, and inheritance of plastid genomes // Topics in Current Genetics. Vol. 19. 2007. R. Bock (Ed.): Cell and Molecular Biology of Plastids. P. 29–65.

Поступила в редакцию 21.07.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 166–170

doi: 10.17223/19988591/18/17

Marina V. Efimova^{1,2}, Alexander K. Kravtsov², Viktor V. Kusnetsov²

¹Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

²Timiryazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

THE ANALYSES OF PLASTID GENE TRANSCRIPTION *Hordeum vulgare* IN DARKNESS

Experiments were performed with the leaves of barley plants (*Hordeum vulgare* L.). The seeds were germinated in soil in the climate-controlled chamber in darkness at 20–22°C. First true leaves detached from 6-day-old seedlings were used. The age was counted from the moment of seedling emergence above the soil surface. Plastid isolation and run-on transcription in plastid lysates were performed as described Zubo and Kusnetsov, 2008. Etioplasts were isolated from etiolated plants under dark green light and purified in the discontinuous gradient of Percoll (40 and 70%). In vitro transcription was run for 10 min at 25°C in the lysates of 5×10^7 chloroplasts

in buffer. Fragments of the tested genes (1 µg) were loaded on the nylon membrane Hybond-N⁺ (Amersham Pharmacia Biothech, England) in two replications. After their hybridization with ³²P-labeled RNAs produced in the reaction of run-on transcription *in vitro*, radioactive signals were scanned using Phosphorimager Typhoon Trio⁺ (GE Healthcare, USA).

The rate transcription of 16 chloroplast gene was analyzed. First of all, genes, product which plays supreme role in photosynthesis realization – photosystem I – *psaA* and *psaB*), photosystem II – *psbA*, *psbD* and *psbK*), gene of large subunit of Rubisco (*rbcL*), ATP synthase complex – *atp* (*atpB*) and F subunit NADPH of plastochinon oxidoreductase – *ndhF*. Among «housekeeping» genes the transcription of gene, which code β subunit of plastid bacterial-type RNA polymerase (*rpoB*), 16S and 23S rRNA genes (*rrn16* and *rrn23*), also tRNA genes – Gly and Tir (*trnE-Y*) was investigated.

The results obtained showed that the rate of chloroplast gene transcription in the first barley leaves was significantly dispersed. The highest transcription was marked to genes, which coded protein of photosystem II (*psbA*, *psbB* and *psbD*), large subunit of Rubisco (*rbcL*), ATP-synthase (*atpB*), ribosomal proteins (*rrn16*, *rrn23* and *rps16*), also tRNA genes (*trnE/trnY*).

Key words: barley; plastid gene; run-on transcription method; etiolation.

Received July 21, 2011

УДК 574.24 : 581.19
doi: 10.17223/19988591/18/18

Г.Н. Чупахина, П.В. Масленников, Л.Н. Скрышник, М.И. Бессережнова

Российский государственный университет им. И. Канта (г. Калининград, Россия)

РЕАКЦИЯ ПИГМЕНТНОЙ И АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМ РАСТЕНИЙ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ г. КАЛИНИНГРАДА ВЫБРОСАМИ АВТОТРАНСПОРТА

Работа выполнена при финансовой поддержке внутреннего гранта РГУ им. И. Канта № 01-004-09.

Изучена реакция пигментной и антиоксидантной систем растений фитоурбоценозов г. Калининграда на загрязнение окружающей среды выбросами автотранспорта. Показано превышение фонового содержания кадмия в растительных пробах г. Калининграда и выявлена положительная корреляционная связь между его содержанием в растениях и интенсивностью движения автотранспорта. Выявлены высокая отрицательная корреляционная связь между содержанием Cd в растениях и их антиоксидантным статусом и положительная корреляция между содержанием Cd и накоплением антоцианов. Приведены данные по содержанию фотосинтетических пигментов в растениях в условиях атмосферного загрязнения. Снижение антиоксидантного статуса и активности фотосинтетического аппарата – симптомы неудовлетворительного состояния растений вследствие сильного разрушающего действия автомобильных поллютантов. Активное накопление антоцианов в вакуолях клеток может повысить эффективность антиоксидантной системы в процессах нейтрализации продуктов окислительного стресса и способствовать повышению устойчивости растений к действию кадмия.

Ключевые слова: техногенное загрязнение; кадмий; фитоурбоценозы; антиоксиданты; биоиндикация.

Введение

В последние десятилетия отмечаются рост городов и возрастание площадей урбанизированных территорий, что создает многие кризисные экологические проблемы. В пределах городов наблюдаются суммарное воздействие большого числа негативных факторов, а также максимальная концентрация химических веществ, приводящая к ухудшению условий жизни населения. Так, например, атмосферный воздух г. Калининграда по составу загрязняющих веществ является типичным для современных городов с развитой транспортной инфраструктурой. Удельный вес выбросов от городского автотранспорта в суммарном антропогенном выбросе вредных веществ составляет 83,8%, превышая более чем в 6 раз выбросы от стационарных источников [1].

Исследования различных урбоэкосистем показывают [2, 3], что для эффективного управления качеством городской среды необходимо обладать достаточной информацией об эколого-физиологическом состоянии городских фитоценозов, позволяющей оценить функциональный вклад каждого вида в изменение качества среды в направлении ее улучшения. В связи с этим оценка влияния выбросов автотранспорта на состояние городских экосистем в настоящее время приобретает исключительно важное значение.

Среди широкого спектра исследуемых компонентов урбоэкосистем большое внимание отводится изучению состояния травянистых и древесных насаждений. Установлены высокие уровни корреляционных связей между морфологическими и физиологическими параметрами древесных растений и токсикологическими нагрузками [4]. Показано, что древесные растения обладают высокой чувствительностью к антропогенной нагрузке, поэтому могут служить адекватными индикаторами состояния урбоэкосистемы [4]. В качестве диагностических признаков, несомненно, должны использоваться наиболее чувствительные к экологическим воздействиям информативные функции и процессы на всех уровнях организации растений: клеточном, тканевом, организменном и экосистемном. Для ранней диагностики состояния растений урбоэкосистем могут быть использованы физиолого-биохимические характеристики ассимилирующих органов, которые в значительной мере определяют ростовые и репродуктивные процессы, а также наиболее чувствительны к экологическим изменениям окружающей среды [5]. Известно, что одним из биохимических показателей реакции растений на изменение факторов внешней среды, степени их адаптации к новым экологическим условиям является содержание хлорофиллов и каротиноидов – главных фоторецепторов фотосинтезирующей клетки. Кроме того, уровень водорастворимых антиоксидантов, антоциановых пигментов, обладающих разносторонним действием на физиологические процессы в растительных клетках и, как в последнее время считают, участвующих в системной приобретенной устойчивости растений к стрессовым факторам, также может быть использован для оценки их физиологического состояния [6, 7].

Цель настоящей работы – оценка влияния выбросов автотранспорта на состояние растений и определение его вклада в загрязнение окружающей среды г. Калининграда.

Материалы и методики исследования

Район исследования – 6 постоянных пробных площадок на территории г. Калининграда (ИУ1–ИУ6), расположенных в придорожных зонах (до 5 м от дорожного полотна) на основных автомагистралях областного центра. Пробные площадки были разбиты с учетом оценки общего состояния городской среды и находились в разных районах города. Контрольный участок располагался на значительном удалении от городской черты (более 40 км)

на территории «Национального парка Куршская коса». По климатическим условиям рассеивания вредных веществ территория «Национального парка Куршская коса» относится к зоне с низким потенциалом загрязнения атмосферы, фоновые концентрации загрязняющих веществ на контрольном участке не превышают ПДК для атмосферного воздуха населенных мест (коэффициент экологической ситуации 0,8) [1]. Степень загрязнения атмосферного воздуха пробных участков г. Калининграда определяется выбросами более 200 промышленных предприятий города, ТЭЦ, котельных, но наибольший вклад в его загрязнение вносит автотранспорт. С учетом комплексной оценки состояния окружающей городской среды уровень загрязнения на пробных участках ИУ1, ИУ4, ИУ5 оценивался как умеренно загрязненный, на ИУ6 – загрязненный, ИУ2 – грязный, ИУ3 – очень грязный [8].

Для биогеохимического апробирования были использованы наиболее распространенные в городских ландшафтах виды древесных и травянистых растений: ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) Karst.), липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Webb.), подорожник большой (*Plantago major* L.).

Сбор материала (кора, хвоя, листья) проводился в течение вегетационного периода (июнь – июль) 2009 г. Образцы отбирались на нижних ветках взрослых деревьев с указанием места отбора, вида, диаметра дерева, высоты взятия пробы. Отбиралась смешанная проба с деревьев одного вида. Выделение средней пробы проводилось в сухую погоду в соответствии с ГОСТом 27262-87 «Корма растительного происхождения. Методы отбора проб» [2]. Пробы растений высушивали при +65°C до постоянного веса. Высушенные растения измельчали в мельнице из нержавеющей стали и пропускали через 0,25-миллиметровое сито. Сухие образцы (5 г) озоляли в муфельной печи при постепенно возрастающей температуре от +25 до +450°C в течение 1,5 ч, последующие 2 ч озоление проводили при +450°C. Зола растворяли в 20 мл смеси концентрированных кислот HCl и HNO₃ (3:1), затем разбавляли (1:20) деионизированной водой [9]. Концентрацию кадмия в растительном материале определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе Varian AA 240 FS (США).

Оценка уровня загрязнения атмосферного воздуха (по концентрации СО) на пробных участках проводилась с учетом интенсивности и состава транспортных потоков, коэффициентов, учитывающих аэрацию местности, влажность воздуха, скорость ветра, замедление движения транспорта на светофорах и пересечениях улиц. Используемая методика позволяет рассчитать средний дневной выброс угарного газа [10].

Количественное определение хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов было проведено спектрофотометрически без предварительного разделения в 100%-ной ацетоновой вытяжке с последующим расчетом по формуле Хольма – Веттштейна [11]. Концентрацию антоциановых пигментов определяли спектрофотометрически в 1%-ном солянокислом водном экстракте при дли-

не волны 510 нм, предварительно гомогенат центрифугировали при 4 500 g в течение 30 мин. Для внесения поправок на содержание зеленых пигментов определяли оптическую плотность полученных экстрактов при 657 нм. Содержание суммы антоцианов рассчитывали по цианидин-3,5-дигликозиду [12]. Поглощение данных пигментов определяли на спектрофотометре «СФ-2000» (ЗАО «ОКБ СПЕКТР», Россия).

Массовую концентрацию антиоксидантов (АОА) в исследуемых образцах, эквивалентную кверцетину, определяли амперометрическим методом на приборе «Цвет Яуза 01-ААА» (НПО «Химавтоматика», Россия) по методике Я.И. Яшина [13]. Содержание исследуемых веществ приведено на грамм сухого веса. В ходе исследования было отобрано и проанализировано 378 проб. Анализ проводился в трехкратной биологической ($n = 3$) и не менее чем в трех аналитических повторностях. Полученные данные обработаны статистически и представлены в виде средних арифметических значений и их стандартных ошибок. Статистическая значимость различий между вариантами определяли с помощью t -критерия Стьюдента ($p \leq 0,05$). Корреляционный анализ проводили с помощью критерия Пирсона. Статистическая обработка результатов и построение графиков выполнены в программе Stat-Soft STATISTICA 8.0 и MS Excel 2003.

Результаты исследования и обсуждение

Территория г. Калининграда характеризуется различным уровнем загрязнения, степень которого на пробных участках оценивалась по показателям интенсивности движения автомобильного транспорта и уровню загрязнения атмосферного воздуха отработанными газами (по концентрации СО). В табл. 1 приведены результаты комплексной оценки атмотехногенного загрязнения пробных площадок г. Калининграда и для сравнения – контрольного участка (фон).

Наибольшее загрязнение атмосферного воздуха выявлено на основных автомагистралях г. Калининграда с высокой интенсивностью движения автотранспорта. Суммарная оценка загруженности улиц автотранспортом на пробных участках показала, что низкая интенсивность движения автотранспорта наблюдалась только на контрольном участке (168 авт./ч), средняя интенсивность – на ИУ1 (252 авт./ч), высокая – на ИУ5 (840 авт./ч). Оценка уровня загрязнения атмосферного воздуха (по концентрации СО) показала превышение ПДК_{м.р.} окиси углерода (5 мг/м³) на всех ИУ за исключением контрольного (1,9 мг/м³) и ИУ1 (3,5 мг/м³). Максимальный уровень интенсивности движения автотранспорта 1784–1794 авт./ч и загрязнения атмосферного воздуха отработанными газами 36,4–39,6 мг/м³ наблюдался на ИУ2 и ИУ3.

Анализ данных по содержанию кадмия показал, что в растительных пробах г. Калининграда выявлено значительное превышение его фонового

уровня. Минимальное содержание кадмия у исследуемых растений наблюдалось в пробах Куршской косы (контроль). Содержание кадмия в листьях липы и хвое ели составило $0,17 \pm 0,01$ мг/кг сухой массы, в листьях одуванчика – $0,15 \pm 0,01$ мг/кг, в листьях подорожника – $0,35 \pm 0,03$ мг/кг. Содержание кадмия в коре липы и ели составило $0,2-0,22 \pm 0,01$ мг/кг.

Т а б л и ц а 1

**Оценка атмотехногенного загрязнения пробных участков
г. Калининграда и фонового (контроль) [1, 14]**

№ ИУ	Концентрация загрязняющих веществ в 10 м от проезжей части, ПДК**	Выброс загрязняющих веществ на участке автомагистрали, т/год/км***	Интенсивность движения автотранспорта, авт./ч	Уровень загрязнения атмосферного воздуха (по концентрации СО), мг/м ³	Комплексная оценка состояния окружающей городской среды, зоны
Фон (К)	<1	<50	168	1,9	Относительно чистая
ИУ1	1–1,5	0–100	252	3,5	Умеренно загрязненная
ИУ2	3–4	300–400	1 784	39,6	Грязная *
ИУ3	2–3	200–300	1 794	36,4	Очень грязная*
ИУ4	3–4	100–200	1 374	28,1	Умеренно загрязненная
ИУ5	2–3	300–400	840	17,3	Умеренно загрязненная
ИУ6	1,5–2	100–200	1 224	25,1	Загрязненная *

* Загрязнение, превышающее действующие нормативы.

** Сумма нормированных (отнесенных к ПДК) среднегодовых концентраций основных загрязняющих веществ (пыль, двуокись серы, окись углерода, окислы азота, углеводороды).

*** Суммарный выброс 15 приоритетных загрязняющих веществ в воздушный бассейн г. Калининграда.

Максимальное накопление кадмия наблюдалось у растений на пробном участке с высоким уровнем загрязнения атмосферного воздуха выхлопами автотранспорта (ИУ2): концентрация ионов кадмия в листьях и коре липы сердцевидной превышала аналогичный показатель в контроле в 4 и 4,3 раза, в хвое и коре ели обыкновенной – в 3,4 и 3,1 раза соответственно. Содержание ионов кадмия в листьях одуванчика лекарственного и подорожника большого на ИУ2 в среднем было выше контрольного уровня в 4,3 и 2,7 раза (рис. 1).

У древесных растений липы сердцевидной и ели обыкновенной наибольшее накопление кадмия наблюдалось в коре: у сосны содержание кадмия в среднем было выше на 25%, у липы – на 45% по сравнению с его содержанием в листьях и хвое данных растений.

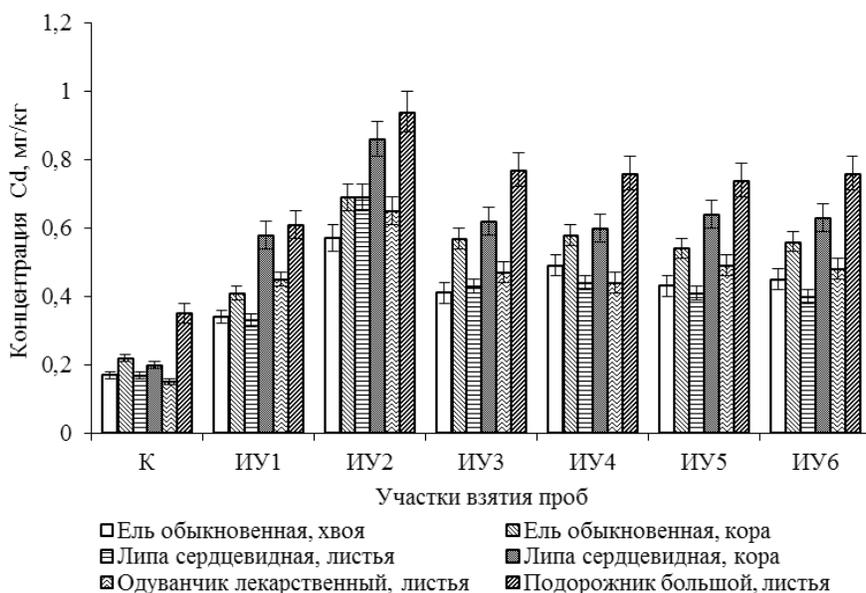


Рис. 1. Концентрация ионов кадмия в исследуемых растениях фонового (К) и экспериментальных участков (ИУ1–ИУ6) с различным уровнем атмотехногенного загрязнения. Данные представлены в виде средних арифметических значений и их стандартных ошибок

Фоновое содержание кадмия в листьях подорожника было выше в 2,3 раза по сравнению с его содержанием в растениях одуванчика. Содержание кадмия в листьях одуванчика составило $0,15 \pm 0,01$ мг/кг, в листьях подорожника – $0,35 \pm 0,03$ мг/кг. В городской черте растения подорожника накапливали кадмий в меньшей степени, чем растения одуванчика, но содержали более высокий уровень Cd. В листьях одуванчика его содержание составило $0,65 \pm 0,04$ мг/кг, в листьях подорожника – $0,94 \pm 0,06$ мг/кг.

Установлено, что загрязнение пробных участков газообразными автомобильными поллютантами оказывает влияние на пигментную систему древесных и травянистых растений. С ростом атмотехногенного загрязнения на пробных участках в исследуемых растениях наблюдалось уменьшение содержания общего фонда зеленых пигментов по сравнению с фоновыми условиями. В листьях липы на участке с максимальным уровнем загрязнения атмосферного воздуха отработанными газами ($39,6$ мг/м³) содержание хлорофилла *a* и *b* было ниже в 2 и 3,7 раза, в хвое ели – в 1,5 и 1,9 раза, в листьях одуванчика – в 1,3 и 1,8 раза, в листьях подорожника – в 1,4 и 1,5 раза по сравнению с контролем соответственно (табл. 2). При этом в растениях наблюдалось снижение уровня хлорофилла *b* в большей степени, чем хлорофилла *a*, о чем свидетельствует соотношение спектральных форм зеленых пигментов. В условиях максимального загрязнения (ИУ2) в листьях липы *a/b* увеличилось на 90%, в листьях одуванчика и хвое ели – в среднем

на 30%, в листьях подорожника показатель a/b не имел достоверных различий по сравнению с фоном. Кроме этого, на данном участке в растительных тканях, за исключением липы, наблюдалось снижение величины отношения суммы зеленых пигментов к сумме желтых на 13–80%.

Т а б л и ц а 2

Содержание пластидных пигментов в растениях фонового и экспериментальных участков с различным уровнем атмотехногенного загрязнения

№ ИУ	Виды растений			
	Ель обыкновенная	Липа сердцевидная	Одуванчик лекарственный	Подорожник большой
	Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г			
Фон	1,91 ± 0,12	2,24 ± 0,20	5,51 ± 0,21	2,71 ± 0,11
ИУ1	1,44 ± 0,11*	1,41 ± 0,11*	4,71 ± 0,22	2,21 ± 0,10
ИУ2	1,32 ± 0,10*	1,12 ± 0,09*	4,12 ± 0,21*	2,11 ± 0,12*
ИУ3	1,51 ± 0,12*	1,21 ± 0,11*	4,21 ± 0,22*	1,91 ± 0,13*
ИУ4	1,42 ± 0,11*	1,13 ± 0,12*	4,24 ± 0,21*	2,12 ± 0,14*
ИУ5	1,41 ± 0,12*	1,23 ± 0,11*	4,13 ± 0,23*	2,01 ± 0,12*
ИУ6	1,43 ± 0,13*	1,24 ± 0,12*	4,12 ± 0,21*	2,02 ± 0,12*
	Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г			
Фон	1,37 ± 0,08	1,56 ± 0,1	2,89 ± 0,12*	1,19 ± 0,08
ИУ1	1,11 ± 0,08	0,75 ± 0,05*	2,17 ± 0,12*	0,99 ± 0,04
ИУ2	0,71 ± 0,05*	0,42 ± 0,04*	1,64 ± 0,1*	0,78 ± 0,05*
ИУ3	0,82 ± 0,05*	0,54 ± 0,04*	1,54 ± 0,1*	0,73 ± 0,04*
ИУ4	0,79 ± 0,06*	0,44 ± 0,03*	1,61 ± 0,11*	0,8 ± 0,04*
ИУ5	0,75 ± 0,05*	0,49 ± 0,03*	1,61 ± 0,1*	0,75 ± 0,04*
ИУ6	0,78 ± 0,05*	0,49 ± 0,03*	1,62 ± 0,1*	0,76 ± 0,04*
	Содержание каротиноидов, мг/г			
Фон	2,59 ± 0,19	0,58 ± 0,03	1,11 ± 0,09	0,84 ± 0,05
ИУ1	1,72 ± 0,12*	0,52 ± 0,03	0,91 ± 0,08	0,63 ± 0,04
ИУ2	1,76 ± 0,13*	0,18 ± 0,01*	1,36 ± 0,1*	0,72 ± 0,04
ИУ3	1,51 ± 0,12*	0,25 ± 0,02*	1,25 ± 0,1	0,69 ± 0,03
ИУ4	1,55 ± 0,11*	0,21 ± 0,01*	1,28 ± 0,1	0,64 ± 0,04
ИУ5	1,11 ± 0,1*	0,21 ± 0,01*	1,29 ± 0,09	0,71 ± 0,04
ИУ6	1,54 ± 0,12*	0,22 ± 0,02*	1,3 ± 0,1	0,69 ± 0,03

* Статистически значимые различия по содержанию пигментов между фоном и загрязненными участками ($p \leq 0,05$).

В работе оценивались уровень некоторых антиоксидантов – биохимических маркеров стрессового состояния растений – и их суммарная антиоксидантная активность. В качестве таких маркеров использовали каротиноиды и антоциановые пигменты. Показано, что с увеличением степени загрязнения атмосферы пробных участков содержание антоцианов в исследуемых растениях увеличивалось. В условиях максимального загрязнения автомобильными выхлопами (ИУ2) уровень антоцианов был выше фонового: в хвое ели и листьях липы – в 2,2 и 8,9 раза, в листьях одуванчика и подорожника – в 4,2 и 4 раза соответственно (рис. 2). В накоплении каротиноидов у исследуемых растений выявлена видоспецифичность: в аналогичных

условиях (ИУ2) в хвое ели и листьях липы их содержание уменьшалось в 1,5 и 3,2 раза, в растениях подорожника изменялось незначительно, а в листьях одуванчика лекарственного их уровень был выше в 1,23 раза по сравнению с контрольным (см. табл. 2).

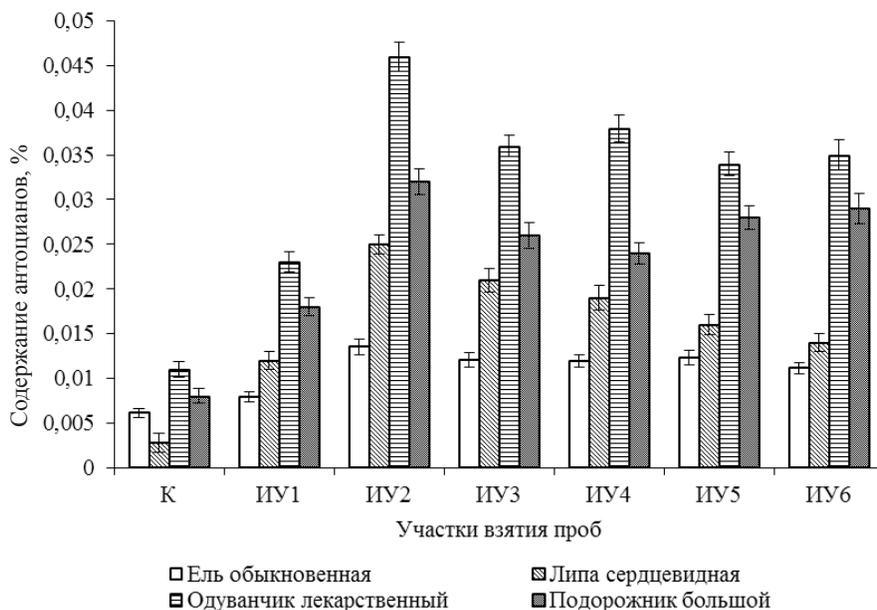


Рис. 2. Содержание антоцианов в исследуемых растениях фонового (К) и экспериментальных участков (ИУ1–ИУ6) с различным уровнем атмотехногенного загрязнения

Оценка суммарной антиоксидантной активности растений городской среды в условиях атмотехногенного загрязнения показала, что содержание водорастворимых антиоксидантов снижалось с увеличением интенсивности движения автотранспорта и ростом уровня загрязнения атмосферного воздуха отработанными газами. В условиях минимальных антропогенных нагрузок со стороны автодорожной геотехнической системы уровень водорастворимых антиоксидантов был значительно выше антиоксидантного статуса растений городских фитоценозов. В условиях максимального загрязнения автомобильными выхлопами (ИУ2) антиоксидантный статус в исследуемых растениях был ниже фонового в хвое ели и листьях липы в 7,4–7,8 раза, в листьях одуванчика – в 4,8, в листьях подорожника – в 6,3 раза (рис. 3).

Как показывают результаты наших исследований, уровень загрязнения воздуха в г. Калининграде характеризуется высоким содержанием в нем основных загрязнителей, неблагоприятно влияющих на здоровье человека. На сегодняшний день самым значительным источником загрязнения воздушного бассейна и негативного влияния на окружающую среду, в том числе на

почву и зеленые насаждения, является автотранспорт, обладающий низкими эксплуатационно-техническими характеристиками. Калининград по этому показателю входит в список городов, где выбросы автотранспорта превышают более 50 тыс. т/год [8].

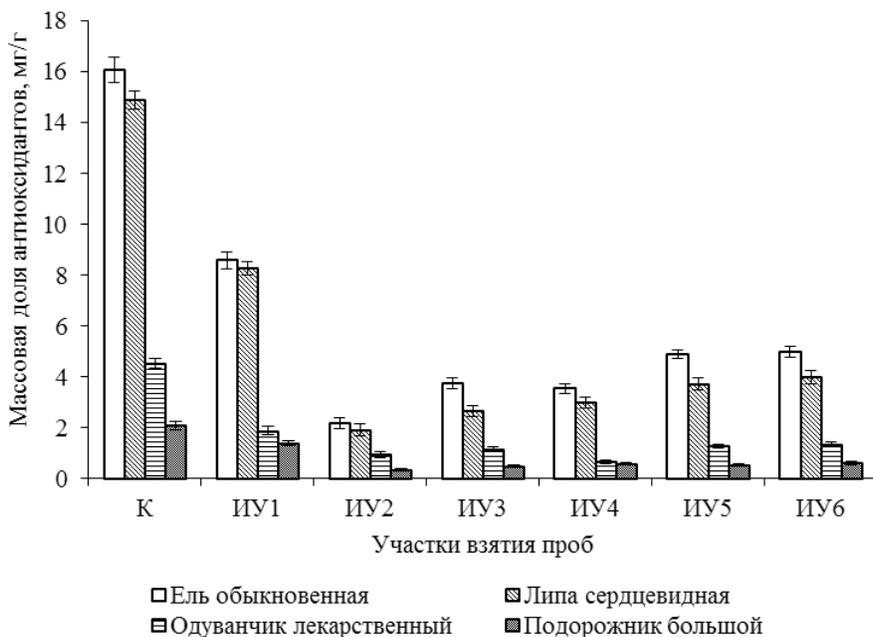


Рис. 3. Содержание водорастворимых антиоксидантов в исследуемых растениях фонового (К) и экспериментальных участков (ИУ1–ИУ6) с различным уровнем атмотехногенного загрязнения

Деревья, кустарники и травянистые растения разделительных полос транспортных магистралей и прилегающие к дорогам участки находятся под совокупным влиянием промышленных и транспортных эмиссий, повышенных рекреационных нагрузок в местах нерегулируемых переходов, применения антигололедных средств [15]. Оценка исследуемых растений, произрастающих вблизи транспортных магистралей г. Калининграда, свидетельствует о различном их состоянии, которое определяется как факторами воздействия выбросов, так и уровнем подготовки городских почвогрунтов, устойчивостью зеленых насаждений. Вследствие повышенных выбросов автотранспорта фиксируются побурение листовых пластинок, разреженность крон, более раннее пожелтение и опадание листвы деревьев, снижение декоративных качеств в целом. Комплексное загрязнение почв транспортных магистралей тяжелыми металлами, нефтепродуктами, пестицидами, антигололедными средствами и т.п., изменение физических параметров почв (плотности, аэрации, водоудерживающей способности), влияние вибрации,

электрических и магнитных полей отрицательно сказываются на состоянии древесных и травянистых растений.

Проведенные нами исследования показывают, что высокий уровень загрязнения автомобильными поллютантами способствует снижению процессов накопления фотосинтетических пигментов, изменяет соотношение их спектральных форм в исследуемых растениях ели обыкновенной, липы сердцевидной, одуванчика лекарственного и подорожника большого. Поллютанты способствуют ослаблению процессов накопления хлорофилла *b* в большей степени, чем хлорофилла *a*, увеличивают соотношение *a/b* (в листьях подорожника показатель *a/b* не имел достоверных различий по сравнению с фоном). В растительных тканях, за исключением липы, показано снижение величины отношения суммы зеленых пигментов к сумме желтых (13–80%). Сходный характер реакции пигментной системы древесных растений на атмотехногенное загрязнение отмечен ранее в ряде работ [5, 16, 17], в которых также отмечается, что высокий уровень поллютантов вызывает торможение и разрушение фотосинтетических пигментов и только при слабом неповреждающем влиянии наблюдается стимуляция их новообразования. Согласно принципу множественности адаптаций она реализуется тем эффективнее, чем больше имеется первичных приспособительных реакций [18]. Однако, как показали наши исследования, их одновременное включение ограничивается в условиях атмосферного загрязнения энергетическими возможностями растений. Снижение накопления фотосинтетических пигментов и их деструкция, несомненно, приводят к изменению активности фотосинтетического аппарата, скорости накопления ассимилятов и вследствие этого – к снижению содержания водорастворимых антиоксидантов. Снижение антиоксидантного статуса растений в конечном итоге отражается на их росте и продуктивности и может привести к ранней гибели растительного организма.

В отличие от хлорофиллов и водорастворимых антиоксидантов антоцианы реагируют на атмотехногенное загрязнение иначе. С увеличением степени загрязнения атмосферы их уровень в исследуемых растениях увеличивается. Активация их биосинтеза может быть вызвана накоплением метаболитов фотолиза (супероксидный радикал, перекись водорода и синглетный кислород) вследствие действия различных фотосенсибилизаторов, например рибофлавина или его дериватов, уровень которых возрастает под действием поллютантов [19].

Флавоноид-пероксидазная система, локализованная в вакуолях клеток, может оказывать существенную помощь в защите клетки от окислительного стресса. В отличие от других активных видов кислорода перекись водорода стабильна. Несмотря на относительно слабую токсичность и даже пользу в нейтрализации вирусов и бактерий, в присутствии супероксидного радикала (O_2^-) перекись индуцирует образование высокореактивного гидроксильного радикала. Таким образом, нейтрализация H_2O_2 антоциановыми пигментами позволяет избежать сильного окислительного стресса, возникающего в

результате действия атмосферных поллютантов. Способность антоцианов разрушать супероксидный радикал по типу флавонолов (наличие свободных гидроксильных групп определяет реакционную способность) позволяет им функционировать как эндогенным антиоксидантам, уменьшающим кислородно-радикальную токсичность, дополнять или компенсировать недостаток таких эндогенных антиоксидантов, как глутатион, флавонолы или аскорбат [6], выступая в качестве донора электронов для пероксидазной реакции [20]. Кроме этого, уровень антоциановых пигментов может использоваться в качестве индикатора или для определения уровня O_2^- и активности супероксиддисмутазы (СОД) [20].

Одним из наиболее токсичных загрязнителей окружающей среды является кадмий [21]. Для кадмия характерны высокая подвижность в почвенном растворе и быстрое поступление в растения. Накапливаясь в органах и тканях, кадмий негативно влияет на многие стороны метаболизма, а также на продуктивность растений [22]. В частности, под воздействием высоких концентраций этого металла у растений замедляются рост и развитие, нарушается водный и минеральный обмен, изменяется интенсивность фотосинтеза и дыхания [23, 24]. Кадмий способствует также избыточному образованию активных форм кислорода (АФК) и возникновению окислительного стресса [23, 25].

Анализ данных по содержанию кадмия позволил выявить положительную корреляционную зависимость между его содержанием в растительных тканях исследуемых растений и интенсивностью движения автотранспорта ($r \approx 0,7-0,88$). Высокая корреляционная зависимость свидетельствует о значительном вкладе автомобильных выбросов в превышение фонового уровня кадмия в растениях урбофитоценозов г. Калининграда. Присутствие ионов кадмия в коре растений свидетельствует об активном его участии в трансграничном переносе и наличии локальных источников антропогенного загрязнения. Так, например, среднегодовое перемещение кадмия с 1996 по 2000 г. над территорией Калининградской области превысило $50 \text{ мкг/м}^2\text{год}$. Варьирование абсолютных значений выпадения кадмия с атмосферными осадками по данным HELCOM в 1999–2000 гг. составило от 2 до $218 \text{ мкг/м}^2\text{год}$ [26].

Для защиты от избытка АФК в клетке существует многокомпонентная антиоксидантная система, включающая высокомолекулярные и низкомолекулярные антиоксиданты. К высокомолекулярным антиоксидантам относится ряд ферментов, среди которых основная роль в элиминации АФК принадлежит СОД. Низкомолекулярные антиоксиданты представлены разнообразными веществами, к числу которых относятся и фенольные соединения [27]. Снижение уровня водорастворимых антиоксидантов и наличие высокой отрицательной корреляционной связи ($r \approx -0,91$) между содержанием Cd и АОА в растительных тканях позволяют предположить, что в зависимости от интенсивности стрессового воздействия включаются те или иные компоненты антиоксидантной системы защиты. При низких концен-

трациях кадмия «запускается» низкомолекулярная компонента, а именно – увеличение синтеза фенольных соединений, а при более высокой – высокомолекулярная, когда возрастает активность СОД и стимулируются процессы накопления антоциановых пигментов. Активация накопления антоциановых пигментов в условиях токсического действия кадмия, а также высокая положительная корреляционная зависимость между содержанием Cd и накоплением антоцианов в вакуолях ($r \approx 0,92$) исследуемых растений позволяет отнести их биосинтез к неспецифическим механизмам адаптации растений к высоким концентрациям металла, а их содержание использовать в качестве теста, характеризующего реакцию растений на уровень загрязнения территорий ионами кадмия.

Большое разнообразие загрязняющих веществ, присутствующих в городских экосистемах, затрудняет решение вопроса об их экотоксикологической оценке. В последние годы значительное внимание уделяется разработке и внедрению в практику контроля качества природных сред методов биотестирования и биоиндикации. Наши исследования показали, что кора древесных растений липы и ели накапливает максимальное количество ионов кадмия по сравнению с вегетативной частью растений и ее можно использовать в качестве наиболее подходящего тест-объекта для биоиндикации загрязнения кадмием городских территорий. Среди травянистых растений в качестве растения-индикатора загрязнения кадмием городских почв подходит подорожник большой. Для комплексной экотоксикологической оценки состояния урбофитоценозов необходимо совместное применение биологических и физико-химических методов анализа. Используя биохимические показатели растений, такие как эндогенный уровень антоциановых пигментов, водорастворимых антиоксидантов, содержание фотосинтетических пигментов, можно эффективно оценить состояние урбофитоценозов и степень влияния на них автомобильных поллютантов, включая ионы кадмия.

Заключение

Загрязнение городской среды выбросами автотранспорта приводит к снижению накопления фотосинтетических пигментов и их деструкции, снижению скорости накопления ассимилятов и вследствие этого – к уменьшению содержания водорастворимых антиоксидантов у исследуемых растений. Снижение антиоксидантного статуса растений и активности фотосинтетического аппарата – симптомы неудовлетворительного состояния растений вследствие сильного разрушающего действия автомобильных поллютантов.

Показано превышение фонового содержания кадмия в растительных пробах г. Калининграда и выявлена положительная корреляционная связь между его содержанием в растениях и интенсивностью движения автотранспорта. Отмечена высокая отрицательная корреляционная связь между содержанием Cd в растениях и их антиоксидантным статусом и положительная

корреляция между содержанием Cd и накоплением антоцианов. Активное накопление антоцианов в вакуолях клеток может повысить эффективность антиоксидантной системы в процессах нейтрализации продуктов окислительного стресса и способствовать повышению устойчивости растений к действию кадмия.

Литература

1. Информационный бюллетень. Особенности состояния здоровья населения Калининградской области в связи с влиянием факторов среды обитания в 2008 г. / Управление Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека по Калининградской области. Калининград, 2009. 41 с.
2. Станченко Л.Ю. Эколого-геохимическая оценка и типизация урбоэкосистем Калининграда и Светлогорска // Естественные и технические науки. 2008. № 6. С. 221–224.
3. Кин О.Н. Растительные сообщества в зоне промышленной разработки газа и аккумуляции ими тяжелых металлов // Экология. 2008. № 4. С. 269–275.
4. Зотикова А.П., Бендер О.Г., Собчак Р.О., Астафурова Т.П. Сравнительная оценка структурно-функциональной организации листового аппарата хвойных растений на территории г. Горно-Алтайска // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 299(1). С. 197–200.
5. Тужилкина В.В. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение // Экология. 2009. № 4. С. 243–248.
6. Чупахина Г.Н. Система аскорбиновой кислоты растений. Калининград : Изд-во КГУ, 1997. 120 с.
7. Латин А.А., Борисенков М.Ф., Карманов А.П. и др. Антиоксидантные свойства продуктов растительного происхождения // Химия растительного сырья. 2007. № 2. С. 79–83.
8. Куркина М.В., Дедков В.П., Климова Н.Б. и др. Новые данные о некоторых группах микроорганизмов в почвах города Калининграда // Вестник Российского государственного университета им. И. Канта. 2009. Вып. 7. С. 90–98.
9. Yargholi B., Azimi A.A., Baghvand A. et al. Investigation of Cadmium Absorption and Accumulation in Different Parts of Some Vegetables // American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences. 2008. Vol. 3, № 3. P. 357–364.
10. Ивлиева О.В. Методические указания к практическим занятиям по курсу «Геоэкологический мониторинг». Ростов-на-Дону : Изд-во РГУ, 2002. 18 с.
11. Полевой В.В., Максимова Г.Б. Методы биохимического анализа растений. Л. : Изд-во ЛГУ, 1978. 192 с.
12. Дедков В.П., Масленников П.В., Гребенев Н.Н. Содержание антоцианов как показатель нефтяного загрязнения растений и растительных сообществ дюн Куршской косы // Вестник Российского государственного университета им. И. Канта. 2006. № 1. С. 102–108.
13. Яшин А.Я., Яшин Я.И. Новый прибор для определения антиоксидантной активности пищевых продуктов, биологически активных добавок, растительных лекарственных экстрактов и напитков // Приборы и автоматизация. 2004. № 11. С. 45–48.
14. Экологический атлас г. Калининграда. СПб. : НИИ Атмосфера, 2002. 11 карт.
15. Капелькина Л.П., Бадина Т.Б., Бакина Л.Г. Экологическая оценка почв и зеленых насаждений на транспортных магистралях Санкт-Петербурга // Экологизация автомобильного транспорта : тр. Всерос. науч.-практ. семинара. СПб., 2008. С. 82–85.
16. Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск : Наука, 1982. 255 с.
17. Гетко Н.В. Растения в техногенной среде. Минск : Наука и техника, 1989. 208 с.

18. Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений. М. : Логос, 2001. 223 с.
19. Чупахина Г.Н., Масленников П.В. Адаптация растений к нефтяному стрессу // Экология. 2004. № 5. С. 330–335.
20. Yamasaki H., Uefuji H., Sakihama Y. Bleaching of the red anthocyanin induced by superoxide radical // Archives of Biochemistry and Biophysics. 1996. Vol. 332. P. 183–186.
21. Шишлова Н.А., Христофорова Н.К. Оценка загрязнения приземного воздуха города Усурийска по содержанию тяжелых металлов в одуванчике лекарственном // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2009. № 4. С. 81–84.
22. Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнима Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.
23. Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л. : Агропромиздат, 1987. 142 с.
24. Масленников П.В., Фролов Е.М. Исследование физиологических механизмов формирования устойчивости растений озимой ржи (*Secale cereal L.*) к токсическому действию CdCl₂ // Инновации в сельском хозяйстве : межвуз. сб. науч. тр., посвященный 15-летию высшего аграрного образования в КГТУ. Калининград : Изд-во ФГОУ ВПО КГТУ, 2010. Ч. 1. С. 113–119.
25. Холодова В.П., Волков К.С., Кузнецов В.В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 6. С. 848–858.
26. Королева Ю.В. Биоиндикация атмосферных выпадений тяжелых металлов на территории Калининградской области // Вестник РГУ им. И. Канта. 2010. № 7. С. 39–44.
27. Николаева Т.Н., Гончарук Е.А., Загоскина Н.В. Влияние кадмия на антиоксидантную систему клеток высших растений // Биоантиоксидант : материалы докл. VIII междунар. конф. М. : РУДН, 2010. С. 235–236.

Поступила в редакцию 13.09.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 2 (18). P. 171–185

doi: 10.17223/19988591/18/18

**Galina N. Tchoupakhina, Pavel V. Maslennikov,
Lubov N. Skrypnik, Margarita I. Besserezhnova**

Immanuel Kant State University of Russia, Kaliningrad, Russia

REACTION OF PIGMENTAL AND ANTIOXIDANT SYSTEMS OF PLANT ON ENVIRONMENTAL POLLUTION OF KALININGRAD BY MOTOR TRANSPORT EMISSION

This work was carried out with the support of IKSUR grant (project № 01-004-09)

The atmospheric air of Kaliningrad on a compound of pollutants is typical for modern cities with the educed transport infrastructure. A specific weight of exhaust from a municipal motor transport in total anthropogenic atmospheric emission is 83,8%, exceeding more than in 6 times exhaust from stationary sources. Researches of city phytocenosis plants have shown, that the efficient control quality of an urban environment requires the sufficient information on an ekologo-physiological state of the city phytocenosises, allowing to estimate the functional contribution of each plant to change of quality of an urban environment to a direction of its enriching. In this

connection, the assessment of influence of motor transport exhaust on a state of urban ecosystems gets now exclusively great value. The authors identified six permanent sample plots in the city of Kaliningrad, sites were located in roadside areas (up to 5 meters from the road) on the major highways of the regional center. Sample plots were divided based on an assessment of urban environment and were in different parts of the city. Control site was located at a considerable distance from the city limits (40 km), in the «National park Curonian Spit». To the biogeochemical test were used most commonly in urban landscapes species of trees and herbaceous plants: spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), tillel (*Tilia cordata* Mill.), dandelion (*Taraxacum officinale* Webb.), waybread (*Plantago major* L.). Collection of material (bark, pine needles, leaves) was carried out during the growing season (June-July) 2009. In plants, the authors determined the content of chlorophyll a and b, carotenoids spectrophotometry without prior separation of the 100% acetone extract. The authors determined the mass concentration of antioxidant (AOA) in the samples, equivalent to quercetin, amperometric method on the device «Color Yauza 01-AAA» («Himavtomatika», Russia) by the method of Yashin Y.I. This article analyses the pigment and antioxidant systems reaction of city phytocenosis plants of Kaliningrad in the conditions of environmental pollution by motor transport exhaust. The authors determined excess of the background content of cadmium in Kaliningrad plants and positive correlation between its content in plants and intensity of locomotion of motor transport and revealed the high negative correlation communication between content of Cd and the antioxidant status of plants and positive correlation with the anthocyanin content. This article contains data the content of photosynthetic pigments in plants in the conditions of environmental pollution by motor transport exhaust. Depression of the antioxidant status and activity of the photosynthetic apparatus are symptoms of an unsatisfactory state of plants, owing to strong destructive action of automobile pollutants. The active accumulation of anthocyanins in vacuoles of cells can raise efficacy of antioxidant system in processes of neutralization of products of oxidative stress and promote rising of plants resistance to cadmium action.

Key words: technogenic pollution; cadmium; city phytocenosis; antioxidants; bioindication.

Received September 13, 2011

ЭКОЛОГИЯ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

УДК 574.24

doi: 10.17223/19988591/18/19

Н.С. Москвитина¹, Е.В. Кохонов²

¹ Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

² Томский государственный педагогический университет (г. Томск)

НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ СОСТОЯНИЯ ЖИВОТНЫХ ИЗ РАЗНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys rutilus* Pall.) ГОРНОГО АЛТАЯ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ
(гранты № 98–05–03166; 98–05–03183).

Выявлен единый спектр структурно-функциональных нарушений в легких, печени, почках, селезенке и крови красной полевки из двух районов Горного Алтая, относимых к зонам радиационного и химического загрязнения различного уровня. Тяжесть нарушений и количество их проявлений в исследованных районах различаются. Результаты исследования дают основания предполагать, что выявленные патологии в значительной степени являются результатом воздействия радиационных факторов и, возможно, загрязнений среды несимметричным диметилгидразином. В конечном итоге это приводит к нарушению гомеостаза организма, что проявляется в виде воспалительных процессов в различных органах и некотором изменении минерального обмена.

Ключевые слова: Горный Алтай; красная полевка; печень; легкие; почки; кровь; химические элементы.

Введение

Состояние здоровья животных как отражение функциональных процессов, происходящих в организме, может быть одним из наиболее эффективных показателей их реакций на изменяющиеся условия существования. Особую значимость исследование этих процессов приобретает в современных условиях множественного загрязнения среды, приводящего к перенапряжению адаптационных возможностей биосистем и развитию патологических явлений [1]. Оценка состояния популяций животных важна как показатель состояния биоразнообразия.

Цель исследования – анализ состояния дыхательной, выделительной систем, печени и крови, характеризующих в целом здоровье животных в различных популяциях красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.). В основу работы положены материалы, собранные в двух районах Горного Алтая. Оба

района находятся в зоне рассеивания ракетного топлива и под воздействием значительного влияния радиационных факторов, но отличаются характером и уровнем локальной антропогенной нагрузки. Комплекс проведенных работ, в том числе и биоиндикационного блока, был связан с оценкой состояния среды в районах рассеивания ракетного топлива – несимметричного диметилгидразина (НДМГ).

Материалы и методики исследования

Для оценки состояния организма животных использовались результаты гистологических исследований печени, легких и почек, данные о содержании в тушках полевок химических элементов, о состоянии белой крови животных.

Сбор материала осуществлен в летний период 1999–2000 гг. Отлов животных проводился живоловушками по стандартной методике [2, 3]. Выборку составили животные разного пола и возраста. У отловленных животных изымались внутренние органы – легкие, почки, печень, селезенка. Гистологический анализ органов осуществлялся на кафедре патанатомии СибГМУ канд. мед. наук Ю.М. Падеровым. Содержание химических элементов в тушках животных без желудочно-кишечного тракта определялось методом атомно-эмиссионной спектроскопии на базе лаборатории мониторинга окружающей среды химического факультета Томского государственного университета.

Статистический анализ выполнен на основе программ StatSoft STATISTICA 6.0 и Excel с применением параметрических и непараметрических методов: критерии Стьюдента, Колмогорова–Смирнова, Манна–Уитни, корреляционный анализ Спирмена. Данные на рис. 1 представлены в виде средней арифметической, ошибки средней, доверительных интервалов.

По разным показателям исследовано 117 полевок.

Характеристика районов исследования:

– Чойский район. Исследования проводились в окрестностях пос. Сейка, где располагается золотодобывающее предприятие. Проектная производительность предприятия составляет до 100 тыс. т руды / год. Территория характеризуется как район техногенного тяжелометаллического загрязнения земель [4]. В реальных ландшафтно-геохимических условиях района золотодобывающего предприятия зональные ореолы техногенного загрязнения вытянуты в направлении основных водных и воздушных миграционных потоков на расстояние 5–10 км. Основными загрязнителями окружающей среды являются Cu, Zn, Pb, Cd [5].

– Турочакский район. Материалы собраны в северо-западной части правобережья долины Телецкого озера, в окрестностях пос. Артыбаш. Территория не имеет действующих промышленных предприятий и является зоной отдыха.

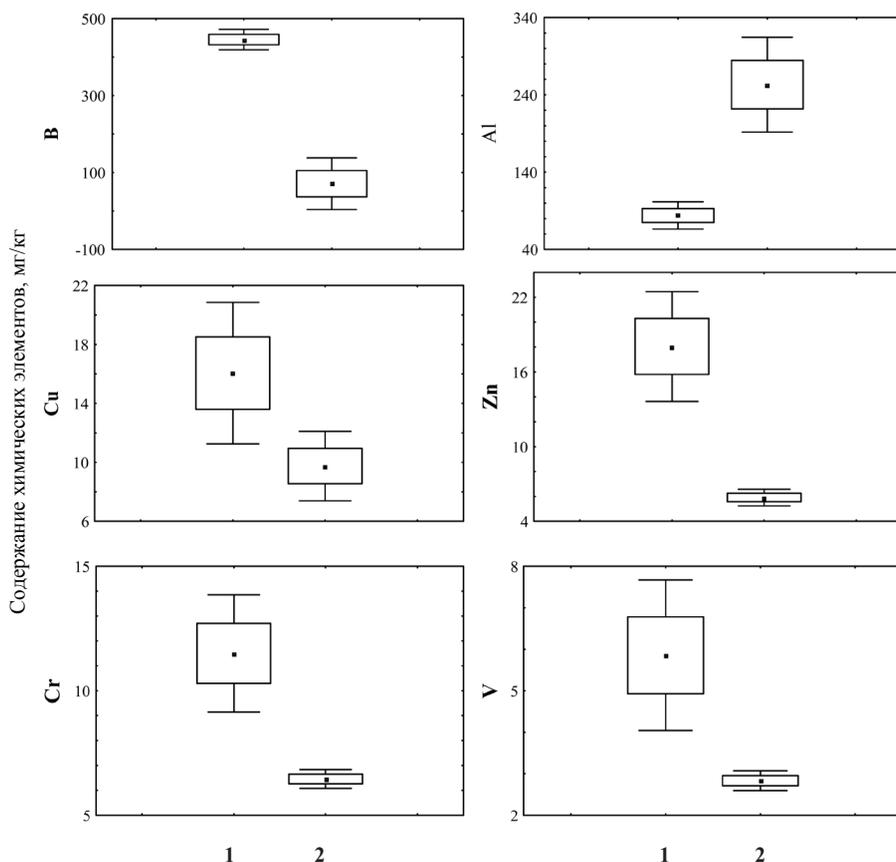


Рис. 1. Содержание химических элементов в тушках красных полевков с территорий Горного Алтая: 1 – животные без патологий в легких; 2 – животные с патологиями в легких

Результаты исследования и обсуждение

Исследование гистологического материала выявило ряд проявлений патологических процессов в органах: хроническое воспаление легких, поражение печени в форме хронического гепатита, хроническое воспаление почек и другие отклонения. При этом подострые хронические воспалительные процессы в легких проявляются в виде хронического бронхита, бронхопневмонии, пневмофиброза. У животных с хроническим гепатитом наблюдалось достоверное ($p < 0,05$) увеличение в мезентериальных (брыжеечных) лимфоузлах митотической активности лимфоидных клеток, способных к делению (лимфобластов, пролимфобластов), а также увеличение в 2 раза доли зрелых плазматических клеток. Это позволяет говорить о наличии у ряда животных с гепатитом выраженного иммунного ответа со стороны лимфоузлов, а также о возможном аутоиммунном характере выявленного

хронического гепатита. Результаты исследования гистологического материала животных из двух районов показали в целом наличие единого спектра патологических процессов. Выявленные от нормального состояния отклонения как в первом (п. Сейка), так и во втором (п. Артыбаш) случаях не имели специфического характера и представлены выраженными в разной степени воспалительными процессами. Однако в процентном отношении проявления патологических процессов у полевок из окрестности п. Сейка регистрировались значительно реже, а степень выраженности их была несколько слабее, чем у животных из окрестности п. Артыбаш. Так, например, хроническое воспаление бронхов регистрировалось у полевок первой группы в 37%, а во второй группе – в 100%. Воспалительный процесс локализовался в бронхах крупного калибра, при этом у полевок первой группы, в отличие от второй, отсутствовали явления острого или перенесенного ранее плеврита. Поражение печени в форме хронического гепатита у животных первой группы выявлено в 50% случаев против 83% во второй, при этом в первом случае полностью отсутствовали изменения в форме порто-портальных септ, что регистрировалось у животных второй группы в 33% случаев. Частота хронического воспаления почек у животных первой группы составила 37,5%, при этом полностью отсутствовала двусторонняя локализация процесса. Во второй группе животных частота хронического воспаления почек – 66,6%, а двусторонняя локализация процесса регистрировалась в 33% случаев. Склероз стромы селезенки у животных первой группы регистрировался в 37,5% против 83,3% во второй. Таким образом, показатели состояния здоровья животных в зоне отдыха на Телецком озере заметно хуже, чем в районе техногенного тяжелометаллического загрязнения. Подтверждением этого являются достаточно высокий показатель (10,2%) доимплантационной гибели животных и изменение состояния сперматогенеза – встречаемость сперматозоидов с аномальными головками варьирует от 14,5 до 24,7% [6].

Единый спектр выявленных патологических процессов в органах животных из двух районов указывает на то, что причиной их возникновения являются факторы, действующие на территории обоих районов. Таковыми, предположительно, могут быть загрязнение окружающей среды НДМГ (территория Горного Алтая относится к районам падения ступеней космических ракет и рассеивания топлива) и радиационное воздействие. НДМГ является высокотоксичным ксенобиотиком, вызывающим развитие патологий органов дыхания и кроветворения, нервной и сердечно-сосудистой систем, желудочно-кишечного тракта. Среднегодовые проливы НДМГ над алтайскими территориями составляют ежегодно более 2,24 т. В результате подобного загрязнения содержание этого вещества в почвах Горного Алтая при фоновом значении 0,175 мг/кг достигает 15,4 ПДУ, в том числе и у берегов Телецкого озера [7]. Выявлена связь между загрязнением почвы НДМГ и частотой инфекционных заболеваний [8].

Известно, что территория Республики Алтай неоднократно подвергалась радиоактивному загрязнению при проведении испытаний на Семипалатинском полигоне. На значительной территории республики выявлены остаточные локальные загрязнения почвенного покрова долгоживущими радиоизотопами цезия, стронция, плутония [4, 9, 10]. По данным В.Е. Кац [9], удельная активность цезия в почве окрестности п. Сейка варьирует от 22 до 95 Бк/кг, что в 3 раза выше фоновых значений по республике. Установлено, что количество выпадающих радионуклидов напрямую зависит от количества выпадающих осадков [11, 12]. Указанной закономерности соответствуют данные Е.Н. Ильинских и др. [10], согласно которым плотность осадка ^{137}Cs от глобальных выпадений, рассчитанная по среднегодовой интенсивности атмосферных осадков на территории п. Артыбаш (2,68 кБк/м², или 72 мКи/км²), несколько выше, чем на территории п. Верхняя-Ынырга (2,44 кБк/м², или 66 мКи/км²), расположенного в 15 км от п. Сейка. Имеются данные, что 60–70% суммарной дозы облучения населения Республики Алтай связано с воздействием радона, при этом Чойский и Турочакский районы относятся к неблагоприятным территориям. Наиболее напряженная обстановка по радону наблюдается в Турочакском районе, где 80% населения подвержена его воздействию выше нормируемого показателя [4].

Показатели крови животных Горного Алтая также могут свидетельствовать о радиационном неблагополучии территории. Известно, что количество лимфоцитов и эозинофилов увеличивается с повышением радиационного воздействия, а палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов – уменьшается [13–17]. В целом, показатели крови у исследованных животных Горного Алтая и зоны Чернобыльской аварии вполне соизмеримы (таблица).

**Гематологические показатели периферической крови
мелких млекопитающих ($M \pm n / n$)**

Показатель	Горный Алтай		Район ЧАЭС*	
	п. Сейка	п. Артыбаш	Фоновые территории	Радиационно-загрязненные территории
Лейкоциты, тыс./мл	$7,32 \pm 0,32$ 10	$4,50 \pm 0,22$ 39	5,42±0,3	2,0–1,63
Палочкоядерные нейтрофилы, %	$1,40 \pm 0,24$ 5	$1,57 \pm 0,22$ 23	2,6±0,2	1,9–2,4
Сегментоядерные нейтрофилы, %	$22,00 \pm 5,15$ 10	$22,03 \pm 1,62$ 32	59,7±0,8	31,9–19,8
Эозинофилы, %	$2,00 \pm 0,33$ 10	$1,75 \pm 0,16$ 32	2,4±0,3	2,4–17,4
Базофилы, %	$2,50 \pm 0,85$ 6	$1,36 \pm 0,25$ 14	–	–
Лимфоциты, %	$72,40 \pm 5,61$ 10	$70,06 \pm 3,55$ 32	29,9±0,9	57,5–55,2
Моноциты, %	$2,40 \pm 0,34$ 10	$3,72 \pm 0,28$ 32	5,4±0,2	5,2

* Данные Е.И. Исаевой, С.О. Вязова [14].

Заключение

Проведенные исследования содержания в тушках животных В, Al, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Mo, Sn, Ba, Pb показали, что полевки из окрестностей п. Сейка отличаются ($p < 0,05$) от животных из окрестностей п. Артыбаш большим уровнем содержания В, V, Zn и меньшим – Al. Животные с выраженным проявлением патологических процессов в легких отличались от здоровых животных меньшим содержанием в организме V, Cr, Cu, Zn, В и большим – Al (см. рис. 1). Обращает на себя внимание тот факт, что все перечисленные элементы, кроме алюминия, относятся к эссенциальным. Выявлено также, что у полевок с патологическими отклонениями в почках уровень содержания свинца в организме был выше, чем у животных без нарушений.

Известно, что поступление жизненно необходимых элементов в организм находится под контролем гомеостатических механизмов. Однако при воспалительных процессах, инфекциях, стрессе происходит нарушение обмена ряда химических элементов в организме животных и человека. Например, при воспалительных процессах значительно снижается всасывание Zn в кишечнике; на обмен Cr заметное влияние оказывают стресс и инфекции, что сопровождается повышенным выведением элемента из организма. Безусловно, одним из ведущих факторов, влияющих на обмен веществ в организме, является состояние пищеварительного тракта, в частности тонкого кишечника, где происходит всасывание основных элементов. Воспалительные, дистрофические и атрофические изменения слизистой оболочки кишечника неизбежно сопровождаются нарушениями всасывания химических элементов [18].

В природных популяциях мелких млекопитающих исследования пищеварительного тракта животных проводятся довольно редко. Как показали наши предыдущие исследования, в зоне химического и радиационного загрязнения среды происходят заметные нарушения в структуре стенок кишечника животных и его функционирования [19].

Таким образом, есть основания предполагать, что выявленные патологии у животных в значительной степени являются результатом воздействия радиационных факторов и, возможно, загрязнений среды НДМГ. В конечном итоге это приводит к нарушению гомеостаза организма, что проявляется в виде воспалительных процессов в различных органах и некотором изменении минерального обмена.

Литература

1. Безель В.С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург : Гошицкий, 2006. 280 с.
2. Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М. : Советская наука, 1953. 502 с.
3. Кучерук В.В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 159–184.

4. Доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Алтай в 2000 г. / под ред. Ю.В. Робертуса. Горно-Алтайск, 2001. 176 с.
5. *Moskvitina N.S., Letvinkas A.I., Kohonov E.V., Shurova M.V.* Peculiarities of chemical elements depositing with natural environments in the Gold extracting factory area (Western Siberia) // 7-th International Conference "Environmental Engineering" May 22–23, 2008, Vilnius, Lithuania. Lithuania, Vilnius, 2008. P. 239–243.
6. *Москвитина Н.С., Бабушкина Н.П., Жданова В.В. и др.* Некоторые показатели функционального состояния популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения среды // Радиоактивность и радиоактивных элементы в среде обитания человека : материалы Международной конференции, посвященной столетию со дня открытия явления радиоактивности и столетию Томского политехнического университета. Томск : Изд-во ТПУ, 1996. С. 391–394.
7. *Панин М.С.* Химическая экология : учеб. для вузов. Семипалатинск : Семипалатинский гос. ун-т, 2002. 851 с.
8. *Природные и антропогенные факторы, влияющие на состояние здоровья населения Республики Алтай.* Томск : Изд. Сиб. мед. ун-та, 2003. 150 с.
9. *Кац В.Е.* Экологическое состояние рудника «Веселый» в Республике Алтай // Проблемы геологии и геохимии юга Сибири : материалы науч. конф. Томск : Том. гос. ун-т, 2000. С. 197–201.
10. *Ильинских Е.Н., Огородова Л.М., Безруких П.А. и др.* Эпидемиологическая генотоксикология тяжелых металлов и здоровье человека. Томск : Сибирский госмедуниверситет, 2003. 301 с.
11. *Павлоцкая Ф.И., Тюриканова Э.Б., Баранов В.И.* Глобальное выпадение радиоактивного стронция по земной поверхности. М. : Наука, 1970.
12. *Павлоцкая Ф.И.* Миграция радиоактивных продуктов глобальных выпадений в почвах. М. : Атомиздат, 1974.
13. *Гольдберг Д.И., Гольдберг Е.Д.* Справочник по гематологии. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1980. 267 с.
14. *Исаева Е.И., Вязов С.О.* Иммунный статус // Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды. М. : Центр экологической политики России, 1996. С. 69–84.
15. *Чернышева Э.В., Старостин В.И.* Морфологические исследования клеток периферической крови // Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды. М. : Центр экологической политики России, 1996. С. 89–91.
16. *Борсик Н.Н., Николаевич Л.Н.* Влияние облучения родителей на содержание форменных элементов в периферической крови и их потомства // Сахаровские чтения 2004 года: экологические проблемы XXI века : материалы междунар. науч. конф. Минск : Триолета, 2004. С. 76–79.
17. *Чудакова О.Н., Николаевич Л.Н.* Оценка отдаленных эффектов в крови животных после сочетанного действия внешнего гамма-излучения и радиоволн КВЧ-диапазона // Сахаровские чтения 2004 года: экологические проблемы XXI века : материалы междунар. науч. конф. Минск : Триолета, 2004. С. 163–164.
18. *Авцын А.П., Жаворонков А.А., Риш М.А., Строчкова Л.С.* Микроэлементозы человека: этиология, классификация, органопатология. М. : Медицина, 1991. 496 с.
19. *Хорева С.А., Кривова Н.А., Москвитина Н.С., Тавгень О.И.* Воздействия загрязнителей предприятий ядерно-топливного цикла и нефтехимического комбината на функциональное состояние мелких мышевидных грызунов // Сахаровские чтения 2004 года: экологические проблемы XXI века : материалы междунар. науч. конф. / под ред. С.П. Кундаса, В.А. Чудакова. Минск : Триолета, 2004. С. 160–162.

Nina S. Moskvitina¹, Evgeniy V. Kohonov²¹ Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia² Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, Russia**SOME HEALTH INDICATORS OF VARIOUS RED-BACKED VOLE
(*Clethrionomys rutilus* Pall.) POPULATION GROUPS OF GORNY ALTAI**

The objective of the research is to analyse the condition of respiratory and excretory systems, liver and blood which generally characterises the health of the red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pall.) various population groups. The research is based on the data obtained in two regions of Gorny Altai (the settlement of Seika of the Choisky region and the settlement of Artybash of the Turochaksky region). Both regions lay within the zone of propellant dispersion and is exposed to the considerable influence of radiation. The settlement of Seika and its surroundings are polluted with the emissions of a gold-mining company.

Histology analyses are indicative of pathological processes in animals' organs: chronic pneumonia (chronic bronchitis, bronchopneumonia, pneumofibrosis), liver involvement in the form of chronic hepatitis, chronic nephritis, sclerosis of splenic stroma. The revealed disorders in both cases are not of specific character and consist in inflammation processes. But pathological processes with red-backed voles from Seika surroundings are much less frequent and somewhat less heavy than with voles from the settlement of Artybash. Thus, chronic bronchitis is registered with 37% of voles from the first group and with 100% of voles from the second group. Liver involvement is recorded with 50% in the first group against 83% in the second one. The frequency of chronic nephritis with the voles of the first group is 37,7%, with only one kidney involved. In the second group the frequency of nephritis is 66,6%, with 33% of cases when both kidneys were involved. The sclerosis of splenic stroma within the first group is 37,5% and 83,3% respectively. Thus the health indicators of animals within the recreation zone of the Teletskoye Lake is considerably worse than in the region of anthropogenic pollution with heavy metals.

The same range of pathologic processes with the voles of the two regions can be explained by similar conditions existing on the territory. The presumable reasons are environmental pollution with ADH (the territory of Gorny Altai is within the area of rocket stages falling and propellant dispersion) and radioactivity. The blood analyses of animals inhabiting Gorny Altai also give evidence of unfavourable radioactive situation of the region.

Key words: Gorny Altai; *Clethrionomys Rutilus* (Pall.); liver; lungs; kidneys; blood; chemical elements.

Received February 12, 2012

УДК 574

doi: 10.17223/19988591/18/20

Alan R. Gillespie

Quaternary Research Center, University of Washington, USA

QUATERNARY GLACIATION IN NORTHERN CENTRAL ASIA

In Central Asia, Pleistocene glaciations occurred in two climatic regimes: arid regions where annual precipitation was <150 mm, and more humid regions where it was greater. In the former, the precipitation controlled the ELA and size of the glaciers; in the latter it was temperature. Temperatures are less variable spatially than precipitation, and therefore the glaciers of the arid regimes have a wide range of ELAs. This leads to highly local, idiosyncratic glacial chronologies because of local rain-shadow effects as well as nuances in the pattern of moisture distribution by storms affected by topography and the jet stream. However, southern Siberia appears to have followed the global pattern of glacial advances, while the complexities are largely farther south.

Mountain glaciers in arid Central Asia are important in and of themselves because their meltwater is necessary to sustain some communities through dry seasons when rainfall is slight. Furthermore, glaciers are commonly associated with ice-dammed lakes that can rupture to release dangerous outburst floods downstream. However, because of their widespread distribution in Central Asia, the most significant role for glaciers may be as a warning system for climate change and a signal for the degradation of permafrost and consequent release of greenhouse CH₄ into the atmosphere.

Key words: *quaternary glaciation; paleoclimate; paleo-precipitation; climate-change.*

Introduction

Glaciers develop in response to many climatic forcing functions, especially winter precipitation and summer temperatures. However, summer cloudiness, wind speed and humidity all play important if commonly secondary roles in modifying the loss of ice (ablation) from the glacier's surface. Topographic factors such as shadowing by ridges also may be important.

Glaciers (fig. 1) grow when the accumulation of ice exceeds the ablation. Because for many glaciers summer temperatures are the dominant factor in ablation, and because temperatures decrease with elevation about 6.5°C km⁻¹ (environmental lapse rate), except in polar regions glaciers are preferentially found in mountains today. At high elevations, accumulation exceeds ablation and the glacier grows. As the ice thickens, it also flows downslope to lower elevations and higher temperatures. There, ablation exceeds accumulation and the glacier melts. Thus the glacier exists in a dynamic state, balancing accumulation and loss. If accumulation increases, the glacier will advance downslope; if it is reduced, the glacier will melt back and appear to retreat upslope. The elevation or altitude at

which accumulation balances ablation is known as the equilibrium line altitude, or ELA. This is an important parameter characterizing glaciers (fig. 2).



Fig. 1. Photograph of the South Cascade Glacier in retreat, Cascade Mountains. The landscape has been modified by repeated glaciation. The steep cliffs above the lateral margins of the glacier were produced by glacial erosion and mark the height of the glacier during the Ice Age. Ablation zone is the darker part of the glacier near its terminus, where light-toned snow has melted. View to SE. Photograph: Kurt Parker, 2007

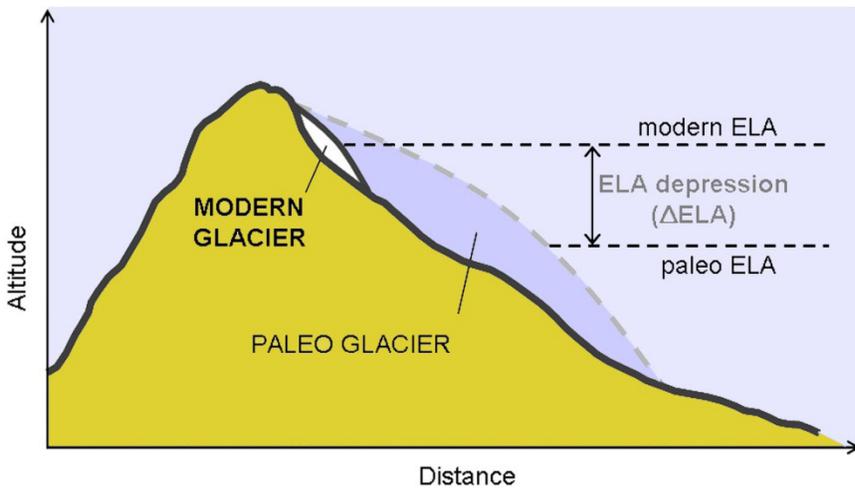


Fig. 2. Schematic cross section of glaciated mountain showing the ELA for glaciers of two sizes

The ELA represents a loosely characterized long-term average of the actual elevation of equilibrium, which fluctuates daily and seasonally and on longer time scales as well. In late summer this line is easy to see on a glacier, because above it the snow is preserved and appears white, but below it darker bare ice is exposed.

In Central Asia the fundamental observation that must be explained is the high variability in the ELA from place to place, on length scales of 500 km or less. This is quite unlike, for example, the Sierra Nevada in California (USA) in which the ELA rises systematically with latitude for hundreds of km [1]. This lack of systematic behavior in some places, and with it the lack of asynchronism of the local LGM, was noted by [2], but it has taken years of careful dating of glacial deposits by many different researchers to confirm.

In this paper, the response of glacial ELAs to climate is discussed first. Then, examples of dated glacier systems from northern Mongolia, southern Siberia, and the Kyrgyz Tien Shan are summarized. Finally, some implications for modern climate-change studies are discussed.

Climate and glacier dynamics

Climate is long-term weather and, on long time scales, the common short-term annual or decadal oscillations in weather tend to average out. It is this average that is indicated by the ELA. Climate has fluctuated throughout the Quaternary Period, and on a wide range of time scales. Some climatic changes have led to expanded high-latitude ice sheets, and in these times the eustatic sea level is lowered accordingly. Along with lowered sea levels, the ratio of ^{18}O and ^{16}O in the remaining seawater is changed because the lighter ^{16}O is preferentially evaporated. The isotopic ratio from fossils in marine sediment cores reflects the changing seawater values, and the oscillations in the fossil oxygen are interpreted as climatic changes (fig. 3).

Along with growth and decay of the high-latitude ice sheets, mountain glaciers advance and retreat – but not necessarily all in synchrony with the polar ice, or with each other [2]. This is probably because of local or regional changes in weather systems and the jet stream: climate cannot be well-characterized by simple global averages. The southern border regions of Siberia, and Central Asia to the south, are locations in which the variability of paleo-precipitation especially was pronounced, with strong effects on the glacial landscape.

Given this complexity, how can we use the glacial record to infer anything of value concerning paleoclimate? We first must understand how glaciers form and behave under the influence of climate, and how to ‘read’ geologic deposits and landforms to learn the distributions of vanished glaciers that occupied the landscape in more favorable times.

Glaciers commonly, but not always, erode the landscape on which they are found. The erosion is strongest near their heads, where the ever-increasing mass drives the ice downward onto the bed and sides of the glacier, grinding away

the rock. Below the ELA, the load – lightened by ablation from the top of the glacier – is lessened, and the flow lines are up and out from the base of the glacier. This upward and outward flow of ice carries with it the rocky rubble that was eroded from its sides and base by the glacier, and this material is deposited as till along the sides of the glacier, forming lateral moraines, and at the snout, forming end or terminal moraines (fig. 4).

Lateral moraines are found only below the ELA. Therefore, the ELA of long-vanished glaciers can be estimated from the highest elevation of the moraines it left behind when it melted away. The highest lateral moraines can be seen just inside the mountain front in Figure 4, and from this observation it is possible to infer a local paleo-ELA of ~2400 m asl.

In the Hoyt Agaya Uul (Fig. 4), the Pleistocene moraines have not been eroded and their highest occurrence can be identified in the field to within a few meters or tens of meters, but commonly lateral moraines often occur within steep mountain valleys where preservation is poor. Here the highest lateral approach cannot be used to find the paleo-ELA, and other techniques must be employed. The ELA can be also estimated by from the toe and headwall altitudes, or from the areas of the accumulation and ablation zones. In both these approaches, the elevations (or areas) are ratioed.

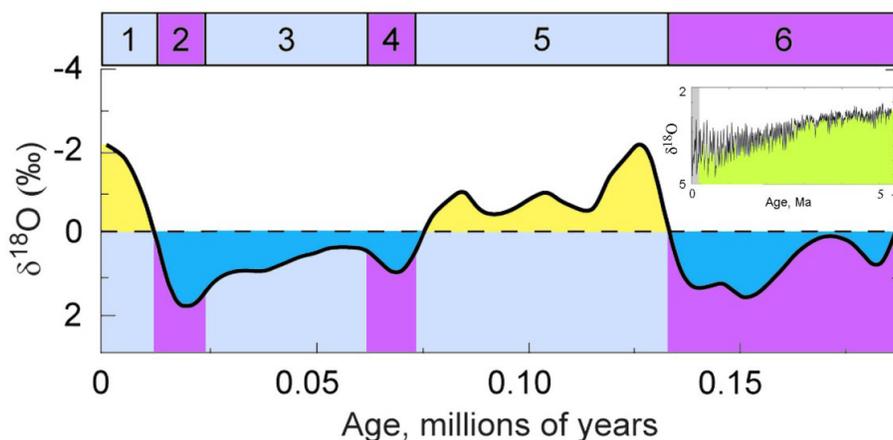


Fig. 3. Climatic record of the past 200,000 years, from oxygen isotopic data for planktonic foraminifera. Marine oxygen isotope stages (MIS) 1–6, defined by these data, are shown in the horizontal bar above the curve and by color bands below the curve itself. Even-numbered stages are considered to be glaciations; odd-numbered stages are interglaciations. $\delta^{18}\text{O}$ is a measure of the ratio of oxygen isotopes ^{18}O and ^{16}O (relative to modern seawater) and increases in sea water when evaporation lowers sea level, and thus when continental ice caps are large. Warm intervals of low ice-sheet volume are indicated by $\delta^{18}\text{O} < 0$ (yellow); cold seas and high glacial volume are indicated by positive values (dark blue). Inset shows $\delta^{18}\text{O}$ data for deep-water foraminifera [3] for the past 5 Ma. Sea level began dropping gradually towards the end of the Tertiary Period (2.6 Ma) and began oscillating more strongly as the Ice Age intensified during the Pleistocene. The expanded curve fits into the gray bar at the left-hand side of the inset

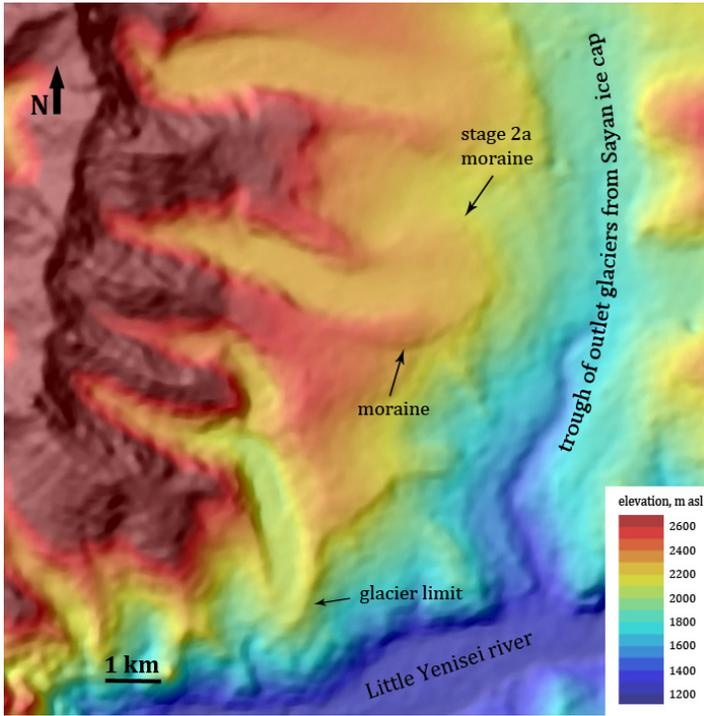


Fig. 4. NASA-ASTER Digital Elevation Model 30-m shaded-relief image showing moraines in the Hoyt Aguy Uul, a range in the Mongolian headwaters of the Little Yenisei River (Shishhid Gol) that is presently unglaciated. Lateral and end (terminal) moraines are indicated. End moraines mark the downhill limit of a glacier. “Stage 2a” refers to the relative age of a moraine, and does not refer to an MIS. End moraines for this valley, and for the valley to its north, were never deposited because the glacier flowed into a larger south-flowing outlet glacier draining the Sayan ice field during the Pleistocene. In contrast, the probably coeval end moraine marked “glacier limit” is well-developed because the glacier was isolated (not flowing into another glacier) and stable for some time. Courtesy of J. Batbaatar

The ELA typically occurs about halfway between the toe and the headwall, or where about $\frac{2}{3}$ of the area of the former glacier is at higher elevations. The values are empirically found and differ from climate to climate [4], but where the behavior of the ELA is well understood, the Toe-Headwall Altitude Ratio (THAR) [5] or the Accumulation-Ablation Area ratio (AAR) [4–6] can “predict” the ELA within about 100 m for individual glaciers [1]. Where the lateral moraines are well-preserved, the agreement among all three techniques is within this limit.

The ELA has received some much attention because, if it can be recovered for past glaciers, something about the paleoclimate can be inferred. This is because pairs of summer temperatures and winter precipitation values at ELAs for existing glaciers have been compiled for different regions. Figure 5 shows the curve for China. Before exploring this curve, it is good to note that it steepens under arid conditions. In

addition, since the curve can vary from region to region (at a given time), it may also vary from time to time (at a given place) as conditions there change. Consequently, modern curves may not be perfectly applicable to bygone ages.

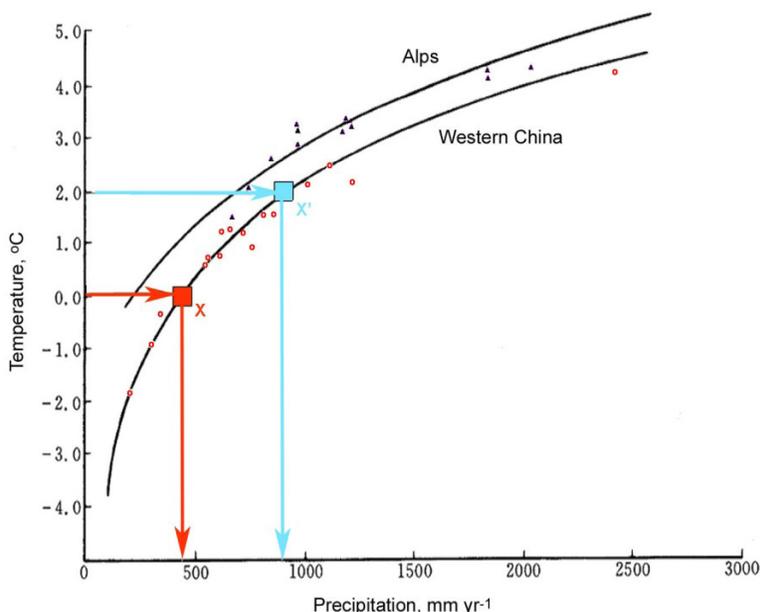


Fig. 5. Average annual temperature T and precipitation P at ELAs in western China (red circles) and Europe (solid black triangles) [7]. The boxes and colored arrows show that for a glacier in western China an increase in P ($\Delta \approx 450 \text{ mm yr}^{-1}$, ~ 450 to $\sim 900 \text{ mm yr}^{-1}$) that would be required to counteract a 2°C increase in T , if the ELA was unchanging.

In general, it is summer temperatures and winter precipitation that control ELA, but in western China the precipitation peaks in the autumn and winters are commonly dry, clear and cold. The curve given for the Alps is poorly defined for glaciers with $P < 750 \text{ mm yr}^{-1}$ precipitation. Furthermore, there is considerable scatter about the trend lines such that even if T is well-known, recovered P values are only accurate to about $\pm 150 \text{ mm yr}^{-1}$ (1σ , at $P \sim 1000 \text{ mm yr}^{-1}$)

Figure 5 shows that the temperature and precipitation co-vary at the ELA such that ELAs for different glaciers can be achieved by different pairs of temperature and precipitation, but not by all possible pairs – that would fill the plane of fig. 5, and instead the data are distributed along a curved line. If one value can be estimated independently, the other can then be inferred. Because temperatures are less spatially variable than precipitation, and therefore the y axis can be expressed in terms of elevation, calculated from temperature using an assumed lapse rate. More usefully, the change in ELA between two glaciations can be related to the change in precipitation, once allowance has been made for regional differences in temperature between the two times. Differences for precipitation

at a given elevation have been estimated a number of different ways – for example, palynology can be used to estimate paleo-precipitation – and thus paleo-temperatures and not just paleo-precipitation can be estimated from paleo-ELAs.

We can describe the relationship between the change in temperature and ELA at two times, i and j , as a function of precipitation:

$$T_j - T_i = \frac{\partial T}{\partial z}(ELA_j - ELA_i) - f \frac{\partial P}{\partial z}(ELA_j - ELA_i) - f(P_j - P_i) \quad (1)$$

where z is elevation (km), ELA is in km, f is a factor describing the mutual dependence of temperature and accumulation at the ELA. Some values given for f are $\sim 0.003^\circ\text{C mm}^{-1}$ [8], and $\sim 0.008^\circ\text{C mm}^{-1}$ for arid ranges [7]. $\partial T/\partial z$ is the adiabatic lapse rate (e.g., $\sim 6.5\text{--}8.5^\circ\text{C km}^{-1}$) and $\partial P/\partial z$ is the change in P with elevation at the ELA (mm km^{-1}).

If $\partial T/\partial z$ is known, the y axis in fig. 5 can be converted from T to elevation of the ELA. In this case, the change in precipitation over time can be inferred from the rise or fall of the ELA between two sets of moraines in a chronosequence. Temperature decreases for the northern Tibetan Plateau during the LGM have been estimated at $7\text{--}9^\circ\text{C}$ [7]; depending on the modern value of P , these temperature decreases at the ELA correspond to an unrealistically large precipitation reduction if the ELA is to remain fixed. Therefore, the ELA drops in elevation, with the effect that the change in T there is reduced, as is the required change in P .

This raises an important point. In humid conditions (e.g., $P > 500 \text{ mm yr}^{-1}$), $\partial T/\partial P$ has a low value. In very arid conditions ($P < 150 \text{ mm yr}^{-1}$), however, $\partial T/\partial P$ is much greater. This means that, for arid conditions, ELA is insensitive to temperature, but very sensitive to even small changes in precipitation. In contrast, temperature is a much bigger factor controlling ELA in more humid regions.

Why is this? The answer involves sublimation of ice to water vapor due to direct heating by the sun instead of by the air. This can occur even at sub-freezing temperatures such as characterize high-altitude mountains. It requires $740 \text{ cal g}^{-1} \text{ deg}^{-1}$ to sublime winter accumulation at 0°C , compared to only $80 \text{ cal g}^{-1} \text{ deg}^{-1}$ to melt it, a factor of ~ 9 less. Therefore, for $P = 125 \text{ mm yr}^{-1}$, 9250 cal cm^{-2} is required for sublimation if the ice already at 0°C . The amount of energy available from sunlight depends on latitude, time of year, cloudiness and, to a lesser degree, elevation (because thinner air at high elevations absorbs less radiation), but in the Altai Republic about 90 kcal cm^{-2} are available at the ground surface, of which 80% is reflected by snow. Assuming 50% cloud cover during summer months, about 9000 cal cm^{-2} is available for ablation – a close match.

If precipitation falls much below 150 mm yr^{-1} , for accumulation to balance sublimation the temperature must fall greatly, because it requires only $1 \text{ cal g}^{-1} \text{ deg}^{-1}$ to warm the ice to 0°C . This explains the steepness of the curve in Figure 5 for hyperarid regions. Because of the adiabatic lapse rate, this means that in general the ELA must rise precipitously. If the temperature changes, on the other

hand, only a small adjustment in ELA is necessary to restore equilibrium. In other words, ELA is highly sensitive to precipitation, but not temperature for arid conditions. If precipitation increases, insolation is no longer capable of ablating the whole mass of ice, and ELA will drop until adiabatically rising air temperatures impart enough heat to melt the ‘excess’ ice. The air acts as an ‘infinite’ source of heat, but the transport to the ice is linearly proportional to the temperature contrast between the ice and air, and it also depends strongly on wind speed and the aerodynamic roughness of the ice. Thus, in less arid conditions the ELA is mostly sensitive to air temperature, not precipitation.

Modern annual precipitation in Central Asia ranges from <75 mm (e.g., western Tibet, Gobi Desert) to 200 mm (Gobi-Altai range, Mongolia) to 400 mm (Say-an Range, Siberia) to more (Kyrgyz Front Range, near Bishkek). It appears that glaciation is strongly preconditioned by aridity and therefore, in continental cores glaciation is highly sensitive to rain-shadow effects and changes in storm tracks. The theory presented above suggests that glacial advances should have different histories from place to place in Central Asia today, and also in the past.

Discussion in the next section focuses on differences in glacial chronologies where there are dated moraine sequences. It is not intended to be an exhaustive review, but to illuminate different history from place to place.

Glacial conditions in southern Siberia

Advection of moisture. Moisture is delivered to Central Asia in two main ways: low-pressure cyclonic distances carried along the jet stream, and southern moisture brought north by the Monsoon (fig. 6). The jet stream varies seasonally, and so do the tracks of surface westerlies bearing moisture. Displacement of the jet stream during the Pleistocene was likely associated with changes in precipitation patterns.

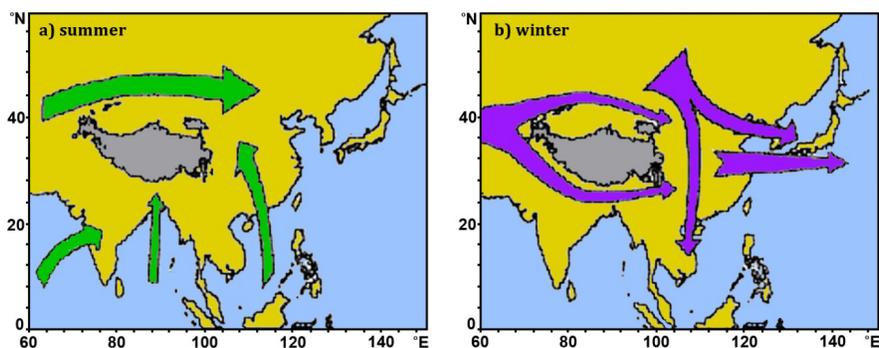


Fig. 6. Moisture advection in Asia [9]. a) Summer, the jet stream (West–East arrow) is to the north over southern Siberia and moisture is transported north by the Monsoon (North-directed arrows). Much is blocked by the Himalaya. b) In winter, the jet stream is shifted southwards and split by the Pamir. Cold air moves south from the thermal high-pressure cells over Siberia. Tibetan plateau is shown in gray

The summer jet stream passes over southern Siberia, but low-pressure disturbances bring little regional precipitation because the path from distant oceans is so long. Yet, orographic precipitation is common. Moisture transported north by the Monsoon is blocked by the Himalaya and the region of the Altai Republic is little affected. Orographic precipitation occurs from both sources, however, aided by recycling, including recycling of water made available by melting permafrost.

In winter, the jet stream is shifted southwards and split around the Pamir. Cold air moves south from the thermal high-pressure cells over Siberia, and precipitation reaching northern Central Asia is limited. During the Pleistocene, the jet stream was typically farther south than today, split more often, and the Monsoon was weaker, resulting in greater aridity.

The decreased precipitation resulted in some Pleistocene glaciers being in the precipitation-dominated regime discussed above, and others being in the temperature-dominated regime. The regime changed not only between modern and Pleistocene climate, but also within the Pleistocene.

Glaciers in southern Siberia

The Altai and Sayan mountains of southern Siberia and northern Mongolia were extensively glaciated during the Pleistocene (fig. 7). In particular, the northern parts of both ranges were covered in the Pleistocene by large ice sheets. The purpose here is not to supply a full review of the literature on glaciers in this area, but to refer to studies for which chronologies have been developed.

In the Sayan, the oldest well-preserved moraines date from the global LGM or a little after, around 16–20 ka (^{10}Be) [12]. Glaciers from the Sayan crossed and blocked the Little Yenisei River (Shishhid Gol), impounding a lake that drained repeatedly [13]. ^{14}C and Optically Stimulated Luminescence (OSL) dates from the lake sediments [9], including new and unpublished dates, support the ^{10}Be ages but also suggest the presence of an earlier lake at ~40 ka. The highest shorelines associated with the ~20 ka glaciers are at 1710 m, but there are higher ones up to ~1825 m that are heavily eroded and must date from an earlier glaciation with larger glaciers and a deeper dam [13]. Thus, the global LGM was only the most recent of multiple glaciations with large glaciers – and the local LGM was actually earlier than the global one.

This is an example of asynchronous behavior of mountain glaciers in Central Asia compared to the advances and retreats of the high-latitude ice sheets [2]. It is possible that the earlier piedmont glaciers of Jarai Gol terminated and floated in the lake ('Ledoyoms'), leading to a disorganized and distributed end moraine that was covered by silt during the ~20 ka advance.

Twenty recent and unpublished ^{10}Be dates from the Sayan in southern Siberia, just across the border from Darhad Basin, support the ~20 ka age of the last large Sayan ice cap and its outlet glaciers.

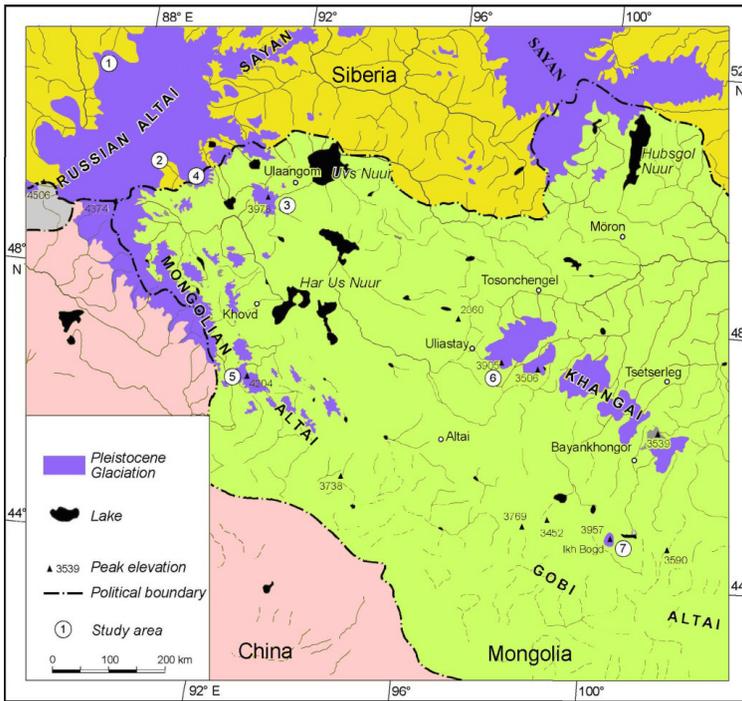


Fig. 7. Distribution of Pleistocene (blue) and modern (black) glaciers in southern Siberia [10, 11]. The Russian Altai is in the upper left

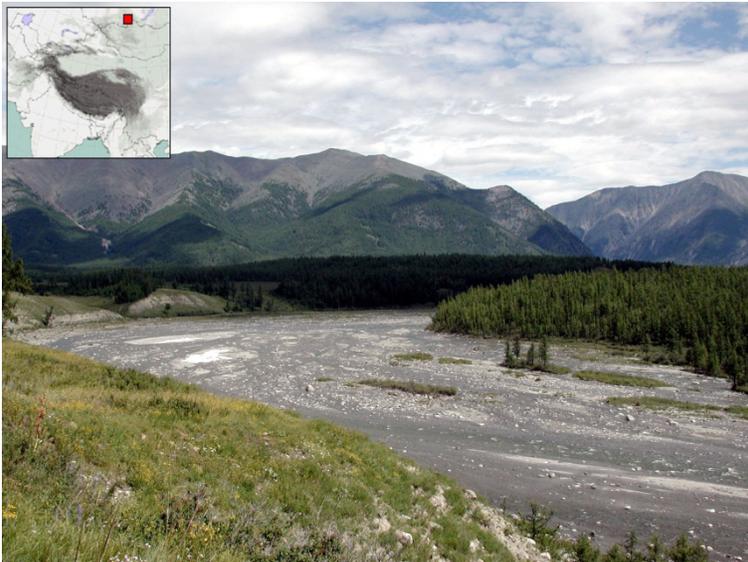


Fig. 8. View of the piedmont moraines (16–20 ka, ¹⁰Be: [12]) from the terminal moraine of the Jarai River, draining into Darhad Basin Mongolia. Photograph was taken looking east. The location is shown by the red box in the inset index map

In the Kyrgyz Republic, parts of the Tien Shan are more arid than the Sayan, while the northern part of the Front Range near Bishkek receives more precipitation, probably because the moisture-bearing storms are diverted to the north by the wedge of high mountains, leaving the interior ranges in a rain shadow. In the Ala Bash area, south of the large inland lake Issyk Kul, the Pleistocene glaciers reached the piedmont, but not recently (fig. 9) [14]. The local LGM glaciers at ~ 18 ka (^{10}Be) were little more extensive than the modern ones.



Fig. 9. Ala Bash, Tien Shan, Kyrgyz Republic. Dates shown are ^{10}Be exposure ages. The MIS 5 dates on the right are for the local LGM left-lateral moraine; the younger dates to the left are for LIA and global LGM moraines, respectively, both found in the cirque and not on the piedmont like the local LGM moraines to the right. The ELA for the global LGM advance here was only ~ 50 m lower than for the LIA advance. The location is indicated by the red square in index map [14]. Photography: S. Thompson

The ELA trends from north to south across the Kyrgyz Tien Shan (fig. 10) show the effects of the rain shadow, both today and during the Pleistocene [14]. Essentially, the Kyrgyz front ranges on the northern flank of the Tien Shan block many moisture-bearing storms from crossing southwards to the central Tien Shan and the Tarim Basin beyond. The pronounced discordance in the trends can be attributed to relative changes in precipitation. Especially, the local LGM saw a dramatic rise in ELA into the rain shadow, consistent increased aridity then, and consistent with the model presented in this paper. The observations can be explained if LGM precipitation in the core of the Kyrgyz Tien Shan crossed the 150 mm yr^{-1} threshold, while in other areas precipitation exceeded that value.

The ^{10}Be dates were compiled in [12] and are compared in Figure 11. In the Sayan (Darhad Basin), there are two sets of moraines that date from ~ 20 ka and ~ 40 ka, and both of the glaciers that left them impounded lakes that left silt sediments yielding similar OSL ages. The Sayan, even in the Pleistocene, probably received more precipitation [12] than the 150 mm yr^{-1} regime threshold. In contrast, the Ala Bash is closer to the threshold today and possibly dipped below it during the global LGM [14].

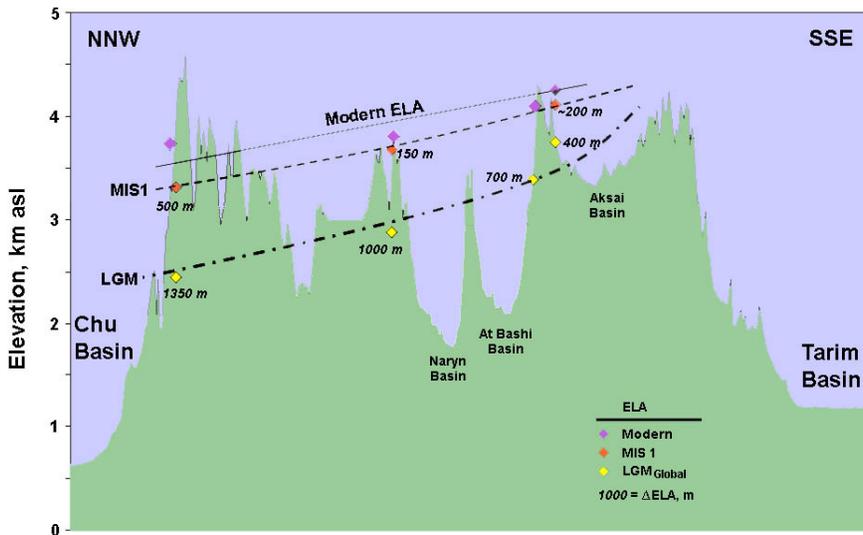


Fig. 10. ELA trends for modern, Holocene and local LGM glaciers in the Kyrgyz Tien Shan [14]. The LGM trend is strikingly discordant with the modern trend. Italicized numbers show the depression of the paleo-ELA relative to interpolated modern values

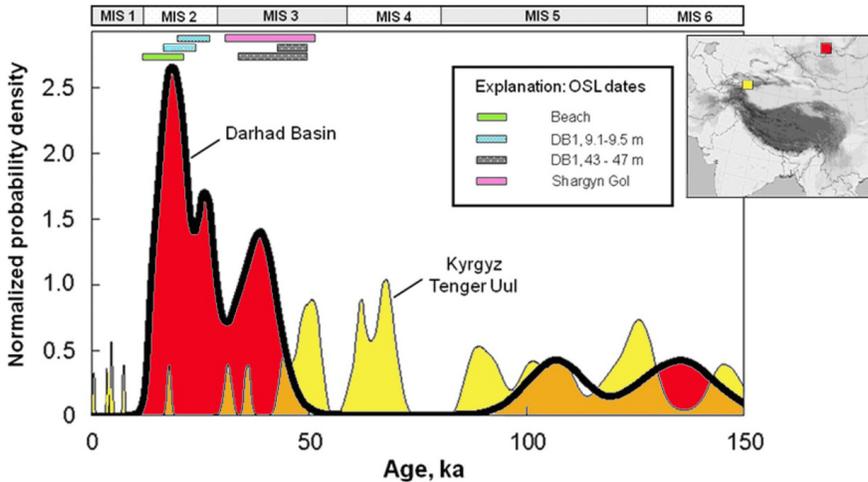
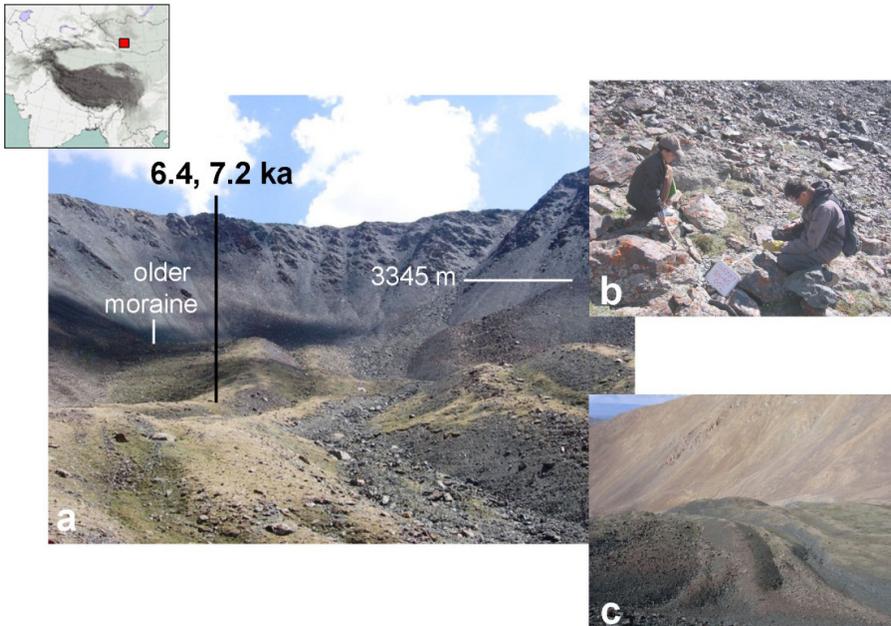


Fig. 11. Glacial chronology from Darhad Basin, southern Sayan range in Mongolia [12], and the Kyrgyz Tien Shan (Tenger Uul: ‘Uul’ = mountain range) [14]. The curves are for the ^{10}Be dates. Above the curves are rectangles giving the OSL dates for the glacial paleolake that filled Darhad Basin. In the explanation, ‘DB1’ refers to the Darhad Basin core extracted near the town of Renchinlkhümbe in 2004; Shargyn Gol refers to a prominent cut bank through the lake sediments north of the drill site. Bars at the top show the marine oxygen isotope stages (MIS) defined by changes in $\delta^{18}\text{O}$ in marine fossils. The chronology in Darhad Basin is essentially synchronous with the sea-level curve (fig. 3). The red square in the right center of the index map shows the location of Darhad Basin; yellow box in left center shows the Kyrgyz Tien Shan

In any case, the global LGM glaciers are little larger than the modern ones, in contrast to those from earlier in the last 100,000-yr glacial cycle, which extended beyond the range front (figs. 9, 10) [14]. Figure 11 shows, for the moraines dated in [14], the global LGM moraines are under-represented in the Kyrgyz Tien Shan compared to in the Sayan, and even the ~ 40 ka moraines are less prominent in Tien Shan than in the Sayan.

Recently, we have discovered moraines in the Gobi-Altai ranges of the Gobi Desert, in Mongolia (fig. 12).



Fig/ 12. Moraines in the Gichigniy Nuruu, Gobi Desert, Mongolia. Index map with red square shows the location of the Gichigniy Nuruu in the Gobi-Altai range. a) Preliminary ^{10}Be ages (~ 7 ka) suggest that the largest moraines date from the mid-Holocene Altithermal and over-ride a more weathered, older moraine. Preliminary ages for the younger, higher moraines are ~ 1.6 and 2.0 ka, probably dating from the Little Ice Age (LIA). The highest deposits of the LIA moraine (and hence the ELA) are at 3345 m asl. The cirque is eroded into a mesa covered by a Pleistocene ice cap. View is to the south. b) Sampling for ^{10}Be on the “Altithermal” moraine. c) View NE from the LIA moraine at the older moraine sequence. A total of five advances are represented. Photographs by J. Batbaatar

Dating them confirmed their unweathered appearance, which suggested a low age: the largest moraine dates from ~ 6 – 7 ka, a time when Mongolia is thought based on lake high stands to have received more moisture than today. This, too, is in accordance with the theory presented above. Today, the annual precipitation in the Gobi Altai is about 200 mm, close to the 150 mm yr^{-1} threshold. It appears that it may have been greater during the Altithermal, leading to advancing glaciers. In

contrast, during the global LGM it is likely that the Gobi was colder and drier than today, dropping under the 150 mm yr⁻¹ precipitation threshold, and causing the LGM ELA to rise above the Altithermal ELA, to near the 3600-m top of the Gichigniy Nuruu ('Nurru' = massif or range), instead of lowering as it seems to have done in southern Siberia. The young "Gichigniy Nuruu" moraines burying an older undated one whose weathered appearance is similar to global LGM moraines from nearby in the Central massif (Otgon Tenger, Khangay Nuruu). Thus, as at Ala Bash, the arid global LGM appears to have been too dry to support low-elevation glaciers compared to the climates that preceded and followed, it. Climate-change studies.

The growth and decay of glaciers is in response to climatic changes, primarily in temperature and precipitation, but also to cloudiness, wind, and airborne dust. Despite this complicated picture, alpine glaciers are important in climate studies in Central Asia because they are widespread – there are ~6000 modern glaciers in Kyrgyzstan alone. Therefore, even though inferences from single glaciers may be uncertain, together they present a spatial record of climate parameters that is different from and complementary to records from point sources, such as ice or lake-sediment cores. In addition, mass balance can be inferred from glacier extent, making regional measurements of hundreds or thousands of glaciers feasible. Thus, they form an important repository not only of paleoclimatic information, but also information regarding modern climate change.

Implications of aridity for climate-change studies... Although it is certainly true that glaciers respond to changes in temperature by advancing or retreating, in very arid regions such as are found today in much of Central Asia, their sensitivity to precipitation changes is much greater. Therefore, it is necessary to consider the amount of precipitation before using the advance or retreat of a glacier as evidence for global warming or cooling. Because warm air holds more moisture than cold air, glaciers in arid regions may well advance in the face of increasing temperature, if warmer storms bring more moisture to the accumulation area. Thus, glacier advance or retreat alone is insufficient to determine the sense of climate change, yet anecdotal accounts of singular advancing glaciers is commonly used in popular discussions of climate change as evidence that the climate as a whole must be cooling.

Importance of meltwater to populations... In arid regions glacial meltwater has been acknowledged to be critical in sustaining populations through the dry seasons. Thus the advance or retreat of glaciers in and of itself is important to consider. However, in the long run it is long-term aquifer recharge, and hence precipitation itself, that is most critical, since arid communities commonly mine water with wells and karez. Because glaciers are dynamic repositories of water, their loss is primarily of short-term importance.

Outburst floods and retreating permafrost... Glaciers often are associated with marginal lakes that are dammed by the glaciers themselves. When such glaciers retreat, ice-dammed lakes are likely to generate outburst floods that can be damaging to populations downstream. In both the above cases, the glaciers themselves are of fundamental interest; however, glaciers are also of interest

because they can be used, where $P > 150 \text{ mm yr}^{-1}$, to help study temperature changes in remote areas far from gauges, or between gauges. In Arctic Canada, Alaska, and Siberia, this is of great importance, because warming conditions will be associated with retreat of permafrost northward. Among the numerous environmental impacts this may have, one stands out: permafrost is thought to trap ('sequester') large amounts of CH_4 , a potent 'greenhouse' gas. Liberation into the atmosphere is a kind of forward feedback mechanism, potential increasing further global warming and degradation of permafrost, followed by the liberation of still more CH_4 , in a vicious circle. Monitoring alpine glaciers is thus not only of scientific interest, but also of practical importance.

Acknowledgments

The work summarized in this paper represents many years with many different people exploring Central Asia and glacial geomorphology. It is not possible to cite everyone, but Bud Burke, J. Batbaatar, Michele Koppes, Doug Clark, Gerard Roe, Summer Rupper, D. Sukhbaatar, the Damdin Da Foundation, A. Bayasgalan, Sergei Arzhannikov, Nastya Arzhannikova, Mu Guijin, Wang Shuji, Vlad Sheinkman, Ari Matmon, David Fink, John Stone and Paul Bierman stand out in different ways. Much of this work was done under the aegis of the NASA-ASTER Science Team when Anne Kahle was the Team Leader. Thank you, all.

References

1. Gillespie A.R., Zehrfuss P.H. Glaciations of the Sierra Nevada, California, USA / tds. J. Ehlers, P.L. Gibbard // Quaternary Glaciations and Chronology: Extent and chronology. Part II: North America, Developments in Quaternary Science. Vol. 2b. Amsterdam : Elsevier, 2004. P. 51–62.
2. Gillespie A.R., Molnar P. Asynchronism of maximum advances of mountain and continental glaciations // Reviews of Geophysics. 1995. Vol. 33. P. 311–364.
3. Lisiecki L.E., Raymo M.E. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records // Paleoceanography. 2005. Vol. 20, PA1003, doi:10.1029/2004PA001071.
4. Meierding T.C. Late Pleistocene Glacial Equilibrium-Line Altitudes in the Colorado Front Range: A Comparison of Methods // Quaternary Research. 1982. Vol. 18. P. 289–310.
5. Benn D.I., Evans D.J.A. Glaciers and Glaciation. Edward Arnold. London, 1998. 734 p.
6. Benn D.I., Gemmell A.M.D. Calculating equilibrium-line altitudes of former glaciers by the balance ratio method: a new computer spreadsheet // Glacial Geology and Geomorphology. 1997. URL: <http://ggg.qub.ac.uk/ggg/>
7. Shi Y.F. Characteristics of late Quaternary monsoonal glaciation on the Tibetan Plateau and in east Asia // Quaternary International. 2002. Vol. 97–98. P. 79–91.
8. Ohmura A., Kasser P., Funk M. Climate at the equilibrium line of glaciers // Journal of Glaciology. 1992. Vol. 38. P. 397–411.
9. Lehmkuhl F., Haselein F. Quaternary paleoenvironmental Change on the Tibetan Plateau and adjacent areas (Western China and Western Mongolia) // Quaternary International. 2000. Vol. 65–66. P. 121–145.
10. Kotljakov V.M., Kravzova V.I., Dreyer N.N. World Atlas of Snow and Ice Resources. Moscow, 1997.

11. *Lehmkuhl F.* Personal communication, 2007.
12. *Gillespie A.R., Burke R.M., Komatsu G., Bayasgalan A.* Chronology of late Pleistocene glaciers in Darhad Basin, northern Mongolia // *Quaternary Research*. 2008. Vol. 69. P. 169–187.
13. *Komatsu G., Arzhannikov S.G., Gillespie A.R. et al.* Cataclysmic floods along the Yenisei River and late Quaternary paleolakes in the Sayan mountains, Siberia // *Geomorphology*. 2008. Vol. 104. P. 143–164.
14. *Koppes M., Gillespie A.R., Burke R.M. et al.* Late Quaternary glaciation in the Kyrgyz Tien Shan // *Quaternary Science Reviews*. 2008. Vol. 28, P. 846–866, doi:10.1016/j.quascirev.2008.01.009.

Received December 15, 2011

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2 (18). С. 194–209

doi: 10.17223/19988591/18/20

А.Р. Гиллеспи

Центр четвертичных исследований Университета Вашингтона, США

ЧЕТВЕРТИЧНОЕ ОЛЕДЕНЕНИЕ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

Одним из важнейших направлений четвертичной геологии является изучение следов, оставленных древними оледенениями. Хотя, на взгляд автора, хронология оледенений на юге Сибири изучена в значительно меньшей степени, чем в других районах нашей планеты, сегодня она постепенно проясняется и начинает становиться более понимаемой исследователями. На Алтае развитие четвертичных оледенений и их хронология подобны тому, что имеет место в Саянах, но отличны от того, что происходило в более южных и засушливых областях Центральной Азии. Отличия обусловлены особенностями палеоклиматических условий во внутренних районах данной территории, особенно в гипераридных областях, где в течение плейстоцена среднегодовое количество атмосферных осадков составляло всего около 150 мм.

В плане экологического прогноза важно, что на основе изучения следов древних оледенений и восстановления палеогляциологических показателей можно проводить определенные экстраполяции с данными по климату. Прежде всего посредством анализа положения оставленных в краевой части древних ледников конечных морен и ледниковых цирков в области их питания возможно реконструировать положение границы питания этих ледников. А отсюда – выйти на показатели, обуславливающие положение этой границы: количество атмосферных осадков и температурный режим. В свете современных изменений климата получение таких показателей крайне важно для снятия имеющихся разногласий в плане соотношения данных об общих, усредненных и конкретных, местных, условиях развития оледенения, а также разночтений в сопоставлении показателей динамики ледников (в процессе их продвижения и отступления) и хода температур. В гипераридных условиях они могут быть инверсионными: повышение температуры может привести к увеличению осадков и продвижению ледников, как это случилось в пустыне Гоби в голоцене в так называемый высоко-термальный период. Выяснение всех особенностей такого рода поможет исследователям более детально вникнуть в процесс оледенения, лучше понять его закономерности и построить более надежную основу экологического прогноза.

Ключевые слова: четвертичное оледенение; палеоклиматические условия; палеогляциологические показатели; экологический прогноз.

Поступила в редакцию 15.12.2011 г.

Vladimir S. Sheinkman

*Ben-Gurion University of the Negev, Beer-Sheva, Israel
Earth Cryosphere Institute of Siberian Branch of the Russian Academy
of Sciences, Tumen', Russia
Institute of Geography of Siberian Branch of the Russian Academy
of Sciences, Irkutsk, Russia*

SPECIFICITY IN DEVELOPMENT OF GLACIATION IN THE HIGH MOUNTAINS OF SIBERIA – AN ECOLOGICAL ASPECT

Glaciation in the High Mountains of Siberia has been notable for its specificity and characterized by the interaction of glaciers and permafrost. The combined activities of these agents determine development of such ecological phenomena as cryogenic-glacial systems (CGS). It requires an individual approach to each of the landforms and sediment bodies to determine if they can be interpreted as the relics of ancient glaciations. Most types of the CGS may be observed today along the mountainous belt surrounding Siberia from the south and east. They represent the key to estimate ecological situation and to reconstruct Quaternary environments because the range of climatic differences along this belt today is comparable to the range of climatic changes between Pleistocene glacial and interglacial conditions. All over the Pleistocene, the continental climate promoted spreading of permafrost under arid conditions in Siberia ('cryoaridization'). Under such conditions, glaciers developed only within the high mountains as valley forms. Consequently, glacial activity was inseparably linked with cryogenic ice bodies; icings were the most active agents among them. The latter occupied great areas and were comparable with the glaciers both in ice. Thus, ecological analysis on the base of study of CGS must take into account the specificity.

Key words: *permafrost; glaciation; ecological analysis; cryogenic-glacial systems.*

Introduction

Looking at the relief map (fig. 1), it is obvious that the high mountain belt surrounding Siberia from the south and east (here referred to as the 'Siberian Mountains') represents a wide range of environments. It was the region, where, at the end of the 19th century, Peter Kropotkin [26], a famous Russian researcher, first collected material for establishing his Glacial Theory. However, for a long time glaciological and palaeoglaciological phenomena from many mountain regions of Siberia were not studied in any detail. Reliable reconstructions of the Pleistocene glaciation were based on the only superficial geological survey, which had been completed in the 1960–1970s and eliminated the last blank areas from the geological maps. However, lack of knowledge did not allow the proper identification of the relics of former glaciations formed under continental climatic conditions dominated by low precipitation, which prevailed in the heart of the Eurasian continent.

Until today the discussion revolves around the longstanding debate between adherents and opponents of A.I. Voeikov [20]: this famous 19th century Russian climatologist claimed that it was impossible for great glaciers to form in the heart of Siberia because of its dry climate. From the very beginning of the debate many famous scientists took sides, with such celebrities as J.D. Cherski [30], supporting Voeikov's point of view, whereas V.A. Obruchev [27], a renowned researcher of Siberia, did not agree. The debate continues, and the discussion in respect to the ancient glaciation in the inland regions of Siberia is as topical now as ever; a large body of data shows this today, e.g. the recent sweeping generalizations [4, 5, 10–12, 14–16, 18].

The reason yielding the debate is considering the events in Siberia from the point of view of Alpine scientific school which did not give in detail development of glaciers under conditions of permafrost whereas at present the scientifically substantiated fact is that all glaciers in Siberia are very cold and situated in the area of cryolithozone. All-in-all, the first palaeoglaciological reconstructions were largely influenced by the classical European model and did not always take into account the specific environmental conditions of the Siberian Mountains. One reason for this is that the study of Quaternary phenomena largely focused on Northwestern Siberia, where the environment resembles that of northern Europe. In addition, glaciological investigation of modern glaciers in Siberia began in the Western Altai, i.e. in the most humid Siberian region, with its relatively mild climate and accessibility for people.

As a result, the Alpine palaeoglaciological concepts were widely transferred from Europe to the mountainous regions of Siberia, and for a long time, the similarity of the European and Siberian palaeoglaciological schemes was thought to form a firm basis for subsequent investigations. Because of their lesser accessibility the East and Northeast Siberian Mountains were studied much later and less intensively than those of the West. New information for the region only appeared in the 1970–80s with the next stage of scientific development and economic activity in Siberia.

Then, together with detailed evaluation of geological material, numerous data were collected during geocryological mapping and a general survey of glaciers, icings and ground ice at the area of all over Siberia. Eventually, towards the beginning of the 1990s this research included all the formerly neglected regions [15, 16, 22, 24, 25, 32, 34]. All these data have demonstrated that the old palaeoglaciological schemes have to be corrected, as the new data obtained at the present-day glacial and cryogenic objects should be taken into the consideration. Evidently, the Quaternary events in the Siberian Mountains did not coincide with their Alpine and other European equivalents, and some of the landforms and sediments previously considered to be of glacial origin were found to have been formed by non-glacial processes.

Overall, the development of glaciation in Western Eurasia (the Alpine scheme) was found to be differed fundamentally from that of the mountainous regions of Siberia [14, 32, 34, 35]. An important point is that the glaciological and

geocryological investigations throughout Siberia [22, 24] have demonstrated that high moisture availability, and in turn, high snow accumulation volumes, which are usually associated with the development of glaciers, are not required for the formation of cryogenic ice. On the contrary, a continental climate promotes the freezing of rocks and prevents the development of glaciers. Both processes have occurred in the Siberian Mountains, against a background where the atmospheric circulation throughout the entire Quaternary acted according to the same principle [15–17]. Unfortunately, the original lack of exchange between glacier and permafrost research resulted in some major disagreement.

Some investigators, who promoted the view that cryogenic ice prevailed in Siberia during the Quaternary, underestimated the role of glaciers (e.g. [23, 29]). Whereas others (e.g. [4, 5]), did not consider thoroughly the permafrost and postulated giant ice sheets covering most of Siberia. After having studied both modern and ancient glaciation, as well as permafrost, along the entirely mountain belt surrounding Siberia for many years, the present author would not agree with such extreme points of view. Glaciation must be seen as a development of different glacial and cryogenic ice agents, which can shape the valley morphology either individually, in turn, or in combination [15–17, 32–33]. In order to reconstruct and assess the events across the region during the Quaternary, the study of former glaciation must include the interaction of both the geocryological and glacial processes through time. The present author wants to emphasize that in the case of ignoring such an approach, researchers lose much of important information, and it leads to distortion of the true picture of glaciation.

Materials and methods of research

In respect to the Siberian mountain areas, standard methods of studying modern glaciers and reconstructing the extent of former glaciation from landforms and deposits are not always applicable. The reason is the interdependency of permafrost processes and formation of glaciers that intimately interacted in Siberia throughout the Pleistocene. To unravel the situation the present author has successfully applied a system approach by studying interaction of permafrost and glacial processes completely in the frames a cryogenic-glacial system (CGS). Glaciers in the Siberian Mountains are important, but they are not the only members of the CGS. The latter can include different forms of ice that may be regarded as ‘glacial phenomena’ in a broad sense [8, 46]. Some non-glacier agents of the permafrost genesis can become very active. Icings, for example (fig. 2), are not so infrequently comparable with glaciers both in volume of ice and in the volume of geological work they can achieve, although the processes involved are different. The original glacial landforms and deposits can be significantly modified by these processes. Thus the ice bodies consisting of the CGS should be considered as with respect to the water-equivalent mass, also with regard to the cold storage concentrated in those bodies [14–17, 32, 33]

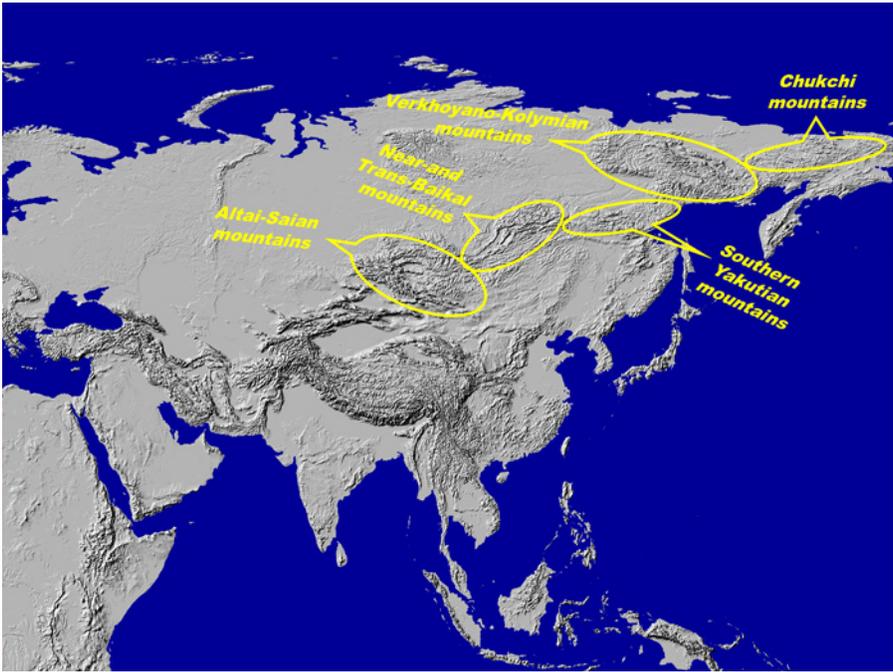


Fig. 1. Relief map of Asia and mountain formations spanning Siberia



Fig. 2. Icing reworking the Pleistocene trough in the valley of Adicha River, Eastern Yakutia

In order to use a system approach [1, 13], the main units of the CGS and their modes of geological work have to be first defined. Environmental diversity in the Siberian Mountains ranges from rather humid to extremely continental, and from relatively warm to extremely cold conditions (the coldest point in the Northern Hemisphere is situated in North-eastern Siberia). Most types of the CGS may thus theoretically occur in the Siberian Mountains. The principal characteristic of the CGS (see below) in this case becomes their cold storage capacity. Five main types of the CGS can be distinguished, based on differences in their temperature regime.

The main indicators of glacial environments used herein are as follows: (a) the temperature regime of glaciers and the surrounding rocks, and (b) the appearance or disappearance of icings and ground-ice phenomena in the non-glaciated areas. Glaciers, icings and ground ice control the geological work of the CGS. These phenomena also clearly show, by their appearance or disappearance, the conditions of their development. Therefore each of them, and especially their peculiar combination, can serve as good indicators of glacial environments. It is very important to take in account such a situation because all glaciers in Siberia are in the permafrost area at present, and more so that they were under conditions of deep freezing during the Pleistocene cooling.

Background of permafrost development and glaciation in Siberia

If to look again at the relief map (fig. 1), the high mountainous belt surrounding Siberia in the south and east consists of numerous ranges characterized by many similar features. The ranges reach from the Altai through Trans-Baikal area to the Chukchi Peninsula. The highest mountains are found in the southwestern part of the belt, in the Altai, where many ranges exceed 3000 m above sea level, and a few peaks even above 4000 m (the highest point, Mount Belukha in the Katunskiy range, reaches 4506 m). In the Sayan Ranges many mountains reach 3000–3300 m, and the highest peaks of Transbaikalia are close to 3000 m. In Northeast Siberia the highest point (Mount Pobeda, Cherskiy Range) reaches a height of 3003 m. On the Chukchi Peninsula the mountains are lower; they are close to the 2000 m level (lower boundary of ‘high mountains’), though do not exceed it. All in all, the Siberian Mountains are characterized by a certain morphological uniformity.

Being situated in a relatively homogeneous climate and environment, most of them underwent a single complex of exogenous processes. At present, most of the mountain belt is under the influence of the Siberian Anticyclone, and the main feature of this area is a continental environment with low temperatures. Due to the westerly winds, precipitation can reach the inland regions of Siberia only from the Atlantic and West Arctic, warmed by the Gulf Stream. Monsoons from the Indian Ocean are blocked by the ranges of Hindu Kush and Himalayas, whereas moisture from the Pacific cannot penetrate deep into the inland regions; it meets ‘Circumpolar Aerial Transfer’ resistance from the west and has been

blocked up by the Gobi Desert as well. So, in Siberia the Pacific only affects the coastal zone of the Russian Far East and very narrow shore stripe along the Northeast Siberian terrain. As a result, trend of cryoaridization ('gradual increase in climatic continentality at a background of lowering air temperature') has been appeared along the described mountain belt (fig. 3).

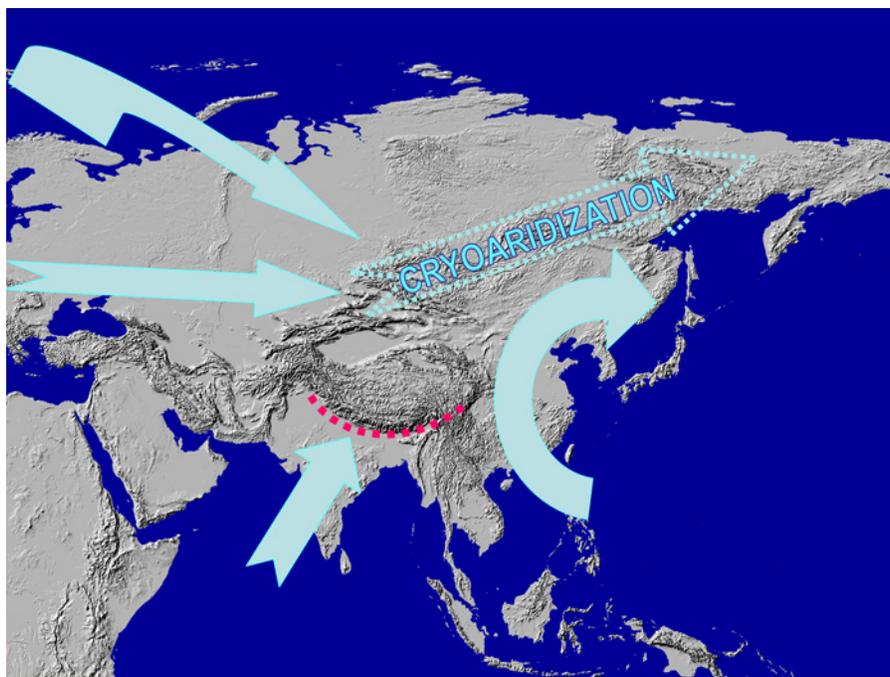


Fig. 3. Moisture-bearing air flows and cryoaridization trend along the Siberian Mountains

The evidences (fig. 4) showing distribution of polygonal ice wedges in Asia (their presence clearly demonstrates very cold continental climatic conditions) confirms this fact, because these wedges appear only under conditions when permafrost temperature has been lowered up to some -3°C [19]. Against this background, parts of the mountain belt are differentiated by a gradual change in temperatures and by differences in the distribution of precipitation. The southwestern part of the belt is still accessible for rather humid air masses and receives relatively abundant moisture. The reason is that under the present, interglacial conditions the warm Gulf Stream reaches the coast of Northwestern Siberia and influences the climate of the entire West Siberia. Cyclones formed under the influence of the Gulf Stream pass over the West Siberian Lowland and reach the western and northern slopes of the Altai-Sayan mountain system. As a result, the ranges of the West Altai receive about 2000 mm of annual precipitation; about 1000 mm/a are typical for the Northeast Altai and West Sayan ranges, and even the northwestern part of the East Sayan Ranges. Further to the east, and also

to the inland part of the Altai-Sayan terrain, the humid air masses are exhausted, and precipitation decreases sharply, to only a few hundreds of mm/a. In those parts of the belt that cover thousands of square kilometers, the annual precipitation is in the order of 250–400 mm/a in the foothills, only increasing to some 500–700 mm/a in the high mountainous zone. In the intermountain depressions, precipitation can even decrease to 100–200 mm/a. The average annual air temperatures along the belt are everywhere below zero; they drop from -3 to -5°C (in the southwestern part of the belt) to -15 to -17°C (in the north-eastern part of the belt). As a consequence, permafrost phenomena occur everywhere and appear as permafrost with the temperature significantly higher than that of the ice wedge formation in the southwest of the belt, and, towards the northeast, the permafrost gets more severe, including very low temperature frozen rocks. Only a narrow zone in the relatively moist West Altai is characterized by sporadic permafrost, whereas most of the Altai mountain terrain is characterized by discontinuous permafrost that grades into continuous permafrost on the north coast of Lake Baikal.

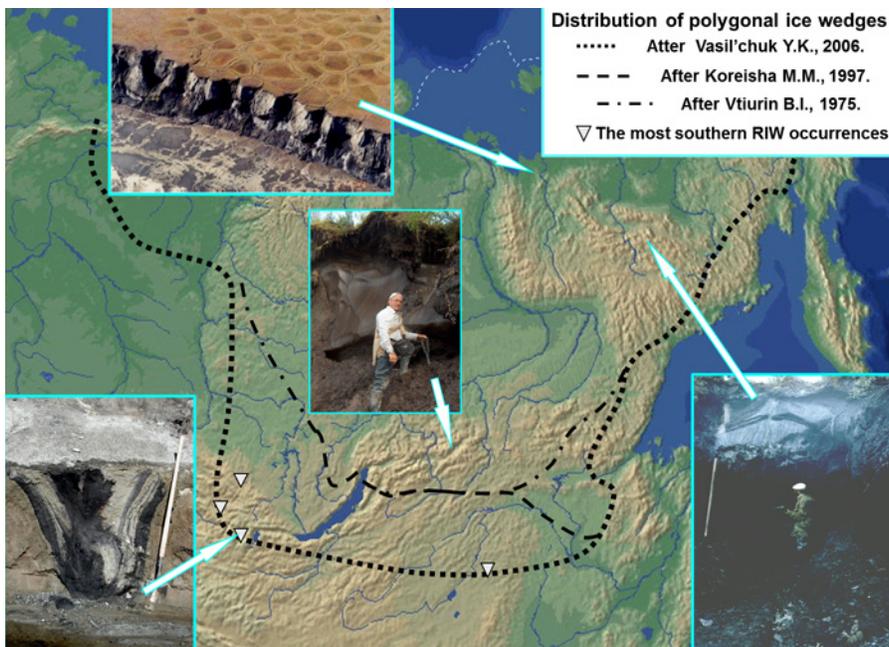


Fig. 4. Distribution of the polygonal ice wedges is shown as generalized after different authors with the added of the present author

Cryogenic ice along the belt ranges from small seasonal forms in the Altai to large, long-lived, perennial bodies within the mountainous terrain of Northeastern Siberia [3, 19, 21–33].

Investigators usually assess the annual temperature difference between the Pleistocene cold and warm stages as some 8 – 12°C [2, 7, 8]. Together with other

climatic parameters this means that the magnitude of the present-day climatic differences found along the mountain belt surrounding Siberia in the east and south is similar to the variations that occurred during the Pleistocene as a result of the cold/warm periodicity.

In such a situation, significant modern glaciation exists in the opposite ends of the belt, supported either by low temperature (the northeast), or by abundant precipitation (the southwest). In the coldest regions of Northeastern Siberia, the longest glaciers, which flow down from the mountains from a height of about 3000 m a.s.l., reach 10 km in length whereas the total glaciation in this region occupies an area of about 380 km². Under similar climatic conditions on the Chukchi Peninsula, but with mountains of the lesser height, there are only a few small glaciers. In the middle of the belt, the adverse environment only allowed the development of very few small glaciers. They occupied an overall area of about 20 km² in Transbaikalia, although many ranges there include peaks of 2000 to 3000 m. An area of about 30 km² is covered by modern glaciers in the Sayan Ranges, although some of the mountains in these ranges reach beyond 3000 m. The most extensive modern glaciation is restricted to the highest and most humid Altai Ranges; where the glaciers reach more than 10 km in length and altogether cover an area of more than 900 km². The ablation periods of the modern glaciers are very short; ranging from 75 to 120 days within the Altai mountain terrain, and decreasing to 50–60 days at the glaciers of Northeastern Siberia, and the long periods without any runoff are characteristic of the entire Siberian Mountains [24].

Glaciation as development of cryogenic-glacial systems and its specificity in Siberia

General positions

Combined development of glaciers and permafrost requires designing the special approaches to studying those phenomena. In order to understand both the underlying processes of the CGS and their difference in geological work in the Siberian Mountains, the principles of how a CGS functions must be considered. As any geological system, each CGS requires energy, initial material and information. They are used by the CGS to undertake geological work and heat-mass exchange with the environment. The results of activity of the CGS are seen as (a) landforms and deposits produced by the CGS, and (b) transformed material of the CGS with its remaining energy, and (c) new information. First of all input information for the CGS must be estimated. Like in any system [1, 13], it represents the totality of laws that control the development of the systems, whereas the information carriers (the material of the CGS, reworked rocks and landforms) eventually demonstrate characteristics which show the degree to which these laws have been applied.

The material of the CGS is its specific bedrock – ice, which composes its main elements, the ice agents, and can be transformed from the solid into the

liquid state and back and also can absorb a certain quantity of other rocks. The geological effect of the CGS depends on the quantity and turnover of its material, which is controlled by its energy resources. If a CGS has been represents only a glacier, its energy is usually estimated through the kinetic component consisting of the potential energy of the ice mass. However, in the case of the Siberian environments, for the geological work the CGS can also use the transitions of the materials from solid bedrock (ice) into the melt (water) and back. In other words, in the case of the Siberian CGS not only the kinetic energy of the ice agents, but also their thermodynamic energy must be taken into account.

The latter is very important for understanding the specific glaciations in the Siberian Mountains. For example, if glaciers are morphologically similar, but energetically differ from one another, they will carry out different geological work. On the other hand, with icings, no motion of these ice agents can be observed, although they can achieve intensive geological work. Weathering is sharply increased within ‘icing glades’ (vegetation clearings formed along icings and covered by specific “icing alluvium”), and streams are deflected by icings. The result is a specific planation effect that causes widening the icing glades and filling of the valleys with particular deposits [25, 32, 33]. What is important, the trough after icing reworking looks much differently and it has to be taken in account in the case of carrying out palaeogeographical reconstructions (fig. 5).

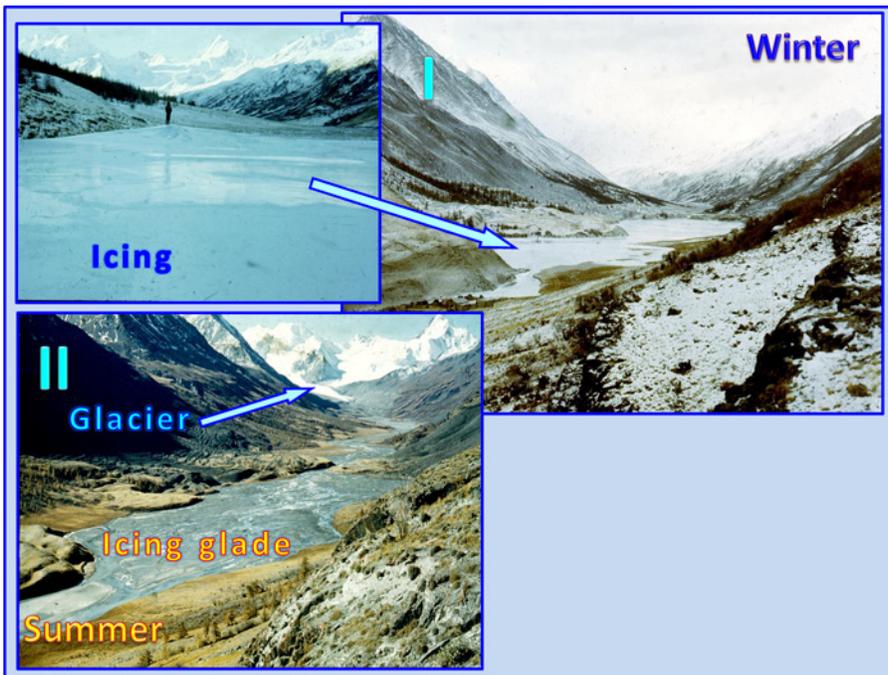


Fig. 5. A glade (II) left by a recent icing (I) in the Pleistocene trough in the valley of Taldura River, Central Altai

It should be noted that the development of any Siberian CGS follows certain common patterns. In order to form the CGS, its initial material (moisture) must first be evaporated from the ocean where the water vapour receives terrestrial and solar heat and, after that, is moved to the Siberian inland via atmospheric circulation. Due to the Circumpolar Aerial Transfer, moisture, in order to reach the Siberian interior, can be taken only either from the Atlantic, or from the Western Arctic, warmed by the Gulf Stream. Little moisture can ever reach most areas of the Siberian Mountains. Consequently, moisture supply must have sharply decreased during the Pleistocene cold stages, when the Gulf Stream did not operate, and, in addition, ice sheets in Northwestern Eurasia intercepted the remaining moisture. This mechanism caused a continental climatic environment to develop in the Siberian Mountains throughout the Quaternary. Therefore, the limited volume of moisture that reached the Siberian interior regions may be notwithstanding minor variations, conditionally considered as a constant; or, in other words, as insignificant. Another constant characterizing the CGS is the altitude of the Siberian Mountains, which has not changed principally during the Pleistocene. Thus, if the different Siberian CGS are considered as being equal in volume to their substance, the regime of the CGS, as well as their role in geological work, are mainly determined by their internal energy.

This means the state of the Siberian CGS is mainly determined by cold storage acquired firstly from the atmosphere and, secondly, by the additional quantity of cold storage resulting from freezing of the substrate (when the CGS are within the permafrost zone). It is generally considered in geographical-geological studies that the greater cold storage in any geosystem, the lesser is the energy and its effect of exogenous processes. Above all, this is because of a habitual approach to estimate activity of exogenous agents from the point of view of their kinetic energy, when there is very restricted surface drainage for most of the year. However, in the Siberian Mountains, under the limited precipitation over most of the area, annual runoff volume per unit area is small anyway. In contrast, significant cold storage, in spite of the overall low energy resources of the CGS, results in active erosion/accumulation processes yielded by the different ice agents. In fact, investigations by Serebryanny et al. [28] have demonstrated that greater geological work is carried out by frozen cold-base glaciers that are slowly moving, than by warm glaciers that move more rapidly. Anyway it concerns mountain-valley glaciers.

Principals of organization and types of the cryogenic-glacial systems

When observed as a whole, the Pleistocene environments in the Siberian Mountains have been distinguished in that the dominant members of the CGS during the cooling were the glaciers which increased then significantly. They were mainly valley glaciers, and became reticular forms during their maximal advance in the Late Pleistocene when they reached inter- and sub-mountain depressions and lowlands and formed large piedmont ice fields. Even then the glaciers were

still connected with valleys and acted as members of the mountain valley CGS. At times, the glaciers dominated and filled all the valleys, with other elements of the CGS playing only a subordinate role.

At other times, the glaciers retreated and the non-glacial elements took over, actively reworking landforms and rocks left by the glaciers. In the latter case the glaciers are considered as the dominant in providing the environments in which the other elements of the CGS developed. Icings are the most active subdominants of the CGS in the Siberian Mountains. They took advantage of (a) the great cold storage accumulated by the CGS, and (b) climatic continentality, and (c) environments produced by the glaciers. Icings can be located directly on glaciers, abutted against glaciers or located at some distance from glaciers [31]. The glaciers and icings in such a situation are closely related via processes of their heat-mass exchange. Icings are not ice streams, but they act by growth and decay and through their melt water, and also through weathering. Firstly, intensive summer weathering occurs at the contact of icings and rocks. Secondly, there is a winter 'heat impact' of water forming the icings when it spreads through the frozen rocks of the icing glade – an effect comparable to boiling water being poured on bedrock in summer. Thirdly, the icing body acts as a dam forcing streams towards the banks, enhancing erosion. As a result, lateral erosion prevails. Fourthly, a talik (thawed rock) develops under the icing, which acts as a thermal insulator, and numerous small streams running under the icing will rework the valley specifically. Fifthly, due to the migration of streams forming under the icing, icings can move over the valley. As a result, wide, level icing glades are formed in the course of time, changing the former trough morphology (fig. 5).

It is along this pathway that in spite of low snow accumulation in most of the Siberian Mountains, redistribution of snow under the influence of wind sometimes causes formation of large snow-banks within the valleys. As members of the CGS, the snow-banks are of only local importance. Their erosion/accumulation activity is restricted to an increase of weathering along the snow-rock contact and washing-out of weathered debris from the snow-bank bed.

This process can yield pseudo-icing and pseudo-glacier landforms that must be taken into consideration, especially in regions that were not subjected to any Pleistocene glaciation. For example, at present, large wind-formed snow-banks often occur in the Chuckchi Peninsula at altitudes significantly lower than the climatic snow line and even the moraines of the maximal glacier advance, though annual precipitation in the region is only about 300 mm. This impresses at a background of low-temperature permafrost.

In respect to underground ice it should be noted that as an element of the CGS it has been also of subordinate significance. Its geological work is to turn unconsolidated rocks into a consolidated mass, to participate in cryogenic weathering, and to develop some forms of micro relief. The main significance of underground ice is redistribution of the material of the CGS and indicating the state of the CGS. According to Vtyurin [21], the total mass of underground ice in Siberia exceeds

that of any other kinds of ice. Consequently, the presence or absence of certain types of underground ice is a clear indicator of the current state of the CGS.

On the whole, the revealed structure of CGS in the Siberian Mountains provides to distinguish a few types of such systems which characterize modern environments and equivalent environments in past. The different types of CGS are distinguished by their temperature regime. The same principles underlie many classifications of glaciers and permafrost. Although limited temperature data are available for the Siberian Mountains, they are able to provide well-distinguished features of the CGS. Besides, there is another way to establish the character of the CGS in such a situation: to use certain ice agents as indicators. These agents must be the most stable, and traces of their activity also have to be well expressed in landforms and sediments.

In the Siberian Mountains it is possible to follow the succession of the CGS, from one type to the other, by appearance (or disappearance) of different types of icings and ground ice (first of all – ice wedges) in front of the modern glaciers and along the Pleistocene troughs. Since all glaciers in Siberia are in the permafrost area and frozen rocks undelay them, we named all the systems as ‘cold CGS’. However, taking in account that some of them are in the area of polygonal-ice wedges, whereas the others are outside of that (fig. 4), two subtypes – ‘cold’ and ‘moderately cold’ are also distinguished. As to the CGS which form under mild climatic conditions with abundant snow alimentation and not so low air temperature, they do not occur in Siberia; they appear in Caucasus and to the west of it – we name them as ‘warm CGS’. In order to understand the difference, the first unit to be considered is the so-called ‘warm CGS’ which occur at the area with temperate climate characterized by some oceanic features. Glaciers included in this type of CGS are in an isometric temperature state close to 0°C when ice formation proceeds mainly in the warm firn zone; they dominate both in volumes of ice and in volume of geological work. As this CGS can accumulate little cold storage, the other elements are weakly expressed. The glaciers owe their existence to a high volume of snow precipitation. Snow accumulates cold storage in the free atmosphere and communicates it to the developed glaciers. Runoff from such glaciers occurs all the year round because they lie on an unfrozen base; the rocks in front of the glaciers freeze seasonally only. In Asia, at present this type of the CGS is well presented in Caucasus where periglacial zone has been characterized by luxuriant vegetation represented by wood of deciduous trees and lush grassland which can ascend almost to the glaciers (fig. 6-I). However the very elevated peaks are partly able to gain into the permafrost area [Мих] even in this case (fig. 6-II). The development of this type of CGS is impossible in the Siberian Mountains, because cryoarid environments prevailed there.

In the West Altai which is the most humid and warm part of the Siberian Mountains, all glaciers lay, nevertheless, on the frozen rock and temperature of their bodies is significantly below 0°C. It has been established [Aiz] by drilling the glaciers on the slopes of Mt. Belukha (4506 m).

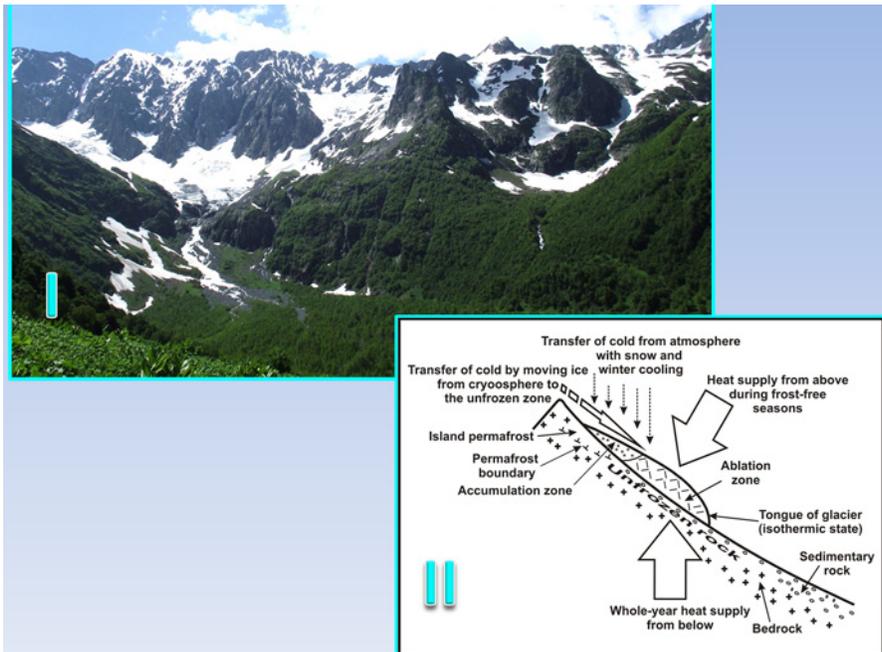


Fig. 6. The Kholodny Glacier in the Western Caucasus (I) and a scheme of the warm CGS development

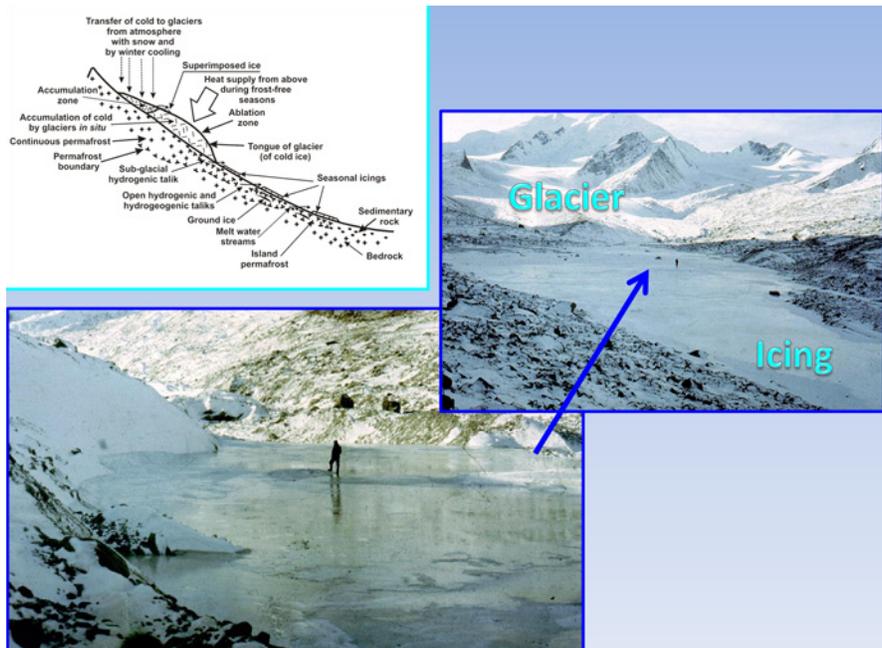


Fig. 7. A scheme of the moderately cold CGS development and its equivalent in the area of Large Taldurinskiy Glacier, Central Altai

Taking in account that glaciers of Altai Mountains are outside of the area of polygonal ice wedge distribution (fig. 4), and in front of the glaciers continuous permafrost can be changed into island discontinuous permafrost, the sub-type of the CGS which occurs at that area has been named as the 'moderately cold CGS' (fig. 7). In this case the glaciers are significantly colder than those of the first unit, and their bodies represent a massif of cold ice (with temperature below 0°C).

Cold firn, and firn-ice, and ice zone characterizes ice formation at the glaciers in such a case by dint of development of super-imposed ice. Winter runoff is then absent, and part of the autumn runoff is intercepted by annually forming icings which can possess large-size bodies. The icings actively rework the primary glacial relief, but only in spring and summer because they are still seasonal phenomena; they are able to occupy areas up to 10 km² (and even more) where they cut forms of glacial micro relief, widen the valleys and change the composition of sediments [31, 33]. At present the CGS of this type are widespread in the Altai Mountains. When very cryoarid conditions prevailed during the Pleistocene cold stages, this type of CGS disappeared in Siberia and the merely 'cold CGS' take their place. Relict icing glades in front of the former glaciers confirm this fact.

So, the next unit is the 'cold CGS' which prevail at the area with continental severe climate. The glaciers in this case include masses of cold ice frozen significantly (sometimes more than ten degrees below 0°C), caused by downward freezing. Today this type of CGS is widespread from the right-bank upper reaches of the Yenissei River to the Chukchi Peninsula. They differ only in the degree of cold storage capacity; southern and northern parts of the area of the cold CGS distribution may be then distinguished. On the whole, in this type of CGS the glaciers and ground around are deeply frozen. In summer the surface of the glaciers is not infrequently without snow cover. Ice formation proceeds at the glaciers in such a situation due to the well-developed ice zone. As other main indicators of this type of the CGS, large perennial icings and repeatedly ice wedges have been appeared demonstrating freezing of rock at a temperature of as low as some -3°C (fig. 8).

A scheme of the cold CGS development, when glaciers and cryogenic ice agents found in front of the modern glaciers, as well as along the troughs of the Pleistocene glaciers, are caused by continuous low-temperature permafrost, has been presented on fig. 9-I. Runoff from the glaciers, which lie on the very frozen bed, is restricted to the warm season and a significant part of this water is intercepted by near-glacier icings (fig. 9-II), whereas different generations of polygonal ice wedges are revealed at the area around glaciers (fig. 9-III). Reworking the sediments and landforms by icings in the Pleistocene troughs is very intensive in such a situation: major glacial and fluvio-glacial landforms (including lateral and terminal moraines, high terraces etc.) have been become very clearly expressed as most of the small-scale landforms have been removed by icing erosion. At present, the first perennial icings and repeatedly ice wedges appear in the Siberian Mountains within the right-hand upper reaches of the Yenissei River, in the East Sayan Ranges, Northern Mongolia included.

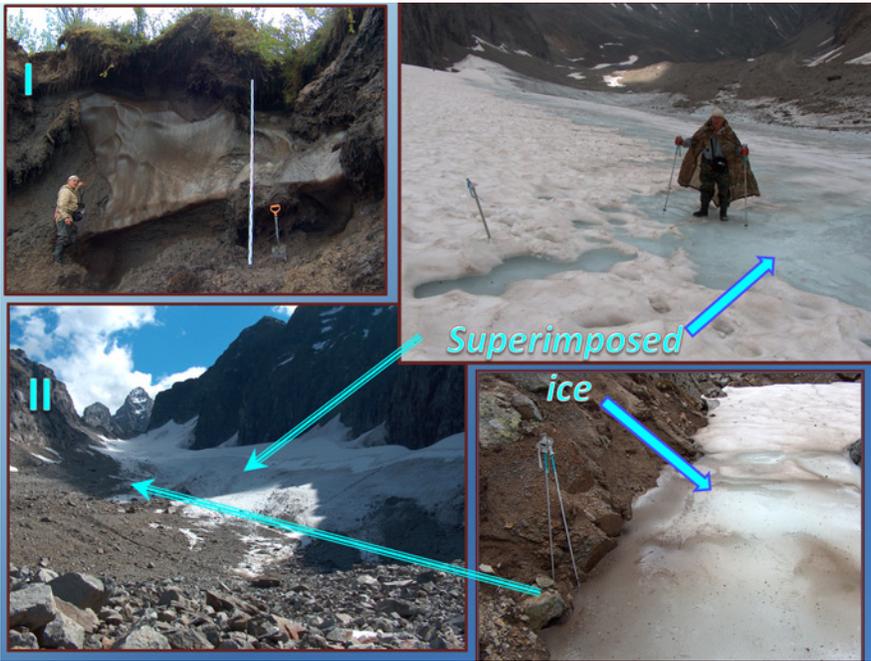


Fig. 8. Azarova's Glacier in the Kodar Range (II) and polygonal ice wedges around, Trans-Baikal region

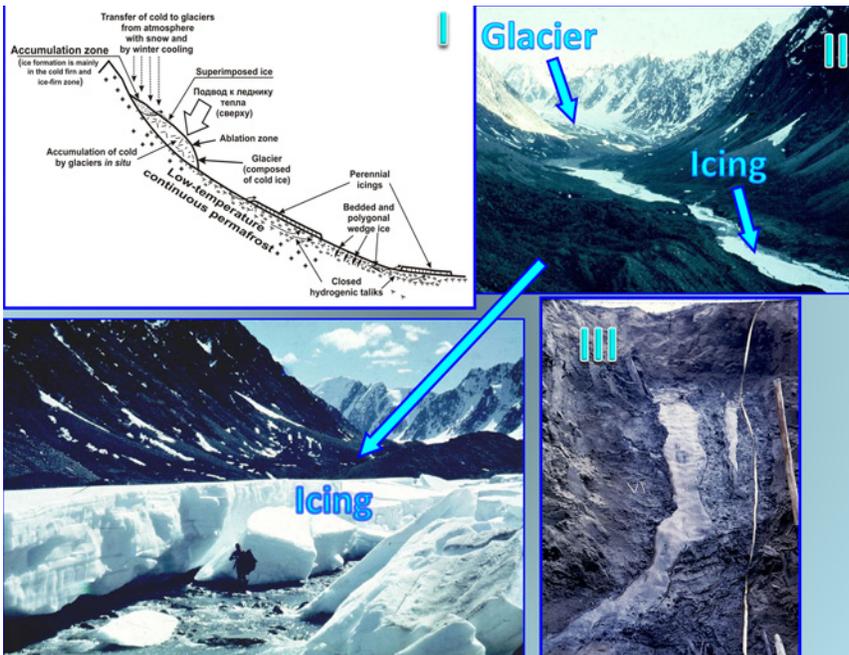


Fig. 9. A scheme of the cold CGS development (I) and its equivalent in the area of Obruchev's Glacier (II) and different generation of polygonal ice wedges (III) around, Eastern Yakutia

These ice phenomena trace from here along some 50°N to the Middle Amur River (North-east China) and further in northeastward direction. At the map of distribution of the polygonal ice wedges (fig. 4) a large southward projection has been formed then [6, 19], where these ice agents reflect low snow accumulation and deeply frozen bedrock [31,33].

Shallow segregation ice beds not infrequently characterize this area even in its southern part (fig. 10). In spite of that such environments belong to the enough southern area, in latitude about 50°N, the cold CGS characterize their features evidently. The modern glaciers occur at this area, but they are little in this part of Siberia, because the cold storage in their bodies is still not so great. The glaciers lie at the slopes of the mountains that can be enough high reaching a height of some 3000–3500 m; they are not covered, usually, by snow in summer and exist due to their alimentation by superimposed ice. Different icings occur around them in the valleys. It should be emphasized that at present the cold CGS appear already in so low latitudes and cover most of the Siberian Mountain terrain.



Fig. 10. Segregation ice formed in the bottom of the Darhad intermountain depression, Northern Mongolia

From the same CGS in the northern part of their area, the southern cold CGS differ only in the degree of cold storage capacity and by the lesser size of the ice bodies. What is interesting, the left-bank upper reaches of the Yenisei River are characterized today by the moderately cold CGS, whereas the relict Late Pleis-

tocene landforms left by the CGS of the merely cold type (former icing glades, ice-wedge pseudo-morphs) occur in the periglacial zone of the former glaciers therein, in the inner parts of the West Sayan Ranges (fig. 11), and the analogous ice-wedge pseudo-morphs are revealed even in the Gobi Desert [9]. However they disappear in the Altai Mountains, i.e. this area was relatively less cold even during the Pleistocene cooling.

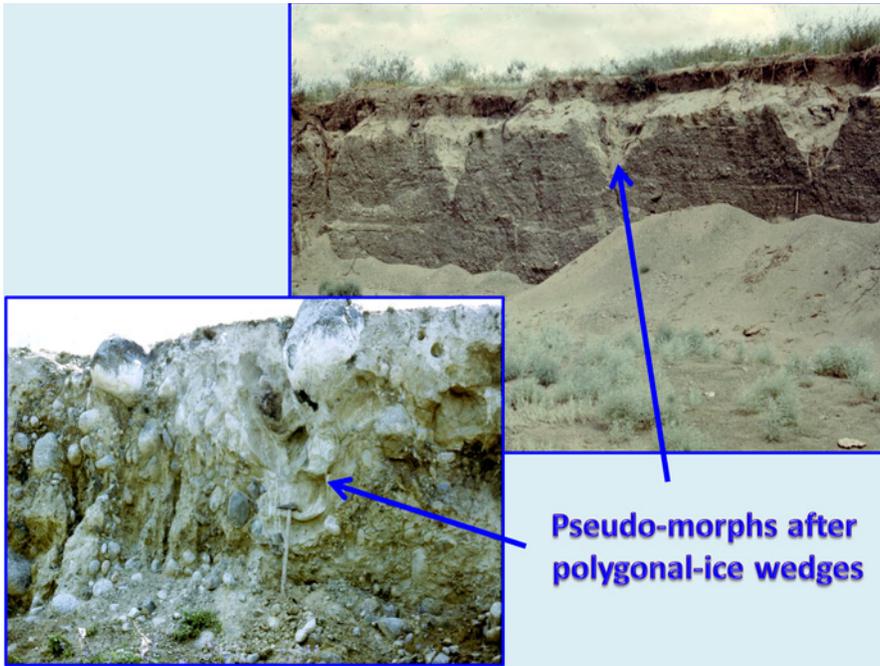


Fig. 11. Pseudo-morphs formed after polygonal ice wedges in the body of the Late Pleistocene basal moraine and fluvial-glacial alluvium in the left-bank upper reaches of Yenissei River

Since the difference between the southern and northern part of the area of the cold CGS distribution will be in the degree of thawing bedrock and in ice ablation, there are a few tens of small glaciers in Trans-Baikal region, restricted to mountains of about 3000 m a.s.l., whereas glaciers on the slopes of comparable mountains in Northeastern Siberia have developed dendritic forms and reach 10 km in length. Permafrost in Northeastern Siberia is frozen to -10°C and below, and icings formed along the Late Pleistocene troughs therein Siberia may occupy many tens of km^2 (fig. 2).

It should be borne in mind that the different types of the CGS during the Pleistocene changed the distribution of ice volume in different parts of the Siberian Mountains. Today the Altai Ranges support the largest glaciers, surrounded by not so large icings; however, during the Late Pleistocene these glaciers advanced

and reached 70 km in length and surrounded by great icings. In Northeast Siberia, the present-day glaciers are less extensive than in the Altai, but they are surrounded today by giant icings; the largest of which occupy areas up to 100 km². During the Late Pleistocene, the Northeastern Siberian glaciers were twice as long as those in the Altai, although they were initiated from mountains about 1000 m lower than the Altai ranges. The greater cold storage of the CGS in the Siberian Mountains provided the maximum volume of glaciation then. The same features concern the Kamchatka Peninsula, which is a special region neighboring to Siberia. It has very peculiar environments due to surrounding by the seas of the Pacific. At present the CGS there resemble the situation in the better warmed and moistened part of the Siberian Mountains – West Altai because the peninsula projects out into the sea and receives abundant precipitation, like most of the Russian Far East. However during the Pleistocene cold stages, the shelf sea between the peninsula and the continent was frozen, and the peninsula became a part of the giant frozen continent. As a result, although the highest point of Kamchatka (Mt. Klyuchevskaya) reaches an altitude of 4750 m, Late Pleistocene glaciers on the peninsula reached only a few tens of kilometers in length, very similar again to the situation in the Altai Ranges.

Such features add details to the complete picture of glaciation. More so that this picture allow us to analyze productively the modern situation and obtain a reliable base for ecological prognostics (fig. 12).

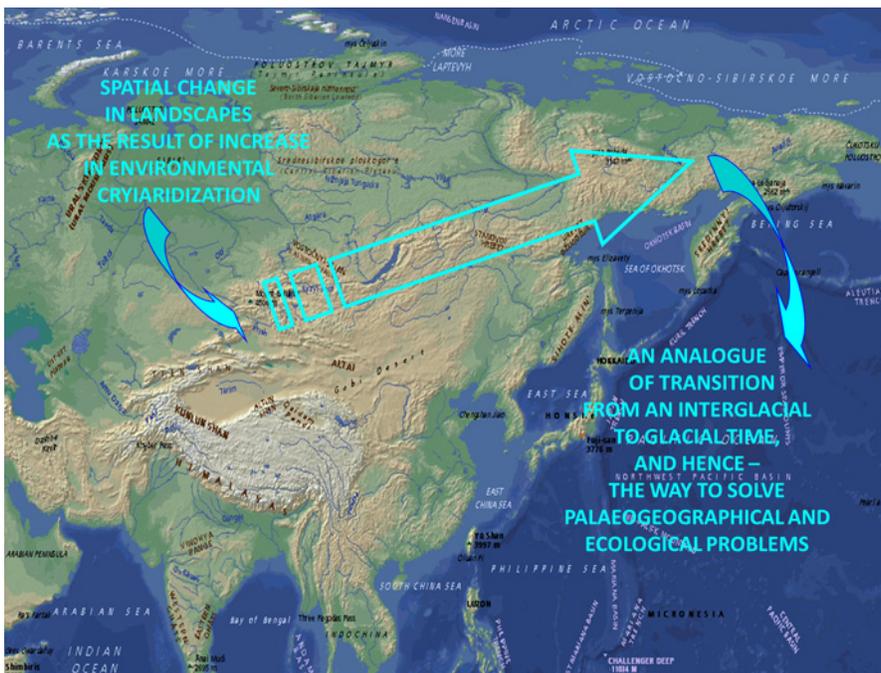


Fig. 12. A way to fulfill the task of ecological prognostics on the base of studying the spatial changes on landscapes and CGS along the Siberian Mountains

Conclusions

The present-day climatic differences found along the mountain belt surrounding Siberia in the east and south is similar in magnitude to the variations that occurred during the Pleistocene cold stages. The reason is that the general circulation pattern of the atmosphere did not radically change during the Quaternary. It was the lowering of temperatures that mainly controlled the development of environment yielding glaciation. The latter represented the close interaction of glaciers, icings and underground ice, the totality of which clearly reflected the environmental changes. The relation of the different ice agents is a reliable indicator for the state of the glaciation. It demonstrates that the Quaternary glaciers in the Siberian Mountains did not reach the final form of their development, the ice sheet. Instead, they had been mainly confined within their troughs, and only during the maximal advance did the glaciers reach the piedmont areas and form ice fields at the foot of the mountains.

It should be emphasized that in the Siberian Mountains the CGS of the cold types prevail at present and certainly they dominated during the Pleistocene cold stages. Therefore most of the ice agents, which can be observed in the Siberian Mountains today in frames of specific cryogenic-glacial systems, were much more frozen during the Pleistocene cold stages. As a result, glacial sediments and landforms underwent significant reworking by other elements of the CGS, among which icings were the most active. Hence, comparison with Alpine types of glaciation requires special adaptations for the Siberian Mountains, because of they are yielding by very different environments. Anyway the researchers, who study the modern and ancient glaciation, as well as the landforms and sediments formed by ice agents, must take into account the specificity in the development of the CGS under continental climatic conditions of Siberia, where close interaction between glacial and cryogenic ice phenomena is not only an exotic peculiarity of this area. This is the characteristic feature in development of glaciation.

So, it should be ever considered that the glaciers and the other ice bodies around are not only a repository of water-equivalent mass but also a repository of cold storage that controls the behavior of the complete CGS. To make an objective evaluation of any glacial events is impossible if to ignore such a feature. This has an important bearing on the scenario which has been assumed as a basis for ecological prognostics.

References

1. *Christopherson R.W.* Elemental geosystems. Stuttgart, Prentice Hall, Gustav Fischer Inc., 1998. 534 p.
2. *Frenzel B., Pecsli M., Velichko A.A.* Atlas of palaeoclimates and palaeoenvironments of the northern hemisphere: late Pleistocene – Holocene. Stuttgart, Gustav Fischer Inc., 1992. 146 p.
3. *Fukui K., Fujii Y., Mikhailov N., Ostanin O., Iwahana G.* The lower limit of mountain permafrost in the Russian Altai Mountains // *Permafrost and Periglacial Processes*. 2007. № 18, is. 2. P. 129–136.

4. Grosswald M.G. Weichselian ice sheets in Arctic and Pacific Siberia // Quaternary International. 1998. Vol. 45/46. P. 3–18.
5. Grosswald M.G., Hughes T. The Russian component of an Arctic Ice Sheet during the Last Glacial Maximum // Quaternary Science Reviews. 2002. Vol. 21. P. 121–146.
6. Jin H., Shuhun Li, Guodong C. et al. Permafrost and climatic change in China // Global and Planetary Change. 2000. Vol. 26. P. 387–404.
7. Kutzbach J., Gallimore R., Harrison S. et al. Climate and biome simulations for the past 21,000 years // Quaternary Science Reviews. 1998. Vol. 17, № 6/7. P. 473–506.
8. Lindsrom D.R. The Eurasian sheet formation and collapse resulting from natural atmospheric CO₂ concentration // Paleoceanography. 1990. Vol. 5, № 2. P. 207–227.
9. Owen L.A., Richards B., Rhodes E.J. et al. Relic permafrost structures in the Gobi of Mongolia: age and significance // Journal of Quaternary Science. 1998. Vol. 13. P. 539–547.
10. Problematic Ice Sheets // Quaternary International. 1998. Vol. 45/46 (1). 142 p.
11. Quaternary Glaciations – Extent and Chronology: A closer look // eds. by J. Ehlers, P.L. Gibbard, P.D. Hughes. Pt. I. Europe. 2004, 476 p.; Pt. II. North America, 2004, 440 p.; Pt. III: South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica. Amsterdam : Elsevier, 2004. 380 p.
12. Quaternary of Northern Eurasia: Late Pleistocene and Holocene Landscapes, Stratigraphy and Environments // Quaternary International. 1997. Vol. 41/42, № 1. 191 p.
13. Shannon C.E., Weaver W. The Mathematical theory of communication. Urbana, IL : University of Illinois Press, 1999. 627 p.
14. Sheinkman V.S. Testing the S_s technique of TL dating on the Dead Sea sections, its use in the Altai Mountains and palaeogeographic interpretation of results // Archeology and Ethnography. 2002. Vol. 2, № 10. P. 22–37.
15. Sheinkman V.S. Quaternary Glaciations – Extent and chronology. Chapter: Glaciation in the High Mountains of Siberia. INQUA. Amsterdam : Elsevier, 2011. P. 883–907.
16. Sheinkman V.S. Quaternary Glaciation in the High Mountains of Central and North-east Asia // Quaternary Glaciations – Extent and Chronology, Part III: South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica. Elsevier, 2004. P. 325–335.
17. Sheinkman V.S., Barashkova N.K. The Pleistocene Glaciation of the Siberian Mountains and atmospheric circulation // Glaciers-Ocean-Atmosphere interaction // IAHS Publication. 1991. № 208. P. 415–423.
18. Siegert M.J. Ice Sheets and Late Quaternary Environmental Change. Wiley, 2001, 248 p.
19. Васильчук Ю.К. Южный предел ареала повторно-жильных льдов в Евразии // Криосфера Земли. 2004. Т. 8, № 3. С. 34–51.
20. Воейков А.И. Климатические условия ледниковых явлений, настоящих и прошедших // Записки Минералогического Общества. 1881. Сер. 2, ч. 16. С. 21–90.
21. Втюрин Б.И. Подземные льды СССР. М. : Наука, 1975. 214 с.
22. Геокриология СССР. М. : Недра. Европейская территория СССР. 1988. 358 с.; Западная Сибирь. 1989. 454 с.; Средняя Сибирь. 1989. 414 с.; Восточная Сибирь и Дальний Восток. 1989. 516 с.; Горные страны юга СССР. 1989. 360 с.
23. Данилов И.Д. Полярный литогенез. М. : Недра, 1978. 238 с.
24. Каталог ледников СССР. Л. : ГИМИЗ, 1966–1982.
25. Корейша М.М. Оледенение Верхояно-Колымской области. М. : Наука, 1991. 144 с.
26. Кропоткин П.А. Исследование о ледниковом периоде // Зап. ИРГО по общей географии. 1876. Т. 7, вып. 1. 717 с.
27. Обручев В.А. Признаки ледникового периода в Северной и Центральной Азии // Избранные работы по географии Азии. М. : Географгиз, 1951. Т. 3. С. 49–128.
28. Серебряный Л.Р., Орлов А.В., Соломина О.Н. Морены – источник гляциологической информации. М. : Наука, 1989. 236 с.
29. Томирдиаро С.В. Лессово-ледовая формация Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене. М. : Наука, 1980. 184 с.

30. Черский И.Д. К вопросу о следах древних ледников в Восточной Сибири // Известия Восточно-Сибирского отдела РГО. 1882. Т. 12, № 4–5. С. 28–62.
31. Шейнкман В.С. Оледенение гор Сибири: антагонизм и интеракция ледников и криогенных и льдов // Лед и снег. М. : Наука, 2010. № 4 (112). С. 101–110.
32. Шейнкман В.С. Четвертичное оледенение в горах Сибири: общие закономерности, анализ данных // Материалы гляциологических исследований (Data of Glaciological Studies). 2008. № 105. С. 51–72.
33. Шейнкман В.С. Об интерпретации следов древнего оледенения в горах Сибири // Материалы гляциологических исследований (Data of Glaciological Studies). 1993. № 77. С. 111–120.
34. Шейнкман В.С. Возрастная диагностика ледниковых отложений Горного Алтая, тестирование результатов датирования на разрезах Мертвого моря и палеогляциологическая интерпретация полученных данных // Материалы гляциологических исследований (Data of Glaciological Studies). 2002. № 93. С. 17–25.
35. Шейнкман В.С., Антипов А.Н. К проблеме моделирования оледенения и интерпретации его следов в горах Сибири: взгляд с позиций научного наследия Л.Н. Ивановского // Лед и снег. М. : Наука, 2010. № 2 (110). С. 93–100.

Received January 17, 2012

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2 (18). С. 210–231

doi: 10.17223/19988591/18/21

В.С. Шейнкман

*Университет Бен-Гуриона в Негеве (г. Беэр-Шева, Израиль)
Институт криосферы Земли СО РАН (г. Тюмень, Россия)
Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН (г. Иркутск, Россия)*

СПЕЦИФИКА РАЗВИТИЯ ОЛЕДЕНЕНИЯ В ВЫСОКОГОРЬЕ СИБИРИ – ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Принципиальным отличием оледенения высокогорных районов Сибири является то, что оно характеризуется тесным взаимодействием льдов ледникового и мерзлотного происхождения и контролируется не только балансом снежного питания. В значительной мере формирование ледовых образований здесь зависит от запаса холода, накапливаемого их телами. Все ледники в Сибири расположены в области криолитозоны. Уже поэтому их развитие имеет принципиальные отличия от тех ледников, которые формируются вне области многолетнемерзлых пород и рассматриваются с позиций традиционной Альпийской научной школы. Формируемые в результате взаимодействия льдов ледникового и мерзлотного происхождения криогенно-гляциальные системы (КГС) определяют в Сибири комбинированное геологическое воздействие этих льдов, совместно или поочередно обрабатывающих долины. Все это имеет большое значение в плане экологической оценки территории. В данном случае такая оценка требует проведения анализа экосистемы с позиций реализации холода как фонового ресурса, ибо он используется КГС для своего развития. В этой ситуации нужны подходы к изучению оледенения, принципиально отличные от тех, что привычно используются с позиций традиционной Альпийской научной школы.

Вопрос этот отнюдь не безобидный, поскольку имеет и научное, и практическое значение. Так как следы ледников хорошо поддаются расшифровке, они

нередко используются в прогностических сценариях изменений окружающей среды посредством экстраполяции в формате «от прошлого к настоящему и от настоящего к будущему». Это относится и к современным, и к четвертичным процессам и требует индивидуального подхода к изучению форм рельефа и отложений, интерпретируемых как реликты оледенения. Благодаря тому, что в горах Сибири современные обстановки очень разнообразны и представляют широкий спектр условий, большинство типов КГС здесь встречается и сегодня. Вдоль горного обрамления, окаймляющего Сибирь с юга и востока, четко прослеживаются их переходы из одного типа КГС в другой, отражая тем самым характер окружающей среды и соответствующих обстановок.

Изучение таких обстановок посредством анализа КГС служит ключом к проведению палеогеографических реконструкций, так как вдоль горного обрамления Сибири ясно прослеживается такое явление, как криоаридизация – постепенное охлаждение территории на фоне усиления континентальности климата. Во время плейстоценовых похолоданий это явление прослеживалось и во времени – по мере перехода от межледниковья к ледниковью. Все это создает надежную базу для оценки экологического анализа изучаемых территорий.

Статья написана на основе доклада автора, представленного им на Международной конференции 'Natural environment of Arctic and Alpine areas: relief, soils, permafrost, glaciers and biota as indicators of climatic changes'; Томск – Актюб – 2011 г.

Поступила в редакцию 17.01.2012 г.