ВЕСТНИК

ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2014 № 4 (28)

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

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



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

Включен в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»

Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия (свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.).

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024.

Внесен в Ulrich's Periodicals Directory.

Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Thomson Reuters).

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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

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

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

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

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

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

Издательство: Издательский дом ТГУ

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

Подписано в печать 17.12.2014. Формат 70х1081/16. Усл. печ. л. 15,7. Тираж 500 экз. Заказы № 718, 719.

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

Тел. 8+(382-2)-53-15-28

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

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

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

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

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Term of publication: 3-6 months

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

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

Contact the Journal

Tomsk State University, Biological Institute, 36 Lenina St., Tomsk, 634050, Russian Federation http://journals.tsu.ru/biology/en/

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

EDITORIAL COUNCIL

Executive secretary - Elena E. Akimova, Cand. Sci. (Biol.), Tomsk State University (Tomsk, Russia) biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Vorobiev D.S. (Tomsk State University, Tomsk, Russia), Dukarev A.G. (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), Zverev A.A. (Tomsk State University, Tomsk, Russia), Krivets S.A. (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), Sazonov A.E. (Siberian State Medical University, Tomsk, Russia), Stepanov V.A. (The Research Institute of Medical Genetics SB RAMS, Tomsk, Russia), Shternshis M.V. (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

EDITORIAL BOARD [Russian Alphabet wise]

Ananjeva N.B. Zoological Institute, RAS (St. Petersburg, Russia); Aftanas L.I. State Research Institute of Physiology, SB RAMS (Novosibirsk, Russia); Bobrovsky M.V. Institute of Physical Chemical and Biological Problems of Soil Science, RAS (Pyschino, Russia); Vasil'eva E.D. Zoological Museum, Moscow State University (Moscow, Russia); Dubois A. National Museum of Natural History in Paris (Paris, France); Zeller B. The French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); Kingma H. Maastricht University (Maastricht area, Netherlands); Kuznetsov VI.V. Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS (Moscow, Russia); Kuschk P. Helmholtz Centre for Environmental Research - UFZ (Leipzig, Germany); Lupashin V.V. University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); Pokrovsky O.S. National Centre for Scientific Research (Toulouse, France); Smirnova O.V. Center of Ecology and Productivity of Forests, RAS (Moscow, Russia); Sokolova Yuliya (Julia) Y. Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); Hebda R.J. Royal British Columbia Museum (Victoria, BC, Canada); Zhang D. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS (Urumqi, China); Sharakhov I.V. Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

PUBLISHER:

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

Editor K.G. Shilko; proofreader A.N. Vorobieva; editor-translator M.B. Kuzmenko; camera-ready copy A.I. Leloyur; cover design L.V. Krivtsova.

Passed for printing 17.12.2014. Format $70x108^{1}/_{16}$. Conventional printed sheets 15,7. Circulation - 500 copies. Orders N 718, 719.

634050, 36 Lenina St., Tomsk, Russian Federation. Тел. +7 (382-2)-53-15-28

Dagerryyy Torroro	TO OVER OWN OWN OWN AND AND AND AND AND AND AND AND AND AN	Гионовия
- рестник томского	государственного университета.	БИОЛОГИЯ

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Зубарев В.А. Влияние осушительной мелиорации на содержание тяжелых металлов в пойменных почвах Среднеамурской низменности	6
БОТАНИКА	
Годин В.Н. Половые формы и их экологические корреляции у древесных голосеменных и покрытосеменных растений Сибири	17
Горошкевич С.Н. Структура и развитие элементарного побега кедра сибирского	37
Олонова М.В., Х. Gao X. Потенциальные возможности распространения адвентивного растения <i>Poa compressa</i> L. в Сибири	56
Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Оценка видового разнообразия растительности на основе интегрального статистического подхода в условиях неоднородных данных (на примере заповедника	
«Калужские засеки»)	70
ЗООЛОГИЯ	
Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Выбор рыжей полевкой (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780) микроместообитаний в стабильных	0.0
и дестабилизированных условиях среды	
Триликаускас Л.А. О некоторых сезонных аспектах населения пауков и сенокосцев (Arachnida: Aranei, Opiliones)	100
в лиственничниках Тигирекского заповедника (Северо-Западный Алтай)	.123
КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА	
Мамедова А.Д., Алиев Р.Т. Изучение активности синтеза генетического материала в клеточных ядрах и цитоплазматических органеллах у сельскохозяйственных культур в связи с гетерозисом	.136
ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ	
Дерябин А.Н., Трунова Т.И. Морфофизиологические и биохимические характеристики растений картофеля, экспрессирующих ген <i>SUC2</i> инвертазы <i>Saccharomyces cerevisiae</i> , при выращивании <i>in vitro</i>	.150
ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ	
Шилина В.В., Хусаинов Д.Р., Коренюк И.И., Черетаев И.В. Влияние интоксикации кадмием на болевую чувствительность крыс до и после блокирования D_2 -, SHT_3 - и AT_1 -рецепторов	.169

CONTENTS

AGROCHEMISTRY AND SOIL SCIENCE

Zubarev VA. Influence of drainage amelioration on the heavy metal content of floodplain soils in the middle Amur lowland	6
BOTANY	
Godin VN. Sexual forms and their ecological correlates of woody gymnosperms and angiosperms in Siberia	17
Goroshkevich SN. The structure and development of Siberian stone pine (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour) elementary shoot	37
Olonova MV, Gao X. Potential distribution of <i>Poa compressa</i> L. adventive species in Siberia	56
Smirnov VE, Khanina LG, Bobrovsky MV. Assessment of vegetation species diversity based on the integrated statistical approach for heterogeneous data (a case study for the "Kaluzhskie zaseki" State Nature Reserve)	
ZOOLOGY	
Lukyanova LE, Bobretsov AV. Microhabitat selection by the bank vole (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780) under destabilized and stable habitat conditions	88
Popov PA, Androsova NV. Metal content in the muscular tissue of fish from the Ob River	
Trilikauskas LA. On some seasonal aspects of spiders and harvestmen population (Arachnida: Aranei, Opiliones) in larch forests of the Tigirekski Reserve (North-Western Altai)	
CELL BIOLOGY AND GENETICS	
Mamedova AD, Aliyev RT. Studying the activity of genetic material synthesis in cell nuclei and cytoplasmic organells in crops due to heterosis	136
PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY	
Deryabin AN, Trunova TI. Morphological and biochemical characteristics of potato plants expressing the invertase gene <i>SUC2</i> from <i>Saccharomyces cerevisiae</i> , under cultivation <i>in vitro</i>	150
HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY	
Shylina VV, Khusainov DR, Koreniuk II, Cheretaev IV. Influence of cadmium intoxication on rats' pain sensitivity before and after blocking D ₂ -, 5HT ₃ - and AT ₁ -receptors	169

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.62 (571.621)

В.А. Зубарев

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиджан, Еврейская автономная область, Россия

Влияние осушительной мелиорации на содержание тяжелых металлов в пойменных почвах Среднеамурской низменности

Исследовано влияние осушительной мелиорации на содержание подвижных форм тяжелых металлов в пойменных почвах на примере Ленинского района Еврейской автономной области. Проведен сравнительный анализ изменения концентрации тяжелых металлов в осушенных и неосушенных почвах. Показано, что в мелиорированных почвах к окончанию сельскохозяйственного сезона наблюдаются снижение содержания тяжелых металлов и уменьшение суммарного коэффициента загрязнения, в то время как в неосушенных почвах – противоположный процесс — увеличение загрязнения. Исследовано влияние степени затопления пойм на содержание гумуса и кислотность почв, которые определяют миграцию и формирование концентрационных рядов тяжелых металлов.

Ключевые слова: пойменные почвы; осушительная мелиорация; тяжелые металлы; Среднеамурская низменность.

Введение

Почвенный покров речных долин представляет интерес как объект сельскохозяйственного назначения [1], поэтому изучение его химического состава и процессов аккумуляции различных веществ позволяет решать экологические проблемы, связанные с антропогенным загрязнением речных бассейнов, выявлением причин изменения плодородия, определением их качества [2].

Особенностью пойменных почв малых рек является зависимость от часто меняющихся экологических условий, связанных с неустойчивым характером увлажнения и составом растительности, рельефом, динамикой отложения аллювиальных наносов. Влияние мелиорационных работ на гидрологический режим [3], физические свойства [4], химический состав (содержание гумуса, тяжелых металлов, анионов) и закономерности пойменного почвообразования в долинах малых рек изучалось в отдельных регионах Российской Федерации (Смоленская, Брянская, Орловская, Тверская, Калужская, Тульская, Московская, Рязанская, Ярославская, Владимирская, Костромская, Ивановская, Амурская области, Хабаровский, Пермский, Приморский края) [5]. Такие исследования актуальны для всех территорий, расположенных в пониженных

формах рельефа на переувлажненных почвах, например на юге Дальнего Востока России, где в районах проведения мелиоративных работ поймы периодически попадают в зоны затопления вследствие малых и средних наводнений 1 раз в 3 года и крупных — каждые 7 лет. Целью данной работы является исследование влияния осущительной мелиорации на содержание тяжелых металлов в пойменных почвах Среднеамурской низменности при различной степени затопления на примере Ленинского района Еврейской автономной области (ЕАО).

Материалы и методики исследования

Площадь сельскохозяйственных угодий Ленинского района составляет 68 тыс. га. Они представлены в основном лугово-глинистыми почвами, сформированными на тяжелых по гранулометрическому составу почвообразующих породах; гумусовый горизонт характеризуется небольшой мощностью [6]. Крайне незначительный уклон поверхности и наличие аллювиальных глин затрудняет сток поверхностных и подземных вод, поэтому почвы имеют избыточное увлажнение, использование их невозможно без мелиоративных работ. Анализ архивных данных, предоставленных ФГБУ «Управление Биробиджанмелиоводхоз», показал, что этот район является основным для проведения мелиоративных работ в ЕАО (рис. 1). Площадь мелиорированных земель составляет около 34 тыс. га (30% сельхозугодий), она до 1991 г. использовалась в сельском хозяйстве, но к 2012 г. в качестве сельхозугодий сохранились лишь 10 тыс. га.

Район удален от основных источников техногенного загрязнения тяжелыми металлами (горнодобывающая и лесная промышленность, города Биробиджан и Облучье), поэтому он послужил полигоном для исследования изменения концентраций элементов-токсикантов в пойменных почвах под влиянием осушительной сельскохозяйственной мелиорации и степени затопления территории.

Для сравнительного анализа выбраны немелиорированные и мелиорированные используемые в сельскохозяйственном обороте лугово-глинистые почвы поймы реки Солонечная. На каждом полигоне производился одновременный отбор проб из поверхностного почвенного горизонта методом квадрата по ГОСТ 28168–89 [7] в весенний и осенний периоды 2009–2011 гг.

Из группы тяжелых металлов (ТМ) определялись железо (Fe), марганец (Mn) — типичные природные поллютанты Буреинской ландшафтно-геохимической провинции; никель (Ni), медь (Cu), свинец (Pb), цинк (Zn) и кобальт (Co) — характерные природно-антропогенные загрязнители данной территории.

Подвижные формы ТМ экстрагировали 1 н азотной кислотой, поскольку с помощью этого экстрагента выявляется фонд ТМ, способный стать подвижным в системе почва — сельскохозяйственная культура [8]. Содержание подвижных форм ТМ анализировали методом атомно-абсорбционной спектрометрии (AAC) на приборе «SOLAAR M6» (Thermo Electron Corporation, США).

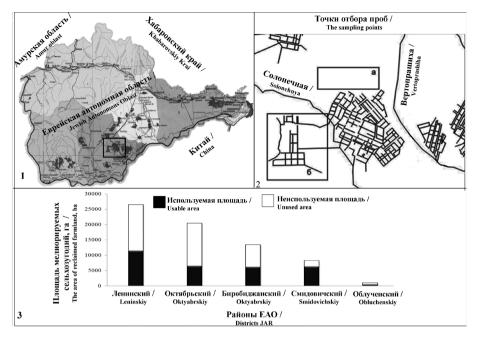


Рис. 1. Районы проведения мелиоративных работ на территории Еврейской автономной области: 1 – карта-схема Еврейской автономной области, квадратом выделены районы исследования; 2 – полигоны отбора проб: а – немелиорированные; б – мелиорированные; 3 – площадь мелиорируемых сельхозугодий /

Fig. 1. Areas of land reclamation works on the territory of Jewish Autonomous Oblast. Note: 1 - schematic map of Jewish Autonomous Oblast, a square marks research areas. 2 - Sampling polygons: a - unenhanced; b - enhanced. 3 - Area of reclaimed farmland

Гумус определяли методом И.В. Тюрина [9], актуальную кислотность — потенциометрией [10]. Все анализы проводили в 3-кратной повторности, статистическую обработку — в программе Microsoft Office Excel 2007. В работе приведены средние значения.

Для комплексного анализа содержания TM в пойменных почвах были рассчитаны суммарные коэффициенты загрязнения (Z_{cr}) с учетом индексов опасности поллютантов:

$$Z_{cm} = \sum_{i=1}^{n} (K_c \cdot K_m) - (n-1),$$

где K_c — коэффициент загрязнения почв (K_c = C_i/C_ϕ , где C_i — фактическая концентрация элемента, C_ϕ — фоновое значение элемента); K_m — индекс класса опасности поллютантов, равный 1,5 для элементов первого (Zn, Pb, Cd), 1 — для второго (Co, Ni, Cu, Fe) и 0,5 — для третьего (Mn) класса опасности, n — количество ТМ [11]. В качестве C_ϕ применялись значения предельно допустимых концентраций (ПДК) подвижных форм ТМ в почвах [12].

Результаты исследования и их обсуждение

Сравнение химического состава проб показало, что в мелиорированной почве содержание ТМ всегда ниже, чем в немелиорированной, оно зависит от степени затопления поймы атмосферными осадками в течение сельскохозяйственного сезона (табл. 1).

Таблица 1 / Table 1 Содержание и концентрационные ряды тяжелых металлов в лугово-глинистых почвах Ленинского района Еврейской автономной области в весенний и осенний периоды 2009–2011 гг. /
Content and concentrations of heavy metals in meadow clay soils of Leninsky

district, Jewish Autonomous Oblast in spring and autumn periods 2009-2011

Параметры		рН	Гумус /	Fe	Zn	Mn	Pb	Cu	Co	Ni			
1	тара	метры	ед.	Humus, %	К	онцентра	ация, мг/	кг / Con	centration	on, mg/k	.g		
	2009	Весна/		2.1	3489,2	182,1	231,1	6,3	5,5	4,8	2,9		
		Spring		2,1	Fe>Mn>Zn>Pb>Cu>Co>Ni								
		Осень / Autumn	5,6	3,0	1129,7	183,64	217,5	5,19	1,15	1,01	2,68		
					Fe>Mn>Zn>Pb>Cu>Co>Ni								
		Весна/	5.3	3,1	8997,7	612,46	333,61	8,9	10,3	10,55	6,71		
	2010	Spring	5,3		Fe>Zn>Mn>Co>Cu>Pb>Ni								
a	20	Осень/		3,1	10267	222,63	205,67	4,67	14,24	14,25	3,08		
		Autumn	5,5			Fe	e>Zn>Mn	>Co>C1	u>Pb>N	i			
		Bесна / Spring 5.	57	3,2	14396	680,51	334,61	10,13	10,78	11,58	6,73		
	2011		5,7		Fe>Zn>Mn>Co>Cu>Pb>Ni								
		Осень/	5.0	2.2	16427	247,36	206,29	6,16	14,38	15,35	3,09		
		Autumn 3,	5,9	3,2	Fe>Zn>Mn>Co>Cu>Pb>Ni								
		Весна/	5.1	5,1	4,1	4562,1	277,7	356,36	9,3	6,8	5,3	4,7	
	60	Spring	5,1	,1 7,1		Fe	e>Zn>Mn	>Pb>Co	>Cu>N	i			
	2009	Осень/	5,4	4,1	7215,3	164,33	446,82	5,4	1,84	84 10,61 2,			
		Autumn	3,4	4,1		Fe	e>Mn>Zn	>Co>Pt	>Cu>N	. , . ,			
		Весна/	5.3	4.1	10429	1155,3	501,1	14	10,64	11,83	7,38		
b	2010	Spring	5,3	4,1		Fe	e>Zn>Mn	>Pb>Ca	>Cu>N	i			
	7	Oceнь/ Autumn 5	5,4	4,1	13017	1674,7	823,34	15,75	13,94	17,04	11,5		
			-,.	',,		Fe	e>Mn>Zn	>Co>Pt	>Cu>N	i			
	2011	Becha/ Spring 5,4	5,4	5,4 4,2	16686	1283,7	502,61	18,48	10,75	11,86	7,4		
			Ĺ			Fe	e>Zn>Mn	>Pb>Ca	>Cu>N	i			
		Осень/ Autumn	5,5	4,3	20827	1860,7	, -	20,79	_ ′	17,09	11,53		
II.				опипованнь			e>Mn>Zn			1			

Примечание. а – мелиорированные, b – немелиорированные почвы. /

Note. a - tilled soils, b - untilled soils.

При частичном затоплении (2009 г.) в мелиорированной почве весной наблюдалось уменьшение концентраций всех ТМ по отношению к немелиорированным примерно в 1,5 раза. К осени эти соотношения меняются: кобальта становится в 10 раз, железа в 6 раз, марганца и меди в 1,5 раза меньше, содержание цинка, свинца и никеля практически не меняется. В отсутствие затопления пойм (2010 и 2011 гг.) значительно снижается концентрация цинка (в 2–7 раз весной и осенью соответственно), содержание остальных ТМ, кроме меди, уменьшается в 2–4 раза.

Подтопление почв оказывало влияние на внутрисезонное изменение их химического состава. Так, в немелиорируемых почвах к осени за счет поверхностного механического стока с полей в период обильного выпадения атмосферных осадков происходило уменьшение содержания меди в 4, цинка, свинца и никеля в 2 раза. В засушливые периоды 2010 и 2011 гг. содержание всех ТМ в почвах к осени каждого года увеличивалось примерно в 1,5–2 раза. В мелиорируемых почвах одновременное действие поверхностного и дренажного стоков по осушительным каналам изменяло процессы транзита-аккумуляции ТМ: к осени многоводного 2009 г. концентрации Мп, Рb, Ni уменьшились в 1,5 раза, Fe – 3 раза, Cu, Co – в 4,5 раза, содержание Zn увеличилось в 1,2 раза. При уменьшении количества атмосферных осадков (2010 и 2011 гг.) к осени прослеживалось увеличение содержания Fe, Cu, Co в 1,5 раза, снижение концентраций Zn, Mn, Pb, Ni в 1,5–2 раза. Это привело к изменению концентрационных рядов ТМ (см. табл. 1).

В мелиорированных почвах расположение ТМ в концентрационных рядах в течение сезона не изменялось, но зависело от степени затопления пойм. В засушливые периоды, по сравнению с сезонами с повышенной влажностью, происходила инверсия положения марганца и свинца, вероятно, вследствие изменения их геохимической подвижности. В противоположность этому в неосушенных почвах, независимо от атмосферного увлажнения, ряд ТМ претерпевал значительную инверсию, кроме первого (железо) и последнего (никель) элементов.

Суммарные коэффициенты загрязнения почв также зависели от объема атмосферных осадков (табл. 2).

По величине суммарного показателя $Z_{\rm cr}$ мелиорированные почвы в период их затопления относились к первой категории загрязнения «допустимое», а немелиорированные — ко второй «умеренно опасное». В период с более низким объемом атмосферных осадков (2010 и 2011 гг.) происходило увеличение загрязнения почв до «высоко опасного».

Таким образом, осушительная мелиорация в зависимости от степени затопления почв приводит к изменению концентрации подвижных форм ТМ, вероятно, не только под влиянием механического транзита с водными потоками, но и вследствие изменения состава и количества соединений, выступающих в качестве лигандов при комплексообразовании с ТМ, таких как гумусовые вещества и гидратионы [13–15].

Таблица 2 / Table 2 Суммарные коэффициенты загрязнения пойменных почв / Cumulative contamination rates of floodplain soils

			Суммарные коэффициенты				
Год / Уеаг			загрязнения почв /				
	Период /	Объем атмосферных	Cumulative contamination rates				
	Period	осадков, мм /	of floodplain soils				
[[] 2	1 criou	Precipitations, mm	Мелиорирован-	Немелиорирован-			
-		_	ные почвы /	ные почвы /			
			Tilled soils	Untilled soils			
2009	Зима-весна /	61,9	11,83	20,24			
	Winter-spring	01,9	11,03	20,24			
	Лето-осень /	901,7	9,28	11,03			
	Summer-autumn	701,7	7,26				
	Зима-весна /	206	44,64	82,52			
2010	Winter-spring	200	77,07	02,32			
70	Лето-осень /	473,9	19,01	111,2			
	Summer-autumn	773,7	17,01	111,2			
2011	Зима-весна /	152,4	49,98	92,25			
	Winter-spring	132,7	17,70	72,23			
	Лето-осень /	587.7	21,42	121,8			
	Summer-autumn	567,7	21,72				

Нами показано, что поверхностные горизонты немелиорированных почв (10-20 см) содержали больше гумуса, чем мелиорированных. Гумус может препятствовать миграции ТМ вследствие высоких сорбционных свойств, поскольку образует с ними сложные и комплексные соединения, менее доступные растениям [16, 17]. Мелиорация, особенно при одновременном затоплении пойм атмосферными осадками, приводила к уменьшению содержания гумуса и его медленному восстановлению в исследованных почвах – на 0,2% за 3 года, что могло вызвать уменьшение содержания железа и марганца (см. табл. 1). Это согласуется с работами, в которых показано, что при проведении осушительной мелиорации происходит ускоренная миграция железа, поскольку оно находится в почвах в виде аморфных окисных и закисных, а также железо-гумусовых соединений; и при избыточном увлажнении почв в течение теплого сезона года и наличии открытой почвенной системы и дренажа под воздействием гравитационных сил водные растворы коллоидальных форм гидроокисей и закисей Fe двигались к дренам [18]. Аналогичные процессы происходят с подвижными соединениями марганца, потому что его миграция в верхних горизонтах почв также связана с абсорбцией с гумусовыми веществами [19]. Изменение концентраций других поллютантов также зависит от содержания гумуса. Как показано в работе [20], для кобальта и цинка существует прямая зависимость снижения подвижных соединений в почве при снижении содержания гумуса. Для меди и свинца существует обратная зависимость: их количество снижается при увеличении гумуса, поэтому прослеживается небольшое уменьшение концентраций ланных поллютантов.

Одним из основных факторов, обусловливающих подвижность ТМ, является кислотность почв. Во всех исследуемых почвах этот показатель в весенний период меняется в интервале 5,1–5,9 ед. рН, в осенний – от 5,5 до 6,4 ед. рН. Известно, что по отношению к кислотности цинк, медь и кобальт являются подвижными элементами, свинец и никель — малоподвижными. Эти элементы быстро теряют подвижность в почве в результате химических реакций, сопровождающихся образованием труднорастворимых фосфатов, сульфатов, карбонатов, хроматов, молибдатов, гидрооксидов, а также за счет поглощения органическими и минеральными коллоидами [21].

Заключение

Проведенное исследование показало, что на химический состав пойменных почв, расположенных в Ленинском районе Еврейской автономной области, могло оказывать влияние атмосферное увлажнение летне-осеннего периода: в засушливые годы происходило накопление тяжелых металлов, при обильном выпадении осадков преобладали процессы, ведущие к уменьшению концентрации поллютантов. Затопление пойм изменяло содержание ТМ вследствие механического стока, уменьшения содержания гумуса и изменения кислотности почв. Таким образом, осушительная мелиорация приводит к уменьшению содержания подвижных форм тяжелых металлов; с этой точки зрения данные почвы более пригодны для использования в сельскохозяйственном севообороте, чем немелиорированные.

Литература

- 1. *Литвин Л.Ф*. География эрозии почв сельскохозяйственных земель России. М. : Академкнига, 2002. 255 с.
- Яблонских Л.А. Генезис и классификация почв пойм речных долин Среднерусского Черноземья // Вестник Воронежского государственного университета. География, геоэкология. 2001. № 1. С. 43–51.
- 3. *Маслов Б.С., Нестверенко И.М.* Изменение свойств торфяных почв под влиянием осущения и использования в центре и на севере России // Мелиорация и водное хозяйство. 2002. № 2. С. 23–26.
- 4. Слагада Р.Г. Изменение физических свойств и состава торфяных почв в процессе их сельскохозяйственного использования // Мелиорация переувлажненных земель. 2006. №1(53). С. 119-157.
- 5. *Муромцев Н.А.*, *Шуравилин А.В.* Изменение агрохимических свойств пойменных почв долины среднего течения реки Москвы при интенсивном их использовании //Агро XXI. 2006. № 4–6. С. 43–44.
- 6. *Росликова В.И.* Почвы Средне-Амурской низменности и их особенности агрогенных трансформаций // Вестник Тихоокеанского государственного университета. 2009. № 2(13). С. 95–102.
- 7. ГОСТ 28168-89. Почвы. Отбор проб. М.: Стандартинформ. 2008. 7 с.
- 8. *Матношкина Л.А*. Проблемы и принципы эколого-агрохимической оценки состояния почв равнинного Приамурья // Материалы IV Междунар. конф. «Современные

- проблемы регионального развития» (Биробиджан, 09–12 октября 2012 г.). Биробиджан : ИКАРП ДВО РАН, ДВГСГА, 2012. С. 29–30.
- 9. Орлов Д.С. Химия почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. 376 с.
- 10. ГОСТ 26423–85. Почвы. Методы определения удельной электрической проводимости, рН и плотного остатка водной вытяжки. М.: Изд-во стандартов, 1985. 7 с.
- 11. Выборов С.Г., Павелко А.И., Щукин В.Н., Янковская Э.В. Оценка степени опасности загрязнения почв по комплексному показателю нарушенного геохимического поля // Современные проблемы загрязнения почв: междунар. науч. конф. М., 2004. С. 195—197.
- 12. Статьска Г.О., Бойко Т.В., Ищинина А.О. Алгоритм количественного анализа почвы при проведении ОВОС // Вестник Черкасского государственного технологического университета. 2009. № 2. С. 107–110.
- 13. Brown G.E., Foster A.L., Ostergren J.D. Mineral surface and bioavailability of heavy metals: A molecular-scale perspective // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1999. Vol. 96. P. 3388–3395.
- 14. Добровольский В.В. Основы биогеохимии. М.: ACADEMIA, 2003. 396 с.
- 15. *Manceau A., Marcus M., Tamura N.* Quantative speciation of heavy metals in soils and sediments by synchrotron X-ray techniques // Applications of Synchrotron Radiation in Low-Temperature Geochemistry and Environmental Science. Reviews in Mineralogy and Geochemistry. Washington, DC. 2002a. Vol. 49. P. 341–428.
- 16. *Абашев В.Д.* Вынос элементов питания дренажным стоком с осущенных земель // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 1997. № 5. С. 26–28.
- 17. Бондарев А.Г. К оценке степени деградации пахотного слоя почв по физическим свойствам // Антропогенная деградация почвенного покрова и меры ее предупреждения. М.: РАСХН, 1998. Т. 1. С. 28–30.
- 18. Зонн С.В. Железо в почвах (генетические и географические аспекты). М. : Наука, 1982. 209 с.
- 19. Федоров А.С. Влияние техногенных факторов на содержание тяжелых металлов в гумусовом горизонте почв и растениях // Почвоведение. 1988. № 3. С. 137–147.
- 20. Гайдукова Н.Г., Терпелец В.И., Баракин Н.С., Шабанова И.В. О распределении соединений Мп, Сu, Zn, Co, Pb в почвенном профиле чернозема выщелоченного Азово-Кубанской низменности // Научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2014. № 95 (01). С. 1–20.
- 21. Cao X.D. Effects of redox potential and pH value on the release or rare elements from soil // Chemosphere. 2001. Vol. 44. P. 655–661.

Поступила в редакцию 29.04.2014 г.; повторно 17.07.2014 г.; принята 24.09.2014 г.

Зубарев Виталий Александрович — м.н.с. лаборатории региональной геоэкологии Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (Еврейская автономная область, г. Биробиджан, Россия).

E-mail: Zubarev 1986@mail.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 6–16

Vitaliy A. Zubarev

Regional Laboratory of Geoecology, Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Birobidzhan, Jewish Autonomous Oblast. Russian Federation.

E-mail: Zubarev 1986@mail.ru

Influence of drainage amelioration on the heavy metal content of floodplain soils in the middle Amur lowland

The features of floodplain soils of small rivers depend on frequently changing environmental conditions (e.g., volatile humidity, vegetative composition, dynamics of alluvial sediment deposits and terrain features). Research on floodplain soils is important for regions characterized by agricultural land and for those with waterlogged soils in which drainage and reclamation works are conducted. For example, Leninsky District of Jewish Autonomous Oblast is characterized by farmlands, which occupy approximately 30% of the total territory. Our research aims to study the influence of amelioration on heavy metal (HM) content of floodplain soils in the middle Amur lowland. The agricultural land of Leninsky district is mainly represented by meadow clay soils formed on heavy textured parent material characterized by low-power humus horizon. The presence of slopes and alluvial clay impedes the flow of surface water and groundwater. These factors result in the retention of a significant amount of moisture in the soil. Soil water retention restricts the usage of water without requiring reclamation. This research focuses on enhanced and unenhanced polygons and reclaimed, tilled and untilled agricultural turnover in soil. We took samples from the soil surface in accordance with GOST 28168-89 in the spring and autumn of 2009-2011. The HMs Fe and Mn are typical natural pollutants in the middle Amur Lowland, whereas Ni, Cu, Pb, Zn, and Co are typical natural and anthropogenic contaminants. HMs are mobilized in the soil when extracted with 1 N hydrochloric acid. We analyzed HM contents using atomic absorption spectrometry (Thermo Electron SOLAAR 6M). Our study indicates that the accumulation of HM during the growing season depends on the land use type and weather conditions. Thus, the lowest HM concentrations were determined in reclaimed soils during their periodic flooding in spring and autumn (2009). Relative to 2009, the years with lower atmospheric moisture (2010-2011) yielded considerable amounts of HM. In 2009, the largest total contamination score in drained soil belonged to the first pollution category, i.e., the "allowable" category, and the rest of the soils belonged to the second category. We observed an increase in soil contamination, categorized as "highly dangerous", during the period of low precipitation volume (2010-2011). Thus, drainage and reclamation reduce the content of mobile forms of HM and are better used in soils with agricultural crop rotation than in unenhanced soil.

The article contains 1 figure, 2 tables, 21 ref.

Key words: floodplain soils; drainage reclamation; heavy metals; middle Amur lowland.

References

 Litvin LF. Geografiya erozii pochv sel'skokhozyaystvennykh zemel' Rossii [Geography of soil erosion of agricultural lands in Russia]. Moscow: Akademkniga Publ.; 2002. 255 p. In Russian

- Yablonskikh LA. Genezis i klassifikatsiya pochv poym rechnykh dolin Srednerusskogo Chernozem'ya [Genesis and classification of flood plains soils of the river valleys in the Central Chernozem Region]. Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija Geografiya, geojekologiya. 2001;1:43-51. In Russian
- 3. Maslov BS, Nesterenko IM. Izmenenie svoystv torfyanykh pochv pod vliyaniem osusheniya i ispol'zovaniya v tsentre i na severe Rossii [Changes in the properties of peat soils under the influence of drainage and the use in the center and the north of Russia]. *Melioratsiya i vodnoe khozyaystvo*. 2002;2:23-26. In Russian
- 4. Slagada RG. Izmenenie fizicheskikh svoystv i sostava torfyanykh pochv v protsesse ikh sel'skokhozyaystvennogo ispol'zovaniya [Changes in the physical properties and composition of peat soils in the process of agricultural use]. *Melioratsiya pereuvlazhnennykh zemel'*. 2006;1(53):119-157. In Belarusian
- 5. Muromtsev NA, Shuravilin AV. Izmenenie agrokhimicheskikh svoystv poymennykh pochv doliny srednego techeniya reki Moskvy pri intensivnom ikh ispol'zovanii [Changes in the agrochemical properties of floodplain soils of the valley of the Moscva river middle reaches in the process of their intensive use]. Agro XXI. 2006;4-6:43-44. In Russian
- Roslikova VI. Soils of the Middle-Amur lowland and features of their agrogenic transformations. Vestnik Tikhookeanskogo gosudarstvennogo universiteta. 2009;2(13):95-102. In Russian
- GOST 28168-89. Pochvy. Otbor prob [Soils. Sampling]. Moscow: Standartinform Publ.;
 2008. 7 p. In Russian
- 8. Matyushkina LA. Problemy i printsipy ekologo-agrokhimicheskoy otsenki sostoyaniya pochv ravninnogo Priamur'ya [Problems and principles of ecological and agrochemical soil assessment of the plain Priamurye]. In: "Materialy IV mezhdunarodnoy konferentsii "Sovremennye problemy regional'nogo razvitiya". 09-12 oktyabrya 2012 g [Modern problems of regional development. Proc. of IV International Conference]. Birobidzhan: IKARP DVO RAN, DVGSGA Publ.; 2012:29-30. In Russian
- 9. Orlov DS. Khimiya pochv [Soil chemistry]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1985. 376 p. In Russian
- GOST 26423-85. Pochvy. Metody opredeleniya udel'noy elektricheskoy provodimosti, pH i plotnogo ostatka vodnoy vytyazhki [Soils. Methods for determinating the electrical conductivity, pH and the solid residue of the aqueous extract]. Moscow: Izdatel'stvo standartov Publ.; 1985. 7p. In Russian
- 11. Vyborov SG, Pavelko AI, Shchukin VN, Yankovskaya JV. Otsenka stepeni opasnosti zagryazneniya pochv po kompleksnomu pokazatelyu narushennogo geokhimicheskogo polya [Risk assessment of soil contamination by an integrated indicator of impaired geochemical field]. In: *Sovremennye problemy zagryazneniya pochv* [Modern problems of soil pollution]. 2004:195-197. In Russian
- 12. Statyukha GO, Boyko TV, Ishchinina AO. Algoritm kolichestvennogo analiza pochvy pri provedenii OVOS [Algorithm for the quantitative soil analysis in the EIA]. *Vestnik Cherkasskogo gosudarstvennogo tehnologicheskogo universiteta*. 2009;2:107-110. In Ukrainian
- 13. Brown GE, Foster AL, Ostergren JD. Mineral surface and bioavailability of heavy metals: A molecular-scale perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1999;96:3388-3395. doi: 10.1073/pnas.96.7.3388
- 14. Dobrovol'skiy VV. Osnovy biogeokhimii [Fundamentals of biogeochemistry]. Moscow: ACADEMIA Publ.; 2003. 396 p. In Russian
- 15. Manceau A, Marcus M, Tamura N. Quantative speciation of heavy metals in soils and sediments by synchrotron X-ray techniques. *Applications of Synchrotron Radiation in Low-Temperature Geochemistry and Environmental Science. Reviews in Mineralogy and Geochemistry*. Washington, DC. 2002;49:341-428. doi: 10.2138/gsrmg.49.1.341

- 16. Abashev VD. Vynos elementov pitaniya drenazhnym stokom s osushennykh zemel' [Removal of the battery drain runoff from the reclaimed land]. *Doklady Rossiyskoy akademii sel'skokhozyaystyennykh nauk*. 1997;5:26-28. In Russian
- 17. Bondarev AG. K otsenke stepeni degradatsii pakhotnogo sloya pochv po fizicheskim svoystvam [On assessing the extent of degradation of the arable layer of soil physical properties]. In: *Antropogennaya degradatsiya pochvennogo pokrova i mery ee preduprezhdeniya*. Moscow: Rossiyskaya akademiya sel'skokhozyaystvennykh nauk Publ.; 1998;1:28-30. In Russian
- 18. Zonn SV. Zhelezo v pochvakh (geneticheskie i geograficheskie aspekty) [Iron in soils (genetic and geographical aspects)]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 209 p. In Russian
- 19. Fedorov AS. Vliyanie tekhnogennykh faktorov na soderzhanie tyazhelykh metallov v gumusovom gorizonte pochv i rasteniyakh [The influence of anthropogenic factors on the content of heavy metals in the humus horizon of soils and plants]. *Pochvovedenie*. 1988;3:137-147. In Russian
- 20. Gaydukova NG, Terpelets VI, Barakin NS, Shabanova IV. O raspredelenii soedineniy Mn, Su, Zn, Co, Pb v pochvennom profile chernozema vyshchelochennogo Azovo-Kubanskoy nizmennosti [On distribution of the compounds of Mn, Cu, Zn, Co, Pb in the soil profile of leached chernozem of the Azov-Kuban lowland]. Nauchnyy zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2014;95(01):1-20. In Russian
- Xinde Cao, Ying Chen, Xiaorong Wang, Xihai Deng. Effects of redox potential and pH value on the release or rare elements from soil. *Chemosphere*. 2001;44:655-661. doi: 10.1016/s0045-6535(00)00492-6

Received 29 April 2014; Revised 17 July 2014; Accepted 24 September 2014

Zubarev VA. Influence of drainage amelioration on the heavy metal content of floodplain soils in the middle Amur lowland. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):6-16. In Russian, English summary

БОТАНИКА

УДК 634.0.17 (57)

В.Н. Годин

Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия

Половые формы и их экологические корреляции у древесных голосеменных и покрытосеменных растений Сибири

На территории Сибири встречается 326 видов древесных семенных растений, относящихся к 80 родам и 31 семейству. Древесные семенные растения характеризуются высокой степенью раздельнополости: 26 видов голосеменных образуют однополые стробилы, 126 видов покрытосеменных растений формируют негермафродитные цветки. У древесных растений Сибири выявлено четыре половые формы: диэция (114 видов; 35,0%), моноэция (29 видов; 8,9%), гинодиэция (6 видов; 1,8%) и андромоноэция (3 вида; 0,9%). Проанализированы связи между половыми формами растений и рядом их эколого-биологических особенностей: жизненная форма, способ опыления, особенности строения фруктификаций, тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Показано, что диэцичные растения чаще всего являются микрофанерофитами, гигрофитами, обладают евразийскими или азиатско-американскими ареалами, сухими фруктификациями, произрастают в суровых высокогорных или арктических условиях. Моноэиичные растения представляют собой обычно деревья или мегафанерофиты, мезофиты, с анемофильным опылением и сухими фруктификациями, евразийскими ареалами и являются основными бореальными видами в Сибири. Выявлено крайне неравномерное распределение как общей численности древесных растений, так и соотношения раздельнополых и гермафродитных видов в семи флористических провинциях в зависимости от их теплообеспеченности.

Ключевые слова: половые формы; древесные растения; голосеменные; покрытосеменные; экологические корреляции; Сибирь.

Введение

Познание систем размножения и выявление половых форм у растений — важная составляющая их современного состояния и динамики численности при меняющихся условиях окружающей среды. В наибольшей степени исследованы и продолжают изучаться древесные растения как основные лесообразующие виды и роды во флорах как тропического, так и умеренного поясов Земли [1–3].

Большинство исследователей, начиная с Ч. Дарвина [4], рассматривают разделение полов у цветковых растений в качестве важнейшего приспосо-

бления для обеспечения аутбридинга и исключения инбредной депрессии. Наиболее эффективное состояние для достижения этой цели – диэция. По современным данным, диэция - одна из самых распространённых половых форм после гермафродитизма у цветковых растений, выявленная у 14 620 видов из 157 семейств и 959 родов [5]. Многие авторы отмечают, что наиболее часто диэцичные виды являются древесными растениями с мелкими цветками зелёного или белого цвета, опыляющимися неспециализированными насекомыми, ветром или водой [5, 6]. Диэция неравномерно распространена в разных флористических регионах земного шара – довольно редко встречается в континентальных умеренных флорах (2,8-3,9%) [7] и более часто – в тропических и островных флорах (13,0–16,0%) [8, 9]. Географическое распространение и экологические корреляции моноэции исследованы в меньшей степени, чем диэции. Подобно диэции, моноэция чаще встречается в тропических флорах [10, 11]. Из экологических корреляций моноэции авторами отмечаются связи с древесной формой роста, сухими плодами и мелкими невзрачными цветками [10, 12]. Для флор умеренных широт подобные данные о связях половых форм с эколого-биологическими особенностями как древесных, так и травянистых форм отсутствуют. Между тем установление таких связей важно для решения вопросов о движущих силах в эволюции разделения полов у растений. В связи с этим цель данной работы – выявление половых форм у древесных семенных растений Сибири и установление экологических корреляций половых форм с различными характеристиками растений.

Материалы и методики исследования

К древесным мы относим растения, имеющие многолетние надземные скелетные оси с почками возобновления [13]. В наше исследование не включены полудревесные растения, у которых ежегодно часть побегов опадает или отмирают верхние участки надземных побегов.

В настоящее время во флоре Сибири древесные растения представлены 31 семейством, 80 родами и 326 видами [14].

Список видов для исследования основан на монографии И.Ю. Коропачинского [15], а также изданиях «Конспект флоры Сибири» [14] и «Флора Сибири» [16–25]. Для каждого вида указаны следующие характеристики: половая форма, жизненная форма, способ опыления, особенности строения фруктификаций (стробилов у голосеменных и плодов у покрытосеменных растений), тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению, распространение по флористическим провинциям. Для определения половых форм растений и способов опыления использованы три типа литературных источников: а) «Флора Сибири» [16–25]; б) сводка Р. Кпuth [26–30]; в) основные современные систематические обработки для таксонов, подробно не рассмотренные в «а» и «б». Отнесение рас-

тений к определённым половым формам проведено с учётом современных методологических подходов и рекомендаций [31, 32].

Жизненные формы классифицированы по двум системам: С. Raunkiaer [33] и И.Г. Серебрякова [13]. По первой классификации выделено четыре типа жизненных форм у древесных растений: мега- и мезофанерофиты (почки возобновления находятся на высоте более 8 м от поверхности земли), микрофанерофиты (почки возобновления находятся на высоте 2-8 м от поверхности земли), нанофанерофиты (почки возобновления находятся на высоте 0,3-2,0 м от поверхности земли) и хамефиты (почки возобновления находятся на поверхности земли или близ неё, не выше 0,3 м). По классификации И.Г. Серебрякова [13] древесные растения отнесены к трём типам: деревья, кустарники и кустарнички. На основе работы Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой [34] выделены пять типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, геми- и эндемики) и пять поясно-зональных групп (степные, лесостепные, бореальные, высокогорные, арктические и гипарктические). Все древесные растения отнесены к четырём экологическим группам по степени увлажнения: ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты. По особенностям строения интегументов или структур, образующихся из семенных чешуй, у голосеменных растений и околоплодника у цветковых растений все виды подразделены на две группы: с сухими и сочными фруктификациями.

Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по работам А.В. Куминовой [35], «Растительный покров Хакасии» [36], И.Ю. Коропачинского [15], Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой [34], Н.А. Секретаревой [37], А.Б. Безделева и Т.А. Безделевой [38]. В качестве картографической основы для анализа широтного и долготного распространения видов использовали флористическое районирование Сибири из «Конспекта флоры Сибири» [14].

Объем семейств даётся по сводке С.К. Черепанова [39], объем подклассов покрытосеменных растений – по системе А.Л. Тахтаджяна [40].

Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот видов с половой дифференциацией использован критерий χ^2 [41]. Величина χ^2 вычисляется по формуле

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^{\Sigma} \sum_{j=1}^{km(n_{ij} - \tilde{n}_{ij})^2} \frac{km(n_{ij} - \tilde{n}_{ij})^2}{\tilde{n}_{ij}},$$

где \tilde{n}_{ij} — ожидаемые численности, определяемые как $\tilde{n}_{ij} = (N_i \bullet n_j)/N$ (здесь $N = N_1 + N_2 + \ldots + N_k$, $n_j = n_{1j} + n_{2j} + \ldots + n_{kj}$); k — общее число выборок, n_{ij} — численность фенотипа j в i-выборке; N_i — объем i-выборки; N — суммарная численность всех k выборок, n_j — суммарная численность фенотипа j во всех k выборках. Число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k-1) \bullet (m-1)$, где k — число сравниваемых выборок, а m — общее число разных фенотипов.

Для наглядности построены точечные графики соотношения фактическая численность / теоретическая численность диэцичных и моноэцичных видов с определённым эколого-биологическим признаком. Статистическая обработка материала и построение графиков проведены с помощью программы Microsoft Excel: Mac 2011.

Результаты исследования и обсуждение

Гермафродитные и раздельнополые виды. У 152 видов из 326 семенных древесных растений флоры Сибири образуются однополые цветки или стробилы, т.е. 46,6% видов обладают половой дифференциацией (таблица). Следовательно, половая дифференциация древесных растений в исследуемой флоре оказалась такой же глубокой, что и у древесных растений в тропических флорах разных регионов (см. таблицу).

Встречаемость половых форм у древесных растений в разных флорах / Percentage occurrence of sexual systems for woody plants in different floras

Расположение /	Число Половые формы, % / видов / Sexual systems, %						Источ-	
Geographical location	No. species	O/ H	M / M	AM / AM	Д/ D	ГД/ GD	ПГ / PG	ник / Source
Равнинные леса (Коста-Рика) / Lowland forests (Costa Rica)	333	65,5	11,4	_*	23,1	-	-	[6]
Тропические леса (Северная Австралия) / Tropical forests (northern Australia)	1100	59,9	22,1	ı	16,8	I	I	[10]
Влажные вечнозелёные леса (Западные Гаты, Индия) / Tropical rainforest (Western Ghats, India)	656	57,1	6,1	-	20,6	_	16,2	[42]
Равнинный смешанный диптерокарповый лес (Малайзия) / Dipterocarp mixed forest (Malaysia)	711	60,0	14,0	-	26,0	-	-	[43]
Субтропические леса (Австралия) / Subtropical rainforest (Australia)	152	60,5	22,4	-	17,1	-	_	[44]
Умеренный пояс (Сибирь) / Temperate zone (Siberia)	326	53,4	8,9	0,9	35,0	1,8	-	Данная paбота / This work

Примечание. О – гермафродитные, М – моноэцичные, АМ – андромоноэцичные, Д – диэцичные, ГД – гинодиэцичные, ПГ – полигамные растения; * – отсутствие половой формы. /

Note. Sexual systems: H - hermaphrodites, M - monoecious, AM - andromonoecious, D - dioecious, GD - gynodioecious, PG - polygamous, * - not available.

Голосеменные растения во флоре Сибири, как и в мировой флоре, полностью состоят из негермафродитных видов. Древесные растения у покрытосеменных встречаются в шести подклассах: *Ranunculidae*, *Caryophyllidae*, *Dilleniidae*, *Hamamelidae*, *Rosidae* и *Lamiidae* [45–49]. Среди цветковых растений доля видов с негермафродитными цветками составляет 42,0%.

Из 31 семейства семенных древесных растений, свойственных флоре Сибири (рис. 1), 16 включают только виды с гермафродитными цветками. Большинство этих семейств представлены малым числом видов, исключение составляют: Ericaceae (29 видов), Fabaceae (19), Caprifoliaceae (9) и Ranunculaceae (6). В 5 семействах из 31, кроме гермафродитизма, распространены и другие половые формы: Rosaceae (4 раздельнополых вида из 66), Grossulariaceae (3 из 17), Lamiaceae (5 из 8), Rhamnaceae (4 из 5) и Thymelaeaceae (1 из 2). Оставшиеся 10 семейств включают только виды с однополыми цветками или стробилами: Salicaceae (84 вида), Betulaceae (17), Ephedraceae (12), Pinaceae (9), Cupressaceae (5) и др.

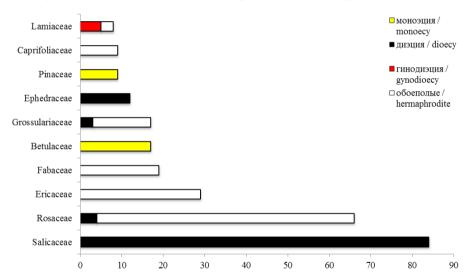


Рис. 1. Ведущие семейства древесных семенных растений флоры Сибири (270 видов; 82,8% от общего числа видов).
По оси абсцисс — число видов, по оси ординат — семейства / Fig. 1. Ten most abundant families of woody plants in Siberia and their breeding systems (270 species; 82.8% of woody flora).
On the abscissa axis - number of species, on the ordinate axis - families

Из 80 родов древесных растений Сибири (рис. 2) 52 включают только гермафродитные виды. Наиболее крупные роды этой группы: *Rhododendron*, *Cotoneaster*, *Rosa*, *Spiraea*, *Caragana*, *Lonicera*. Виды, входящие в состав 5 родов, кроме гермафродитизма обладают и другими половыми формами: *Daphne*, *Ribes*, *Dryas*, *Pentaphylloides*, *Thymus*. 23 рода состоят из видов толь-

ко с однополыми цветками или стробилами. Наиболее крупные роды этой группы: Juniperus, Epherda, Salix, Betula, Rhamnus.

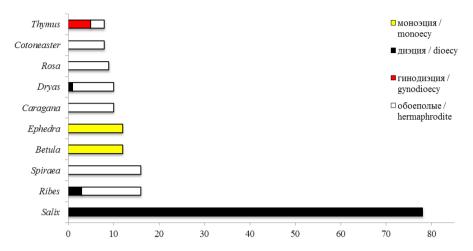


Рис. 2. Ведущие роды древесных семенных растений флоры Сибири (179 видов; 54,9% от общего числа видов).

По оси абсцисс – число видов, по оси ординат – роды / Fig. 2. Ten most abundant genera of woody plants in Siberia and their breeding systems (179 species; 54.9% of woody flora).

On the abscissa axis - number of species, on the ordinate axis - genera

Жизненные формы. Наиболее часто древесные растения в Сибири представлены кустарниками - 53,1% от общего числа видов. Деревья встречаются реже, чем кустарнички, - 20,6 и 26,4% соответственно. Доля видов с половой дифференциацией различается среди трёх типов жизненных форм, выделенных по системе И.Г. Серебрякова. Наиболее часто виды с негермафродитными цветками или стробилами встречаются у деревьев – 79,1%. Кустарники и кустарнички характеризуются значительно более низкой частотой негермафродитных видов – 35,3 и 44,2% соответственно. Самым широким спектром половых форм обладают кустарники, у которых встречаются все четыре варианта половой дифференциации – моноэция, андромоноэция, диэция и гинодиэция. Самым узким спектром половых форм характеризуются кустарнички, у которых выявлены только диэция и гинодиэция. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (рис. 3) показывает, что у деревьев частота встречаемости моноэции статистически значимо выше ($\chi^2 = 49,15$; p < 0,001), чем диэции и гермафродитизма. У кустарников и кустарничков доля обоеполых форм значительно выше, чем можно было ожидать, исходя из теоретических предположений.

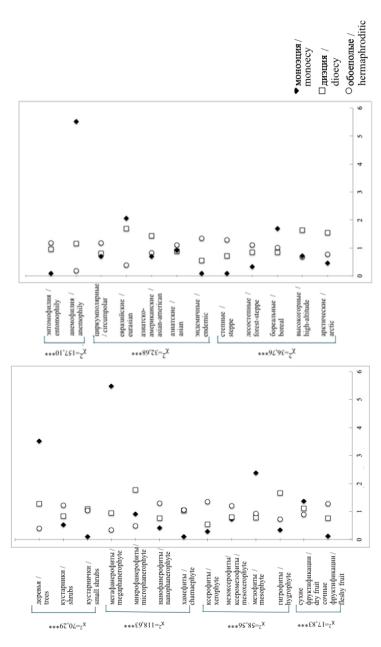
Анализ распределения половой дифференциации у жизненных форм, выделенных по системе С. Raunkiaer, показывает более высокую долю не-

гермафродитных видов среди мега- и микрофанерофитов — 82,1 и 74,0% соответственно. Нанофанерофиты и хамефиты обладают в два с лишним раза более низкой частотой встречаемости раздельнополых видов — 31,3 и 43,2% соответственно. Четыре типа жизненных форм отличаются по спектру половых форм. Наиболее узким половым спектром обладают мегафанерофиты и хамефиты, у которых выявлено по две половые формы. Наиболее широким спектром половых форм характеризуются нанофанерофиты, у которых встречаются все четыре формы половой дифференциации. Соотношение фактических и теоретических численностей половых форм (рис. 3) показывает наличие достоверной связи между мегафанерофитами и моноэцией ($\chi^2 = 81,13$; p < 0,001), с одной стороны, микрофанерофитами и диэцией ($\chi^2 = 13,96$; p < 0,01), с другой стороны. У нанофанерофитов и хамефитов частота встречаемости обоеполых форм значительно выше, чем теоретически можно было предположить.

Способ опыления. У древесных растений Сибири по способу опыления преобладают энтомофильные виды — 81,9% от общего числа видов. При этом все без исключения голосеменные растения относятся к анемофильным видам. Доля гермафродитных и раздельнополых видов сильно варьирует у растений с разным способом опыления. У анемофильных растений частота встречаемости негермафродитных видов более чем в два раза выше, чем у энтомофильных: 89,8 и 37,1% соответственно. Все без исключения моноэцичные виды характеризуются анемофилией (см. рис. 3). Связи между диэцией и способом опыления у древесных растений Сибири не выявлено.

Сухие и сочные фруктификации. Во флоре Сибири у древесных растений преобладают виды с сухими фруктификациями — 70,9% от общего числа видов. Соотношение раздельнополых и гермафродитных видов также выше у растений с сухими стробилами или плодами, чем с сочными, — 52,8% против 31,6% соответственно. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) показывает, что моноэция ассоциирует с сухими фруктификациями ($\chi^2 = 9,27$; p < 0,01), а гермафродитизм чаще встречается у видов с сочными стробилами или плодами. Не выявлена связь между диэцией и сочными фруктификациями, что скорее всего связано с общей низкой долей растений с сочными фруктификациями на территории Сибири.

Типы ареалов. У древесных растений Сибири явно преобладают виды с азиатскими ареалами – 63,8% от общего числа видов. Наиболее редко встречаются виды с эндемичными (6,4%) и азиатско-американскими (4,9%) ареалами. Среди видов с разными типами ареалов отмечается неравномерное распределение гермафродитных и раздельнополых растений. Соотношение фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) показывает явное преобладание среди моноэцичных видов растений с евразийскими ареалами, а среди диэцичных видов – с евразийскими и азиатско-американскими ареалами.



оси ординат – эколого-биологические признаки. Значение соотношения > 1 указывает, что определённая половая форма эколого-биологическим признаком. По оси абсцисс – соотношение фактических и ожидаемых численностей видов, по Рис. 3. Соотношение фактических и ожидаемых численностей для дизцичных и монозцичных видов с определённым связана с данным признаком. Значение χ^2 указывает на статистическую значимость различий (***p < 0,001) /

Fig. 3. Ratio of observed to expected species for ecological traits. A value > 1 indicates that the breeding system is overrepresented for the trait group, under the assumption that the breeding system and the ecological trait are statistically independent. χ^2 values shown next to each comparison (***p < 0.001)

В то же время виды с эндемичными ареалами чаще всего являются гермафродитными растениями.

Экологические группы. По экологической приуроченности древесные растения в Сибири чаще всего являются мезофитами (30,4% от общего числа видов) или гигрофитами (31,3%). Разные экологические группы по степени увлажнения характеризуются неравномерным соотношением раздельнополых и гермафродитных видов. У древесных растений Сибири по мере увеличения степени увлажнения в ряду ксерофиты – ксеромезофиты, мезоксерофиты – мезофиты – гигрофиты отмечается постепенное возрастание доли раздельнополых видов от 28,2% у ксерофитов до 61,8% у гигрофитов. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) демонстрирует, что гермафродитные растения чаще всего ксерофиты или ксеромезофиты-мезоксерофиты, в то время как моноэцичные и диэцичные виды – мезофиты или гигрофиты соответственно ($\chi^2 = 58,56$; p < 0,001).

Поясно-зональные группы. Почти половина всех древесных растений Сибири встречается в бореальных сообществах — 48,8% от общего числа видов. Самая низкая общая численность древесных видов голосеменных и покрытосеменных растений отмечается в лесостепных (10,4%) и арктических (7,4%) сообществах. Соотношение раздельнополых и гермафродитных видов также неравномерно в разных поясно-зональных группах. Наименьшее число раздельнополых растений встречается в степных сообществах — 31,7%; наоборот, в самых суровых условиях высокогорий и арктических территорий доля негермафродитных растений максимальна — 63,8 и 58,3% соответственно. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) показывает, что гермафродитные растения связаны со степными сообществами, моноэцичные — с бореальным комплексом видов, а диэцичные — с высокогорными и арктическими ландшафтами.

Флористические провинции. Древесные растения крайне неравномерно распределены в семи флористических провинциях Сибири. Наиболее высокая абсолютная численность древесных растений наблюдается в Байкальской гемибореальной провинции — 214 видов, или 65,6% от общего числа древесных видов в Сибири. Наименьшая абсолютная численность древесных растений отмечается в Урало-Западно-Сибирской бореальной провинции — 85 видов, или 26,1% от общего числа видов. Такая же неравномерность отмечается в соотношении раздельнополых и гермафродитных растений в пределах разных флористических провинций. В четырёх провинциях — Сибирская арктико-гипарктическая, Сибирская северо-восточная горногипарктическая, Урало-Западно-Сибирская бореальная и Тунгусско-Ленская бореальная — доля раздельнополых видов выше, чем гермафродитных: 51,8—59,5%. Минимальная частота встречаемости раздельнополых растений отмечается в Западно-Сибирской гемибореальной, Алтае-Енисейской горногемибореальной, Байкальской гемибореальной провинциях (47,7—48,3%).

Иными словами, в провинциях с более суровыми условиями существования и низкой теплообеспеченностью общая численность древесных растений минимальна, но среди них чаще, чем в провинциях с более высокой теплообеспеченностью, встречаются виды с раздельнополыми стробилами или цветками. Аналогичные данные по изменению общей численности древесных растений в зависимости от теплообеспеченности флористических провинций выявлены и другими исследователями [50].

Половые формы. У 152 видов семенных древесных растений флоры Сибири выявлено четыре половые формы: моноэция, андромоноэция, диэция и гинодиэция.

Моноэция. Группа моноэцичных растений насчитывает 29 видов, что составляет 8,9% по отношению ко всем видам флоры, и включает представителей 4 семейств: *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*. На основе анализа экологических корреляций моноэции с изученными эколого-биологическими особенностями древесных растений можно заключить следующее. Моноэцичные растения чаще всего представляют собой деревья или мегафанерофиты, с анемофильным опылением и сухими стробилами или плодами, мезофиты по своей экологической природе, имеющие евразийский ареал и составляющие основу бореального комплекса видов.

Андромоноэция. К андромоноэцичным растениям относится 3 вида: Cerasus fruticosa Pallas (Rosaceae), Elaeagnus angustifolia L., E. argentea Pursh (Elaeagnaceae). Андромоноэция как половая форма довольно редко встречается у древесных растений [51]. Малая численность андромоноэцичных видов не позволила выявить связи данной формы половой дифференциации с эколого-биологическими признаками.

Диэция. 114 (35,0%) диэцичных видов семенных растений данной флоры относится к 10 семействам. Подавляющее большинство (73,4%) диэцичных видов относится к сем. Salicaceae. Изучение экологических корреляций диэции показало, что диэцичные растения чаще всего являются микрофанерофитами, гигрофитами, обладают евразийскими или азиатско-американскими ареалами, сухими фруктификациями, произрастают в суровых высокогорных или арктических условиях.

Гинодиэция обнаружена у 6 видов из двух семейств: *Thymelaeaceae* (1 вид) и *Lamiaceae* (5 видов). Гинодиэция как половая форма довольно редко встречается у древесных растений, преобладая у травянистых поликарпических растений [52]. Малая численность гинодиэцичных видов накладывает ограничения и приводит к невозможности применения статистических параметров для установления связей между данной половой формой и изученными признаками у древесных семенных растений. Анализ распространения половых форм и их корреляций у древесных

Анализ распространения половых форм и их корреляций у древесных растений Сибири показал следующее. Частота встречаемости раздельнополых видов среди древесных растений флоры Сибири в целом сопоставима с другими флорами как тропического, так и умеренного поясов. У древесных

растений Сибири отмечается высокая доля диэцичных и моноэцичных видов (см. таблицу). Частота распространения диэции и моноэции у древесных растений Сибири оказывается такой же, как и во флорах дождевых тропических лесов, которые считаются наиболее богатыми по числу составляющих их диэцичных и моноэцичных видов. У древесных растений Сибири, как и в других флорах (см. таблицу), отмечается низкая доля других половых форм — андромоноэции и гинодиэции. Последний факт объясняется тем, что андромоноэция и гинодиэция чаще всего ассоциируют с травянистыми или полудревесными жизненными формами и достаточно редки у древесных растений [51, 52].

Ряд эколого-биологических особенностей древесных растений флоры Сибири коррелирует с половыми формами. У древесных растений Сибири наблюдается положительная корреляция между диэцией и микрофанерофитами, гигрофитами, евразийским или азиатско-американским распространением, сухими фруктификациями, высокогорными и арктическими ландшафтами. В Сибири перечисленные корреляции обусловлены широким распространением в умеренной зоне Северного полушария семейства Salicaceae (84 вида). В местах повышенного увлажнения, особенно по берегам водоёмов и в речных долинах, ивы почти везде принадлежат к числу доминирующих растений. Особенно широким становится участие Salicaceae в растительном покрове лесотундры, тундры, в субальпийском и альпийском поясах гор.

Часто отмечаемая другими исследователями [5, 7, 53, 56, 57] связь диэции с сочными плодами в тропических флорах объясняется следующим. При диэции происходит перераспределение ресурсов и функций между мужскими и женскими особями, что повышает общий успех однополых особей в сравнении с гермафродитными. Это выражается в больших затратах на образование будущих поколений, в частности проявляется в формировании крупных и сочных плодов, которые привлекают специализированных животных, являющихся агентами их переноса. Более эффективное распространение семян или частей плодов на дальние расстояния специализированными векторами переноса в свою очередь повышает успех женских особей в сравнении с гермафродитными. Однако в умеренных широтах образование сочных плодов встречается достаточно редко, что связано, с одной стороны, с более суровыми условиями существования, а с другой стороны, со снижением как количественного, так и качественного разнообразия животных как потенциальных агентов их переноса. В результате у древесных растений Сибири не выявлено связи между диэцией и сочными плодами.

Другая часто встречающаяся в тропических флорах корреляция диэции с биотическим (чаще всего неспециализированными мелкими насекомыми) опылением [1, 5, 7, 56] не отмечена у древесных растений Сибири. В условиях влажных тропических лесов анемофилия как способ распространения пыльцы встречается крайне редко [58], что обусловлено несколькими причинами:

высокой частотой дождей, большим видовым разнообразием растений на единицу площади, сложноорганизованной структурой сообществ и обилием различных животных как потенциальных агентов переноса пыльцы. В умеренных широтах количественное и качественное разнообразие животных значительно снижается по сравнению с тропиками, что привело к кардинальной перестройке системы опыления у многих ландшафтообразующих растений.

Моноэцичные растения представляют собой обычно деревья или мегафанерофиты, мезофиты, с анемофильным опылением и сухими фруктификациями, евразийскими ареалами, наиболее широко распространённые в бореальных ландшафтах. Выявленные корреляции обусловлены большим числом в Сибири видов семейства Betulaceae (17 видов), обладающих перечисленными признаками. Виды сем. Betulaceae – типичные бореальные растения, наиболее полно представленные во флорах Восточной Азии и Северной Америки. Они являются важными составными элементами лесных формаций, а местами образуют чистые лесные и кустарниковые сообщества, выполняя в некоторых районах ландшафтообразующую роль. Виды сем. Betulaceae хорошо приспособлены даже к суровым условиям Севера и высокогорий. У анемофильных моноэцичных древесных растений отмечается целый ряд приспособлений для обеспечения ксеногамии или существенного снижения идиогамии: чётко выраженная протогиния (более раннее цветение пестичных цветков), взаимное пространственное расположение тычиночных и пестичных цветков (последние, как правило, расположены в нижней части соцветия), наличие системы самонесовместимости. Экологические корреляции моноэции описаны и изучены в гораздо меньшей степени, чем диэции, что в настоящее время затрудняет сравнение и анализ полученных нами результатов для древесных растений Сибири.

Анализ связей между эколого-биологическими особенностями растений и существованием половой дифференциации в форме диэции показал, что появление раздельнополости чаще всего происходит в филумах, в которых наблюдается сочетание у таксонов определённого набора признаков - тропическое распространение, древесная форма роста, биотическое опыление, мелкие невзрачные цветки, многоцветковые соцветия и сочные плоды [53]. Исследователи предполагают, что перечисленные признаки не были причинами появления диэции у таксонов с таким комплексом экологических особенностей. Скорее всего, возникновение диэции у таксонов с таким сочетанием признаков обусловлено преимуществами, которые предоставляет сама диэция – гарантированный аутбридинг и отсутствие инбредной депрессии [54-56]. В итоге таксоны, обладающие диэцией и перечисленным комплексом признаков, эволюционно более успешны, что выражается в относительном богатстве видов, чем родственные таксоны без диэции [57]. Поэтому связь между древесной формой роста и раздельнополостью в форме моно- и диэции скорее всего может быть не прямой, а опосредованной. Существование половой дифференциации у древесных растений,

видимо, обусловлено большой продолжительностью их жизни и крупными размерами. Чем больше продолжительность жизни особей вида, тем меньше потомков доживает до половой зрелости и медленнее происходит обновление популяции. Это предъявляет жёсткие требования к эволюционному совершенствованию таких видов растений. Одно из направлений повышения эволюционной пластичности долгоживущих видов лежит на пути перехода к раздельнополости для обеспечения аутбридинга и снижения вероятности инбридинга. Несмотря на предполагаемую косвенность ассоциаций между комплексом признаков и диэцией, необходимы дальнейшие исследования в этом направлении для выяснения особенностей экологических корреляций диэции и других половых форм, по-разному проявляющихся в подклассах или надпорядках цветковых растений [53].

Адаптивное значение половой дифференциации заключается не только в обеспечении ксеногамии, повышающей гетерозиготность популяций, но и в дифференциации половых форм по экологическим нишам, что неоднократно отмечалось разными исследователями [9, 43, 55]. Неодинаковая требовательность разных половых форм к условиям обитания уменьшает внутривидовую конкуренцию и повышает общую конкурентоспособность видов, характеризующихся половым полиморфизмом.

Заключение

Древесные семенные растения в Сибири характеризуются высокой степенью раздельнополости – 152 вида из 326 образуют четыре половые формы: диэция (114 видов; 35,0%), моноэция (29 видов; 8,9%), гинодиэция (6 видов; 1,8%) и андромоноэция (3 вида; 0,9%). По соотношению раздельнополых и гермафродитных видов древесные растения Сибири не уступают в этом древесным растениям тропических флор. Из 31 семейства древесных растений Сибири 16 включают только гермафродитные виды, 5 сочетают гермафродитные и раздельнополые виды, и 10 семейств представлены исключительно раздельнополыми видами. Анализ экологических корреляций наиболее широко распространённых половых форм – диэции и моноэции – показал следующее. Диэцичные растения чаще всего являются микрофанерофитами, гигрофитами, обладают евразийскими или азиатско-американскими ареалами, сухими фруктификациями, произрастают в суровых высокогорных или арктических условиях. Моноэцичные растения представляют собой обычно деревья или мегафанерофиты, мезофиты с анемофильным опылением и сухими фруктификациями, евразийскими ареалами и являются основными бореальными видами в Сибири. В флористических провинциях с более суровыми условиями существования и низкой теплообеспеченностью общая численность древесных растений минимальна, но среди них чаще, чем в провинциях с более высокой теплообеспеченностью, встречаются виды с раздельнополыми стробилами или цветками (51,8-59,5%).

Литература

- Bawa K.S., Opler P.A. Dioecism in tropical forest trees // Evolution. 1975. Vol. 29, № 1. P. 167–179.
- 2. *Tropical* trees: variation, breeding, and conservation / ed. by J. Burley, J. Burley, B.T. Styles. London: Academic Press, 1976. 243 p.
- 3. *Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.* Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2002. 707 с.
- 4. *Darwin C*. The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray, 1877. 352 p.
- 5. Renner S.S., Ricklefs R.E. Dioecy and its correlates in the flowering plants // American Journal of Botany. 1995. Vol. 82, № 5. P. 596–606.
- 6. *Bawa K.S.*, *Perry D.R.*, *Beach J.H.* Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms // American Journal of Botany. 1985. Vol. 72, № 3. P. 331–345.
- 7. Fox J.F. Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination and dispersal // Oecologia. 1985. Vol. 67, № 2. P. 244–249.
- 8. *Godley E.J.* Flower biology in New Zealand // New Zealand Journal of Botany. 1979. Vol. 17, № 4. P. 441–466.
- 9. *Bawa K.S.* Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants // Biotropica. 1992. Vol. 24, № 2. P. 250–255.
- 10. *Gross C.L.* A comparison of the sexual systems in the trees from the Australian tropics with other tropical biomes more monoecy but why? // American Journal of Botany. 2005. Vol. 92, № 6. P. 907–919.
- 11. *Chen X.-S., Li Q.-J.* Patterns of plant sexual systems in subtropical evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountains, SW China // Journal of Plant Ecology. 2008. Vol. 1, № 3. P. 179–185.
- 12. Vary L.B., Gillen D.L., Randrianjanahary M., Lowry P.P., Sakai A.K., Weller S.G. Dioecy, monoecy, and their ecological correlates in the littoral forest of Madagascar // Biotropica. 2011. Vol. 43, № 5. P. 582–590.
- 13. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- 14. *Конспект* флоры Сибири: сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск: Наука, 2005. 362 с.
- 15. Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 384 с.
- 16. *Флора* Сибири. *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae* / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 1. 199 с.
- 17. *Флора* Сибири. *Rosaceae* / под ред. А.В. Положий, Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 8. 199 с.
- 18. *Флора* Сибири. *Salicaceae–Amaranthaceae* / под ред. И.М. Красноборова, Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1992. Т. 5. 311 с.
- 19. *Флора* Сибири. *Portulacaceae–Ranunculaceae* / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1993. Т. 6. 309 с.
- 20. *Флора* Сибири. *Berberidaceae—Grossulariaceae* / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 7. 311 с.
- 21. *Флора* Сибири. *Fabaceae (Leguminosae)* / под ред. А.В. Положий, Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 9. 279 с.
- 22. *Флора* Сибири. *Geraniaceae—Cornaceae* / под ред. Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1996. Т. 10. 253 с.
- 23. *Флора* Сибири. *Solanaceae—Lobeliaceae* / под ред. А.В. Положий, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1996. Т. 12. 207 с.

- Флора Сибири. Pyrolaceae—Lamiaceae (Labiatae) / под ред. Л.И. Малышева. Новосибирск: Наука, 1997. Т. 11. 296 с.
- Флора Сибири. Дополнения, исправления, указатели к томам 1–13 / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой, К.С. Байкова. Новосибирск: Наука, 2004. Т. 14. 188 с.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd I. 400 s.
- 27. *Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd II. T. I. 696 s.
- 28. *Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd II. T. II. 705 s.
- 29. *Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1904. Bd III. T. I. 570 s.
- 30. *Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1905. Bd III. T. II. 598 s.
- 31. *Cruden R.W., Lloyd R.M.* Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? // American Journal of Botany. 1995. Vol. 82, № 6. P. 816–825.
- 32. Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.
- 33. *Raunkiaer C.* The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.
- 34. *Малышев Л.И.*, *Пешкова Г.А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.
- 35. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Наука, 1960. 450 с.
- Растительный покров Хакасии / под ред. А.В. Куминовой. Новосибирск : Наука, 1976. 424 с.
- 37. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: КМК, 2004. 131 с.
- 38. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
- 39. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья—95, 1995. 990 с.
- 40. Takhtajan A. Flowering plants. Berlin: Springer Verlag, 2009. 871 p.
- 41. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- 42. Krishnan R.M., Ramesh B.R. Endemism and sexual systems in the evergreen tree flora of the Western Ghats, India // Diversity and Distributions, 2005. Vol. 11, № 6, P. 559–565.
- 43. *Ashton P.S.* Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence // Biological Journal of the Linnean Society. 1969. Vol. 1, № 1–2. P. 155–196.
- 44. *Adam P., Williams G.* Dioecy, self-compatibility and vegetative reproduction in Australian subtropical rainforest trees and shrubs // Cunninghamia. 2001. Vol. 7, № 1. P. 89–100.
- 45. Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса Lamiidae в Сибири. Обзор литературы // Растительный мир Азиатской России. 2011. № 2 (8). С. 49–53.
- 46. *Godin V.N.* Analysis of sexual polymorphism of the plant from subclass Rosidae in Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, № 3. P. 337–342.
- 47. Годин В.Н. Половой полиморфизм у представителей подклассов Hamamelididae и Dilleniidae в Сибири: обзор литературы // Вестник Тверского государственного университета. Биология и экология. 2012. Вып. 26, № 16. С. 95–106.
- 48. *Годин В.Н.* Половой полиморфизм видов растений подклассов *Magnoliidae* и *Ranunculidae* в Сибири. Обзор литературы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2013. № 2. С. 70–77.

- 49. Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Caryophyllidae* в Сибири. Обзор литературы // Растительный мир Азиатской России. 2013. № 2 (12). С. 55–60.
- 50. *Petropavlovskii B.S., Urusov V.M., Brizhataya A.A.* Distribution of life forms in the dendroflora of the Russian Far East in connection with heat supply and influence of the ocean // Russian Journal of Ecology, 2011. Vol. 42, № 2. P. 98–102.
- 51. *Bertin R.I.* The evolution and maintenance of andromonoecy // Evolutionary Theory. 1982. Vol. 6, № 1. P. 25–32.
- 52. *Годин В.Н., Демьянова Е.И*. О распространении гинодиэции у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
- 53. Vamosi J.C., Otto S.P., Barrett S.C.H. Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms // Journal of Evolutionary Biology. 2003. Vol. 16, № 5. P. 1006– 1018.
- 54. *Stebbins G.L.* Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1958. Vol. 23. P. 365–378.
- 55. Maynard Smith J. Evolution of sex. New York: Cambridge Univ. Press, 1978. 222 p.
- 56. Steiner K.E. Dioecism and its correlates in the Cape flora of South Africa // American Journal of Botany. 1988. Vol. 75, № 11. P. 1742–1754.
- 57. *Vamosi J.C., Vamosi S.M.* The role of diversification in causing the correlates of dioecy // Evolution. 2004. Vol. 58, № 4. P. 723–731.
- 58. Whitehead D.R. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations // Evolution. 1969. Vol. 23, № 1. P. 28–35.

Поступила в редакцию 14.03.2014 г.; повторно 04.08. 2014 г.; принята 27.08.2014 г.

Годин Владимир Николаевич — д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники биологохимического факультета Московского педагогического государственного университета (г. Москва, Россия).

E-mail: godinvn@yandex.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 17–36

Vladimir N. Godin

Department of Botany, Faculty of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russian Federation.

E-mail: godinvn@yandex.ru

Sexual forms and their ecological correlates of woody gymnosperms and angiosperms in Siberia

A principal goal of comparative biology is to determine the presence of correlations between morphological and ecological characters to gain an insight into the evolution and adaptive significance of organismal traits. This approach has been used in seed plants to understand the evolution of separate sexes from hermaphroditism.

326 species of woody seed plants belonging to 80 genera and 31 families are found in Siberia. Woody seed plants are characterized by a high degree of sexual differentiation: 26 species of gymnosperms form unisexual strobili and 126 species of angiosperms have unisexual flowers.

At the family level, 16 of 31 families in Siberian flora contain hermaphroditic taxa (Ericaceae, Fabaceae, Caprifoliaceae, Ranunculaceae etc.). Five of 31 families have

mixed sex expression types (hermaphroditic + nonhermaphroditic) within a family (Rosaceae, Grossulariaceae, Lamiaceae, Rhamnaceae, Thymelaeaceae). For the rest of the families, 10 of them are exclusively nonhermaphroditic (Salicaceae, Betulaceae, Ephedraceae, Pinaceae, Cupressaceae etc.). At the genus level, 52 of the 80 genera only contain hermaphroditic taxa (Rhododendron, Cotoneaster, Rosa, Spiraea, Caragana, Lonicera etc.), 5 of them contain hermaphroditic and nonhermaphroditic taxa (Daphne, Ribes, Dryas, Pentaphylloides, Thymus), 23 of them are exclusively nonhermaphroditic taxa (Juniperus, Epherda, Salix, Betula, Rhamnus etc.).

In woody plants of Siberia four sexual forms are revealed: dioecy (114 species; 35.0%), monoecy (29 species; 8.9%), gynodioecy (6 species; 1.8%) and andromonoecy (3 species; 0.9%). We analyzed the relationship between sexual forms of plants and a number of their ecological and biological characteristics: life forms, mode of pollination, the structural features of fructifications, habitat type, zonal group and an ecological group. It is shown that dioecious plants are likely to be microphanerophytes, hygrophytes, have Eurasian or Asian-American areas, dry fructifications and grow in harsh alpine or arctic conditions. Monoecious plants are usually trees, megaphanerophytes or mesophytes with anemophilous pollination and dry fructifications, having Eurasian areas and being the main boreal species in Siberia. We revealed a highly unequal distribution of the general number of woody plants and the ratio of diclinous and hermaphrodite species in seven floristic provinces depending on their heat supply.

Future work aimed at untangling the complex web of trait correlations with dioecy in terms of their presence, cause, and priority will be critical for understanding the ecological mechanisms responsible for the evolution of separate sexes from combined sexes in flowering plants.

The article contains 3 figures, 58 ref.

Key words: sexual forms; woody plants; gymnosperms; angiosperms; ecological correlates; Siberia.

References

- Bawa KS, Opler PA. Dioecism in tropical forest trees. Evolution. 1975;29(1):167-179. doi: 10.2307/2407150
- 2. Tropical trees: variation, breeding, and conservation. Burley J, Styles BT, editors. London: Academic Press; 1976. 243 p.
- 3. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. Drevesnye rasteniya Aziatskoy Rossii [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk: SB RAN Publ.; 2002. 707 p. In Russian
- Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray; 1877. 352 p.
- 5. Renner SS, Ricklefs RE. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*. 1995;82(5):596-606. doi: 10.2307/2445418
- Bawa KS, Perry DR, Beach JH. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany*. 1985;72(3):331-345. doi: 10.2307/2443526
- 7. Fox JF. Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination and dispersal. *Oecologia*. 1985;67(2):244-249. doi: 10.1007/BF00384293
- Godley EJ. Flower biology in New Zealand. New Zealand Journal of Botany. 1979;17(4):441-466. doi: 10.1080/0028825X.1979.10432564
- 9. Bawa KS. Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants. *Biotropica*. 1992;24(2):250-255. doi: 10.2307/2388519
- 10. Gross CL. A comparison of the sexual systems in the trees from the Australian tropics with other tropical biomes more monoecy but why? *American Journal of Botany*. 2005;92(6):907-919. doi: 10.3732/ajb.92.6.907

- Chen XS, Li QJ. Patterns of plant sexual systems in subtropical evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountains, SW China. *Journal of Plant Ecology*. 2008;1(3):179-185. doi: 10.1093/jpe/rtn019
- 12. Vary LB, Gillen DL, Randrianjanahary M, Lowry PP, Sakai AK, Weller SG. Dioecy, monoecy, and their ecological correlates in the littoral forest of Madagascar. *Biotropica*. 2011;43(5):582-590. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00742.x
- Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants].
 Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
- Konspekt flory Sibiri: sosudistye rasteniya [Synopsis of Siberian flora: vascular plants]. Baykov KS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 362 p. In Russian
- 15. Koropachinskiy IYu. Drevesnye rasteniya Sibiri [Woody plants of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 384 p. In Russian
- Flora Sibiri. Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae [Flora of Siberia. Lycopodiaceae— Hydrocharitaceae]. Krasnoborov IM, editor. Vol. 1. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 199 p. In Russian
- 17. Flora Sibiri. Rosaceae [Flora of Siberia. Rosaceae]. Vol. 8. Polozhiy AV, Malyshev LI, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 199 p. In Russian
- Flora Sibiri. Salicaceae–Amaranthaceae [Flora of Siberia. Salicaceae–Amaranthaceae].
 Vol. 5. Krasnoborova IM, Malyshev LI, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1992. 311 p. In Russian
- Flora Sibiri. Portulacaceae—Ranunculaceae [Flora of Siberia. Portulacaceae—Ranunculaceae].
 Vol. 6. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.;
 1993. 309 p. In Russian
- Flora Sibiri. Berberidaceae—Grossulariaceae [Flora of Siberia. Berberidaceae—Grossulariaceae]. Vol. 7. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1994. 311 p. In Russian
- Flora Sibiri. Fabaceae (Leguminosae) [Flora of Siberia. Fabaceae (Leguminosae)]. Vol. 9.
 Polozhiy AV, Malyshev LI, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1994.
 279 p. In Russian
- Flora Sibiri. Geraniaceae–Cornaceae [Flora of Siberia. Geraniaceae–Cornaceae]. Vol. 10.
 Peshkova GA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1996. 253 p. In Russian
- Flora Sibiri. Solanaceae–Lobeliaceae [Flora of Siberia. Solanaceae–Lobeliaceae]. Vol. 12.
 Polozhiy AV, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1996.
 207 p. In Russian
- Flora Sibiri. Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae) [Flora of Siberia. Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae)]. Vol. 11. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1997. 296 p. In Russian
- 25. Flora Sibiri. Dopolnenija, ispravlenija, ukazateli k tomam 1–13 [Flora of Siberia. Additions, corrections, pointers to Volumes 1-13]. Vol. 14. Malyshev LI, Peshkova GA, Baykov KS, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2004. 188 p. In Russian
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann;
 1898. 400 s. In German
- 27. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II. T. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 696 s. In German
- 28. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II. T. II. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1899. 705 s. In German
- 29. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd III. T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1904. 570 s. In German
- 30. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd III. T. II. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1905. 598 s. In German

- 31. Cruden RW, Lloyd RM. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? *American Journal of Botany*. 1995;82(6):816-825. doi: 10.2307/2445622
- 32. Godin VN. Polovaya differentsiatsiya u rasteniy. Terminy i ponyatiya [Sex differentiation in plants. Terms and notions]. *Zhurnal obshchey biologii*. 2007;68(2):98-108. In Russian
- 33. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press; 1934. 632 p.
- 34. Malyshev LI, Peshkova GA. Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaykal'e i Zabaykal'e) [Features and genesis of Siberian flora (Cis-Baikal and Trans-Baikal)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 265 p. In Russian
- 35. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [The vegetation cover of the Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1960. 450 p. In Russian
- 36. Rastitel'nyy pokrov Khakasii [The vegetation cover of Khakassia]. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 424 p. In Russian
- 37. Sekretareva NA. Sosudistye rasteniya Rossiyskoj Arktiki i sopredel'nykh territoriy [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent areas]. Moscow: KMK Publ.; 2004. 131 p. In Russian
- 38. Bezdelev AB, Bezdeleva TA. Zhiznennye formy semennykh rasteniy Dal'nego Vostoka Rossii [Life forms of seed plants in the Far East of Russia]. Vladivostok: Dalnauka Publ.; 2006. 296 p. In Russian
- 39. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states]. Saint-Petersburg: Mir i sem'ja-95 Publ.; 1995. 990 p. In Russian
- Takhtajan A. Flowering plants. Berlin: Springer Verlag; 2009. 871 p. doi: 10.1007/978-1-4020-9609-9
- 41. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population biometrics]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 271 p. In Russian
- 42. Krishnan RM, Ramesh BR. Endemism and sexual systems in the evergreen tree flora of the Western Ghats, India. *Diversity and Distributions*. 2005;11(6):559-565. doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00190.x
- 43. Ashton PS. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1969;1(1-2):155-196. doi: 10.1111/j.1095-8312.1969.tb01818.x
- 44. Adam P, Williams G. Dioecy, self-compatibility and vegetative reproduction in Australian subtropical rainforest trees and shrubs. *Cunninghamia*. 2001;7(1):89-100.
- 45. Godin VN. Sexual polymorphism in Lamiidae in Siberia. Review publications. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii Plant Life of Asian Russia*. 2011;2:49-53. In Russian
- 46. Godin VN. Analysis of sexual polymorphism of the plant from subclass Rosidae in Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5(3):337-342. doi: 10.1134/S1995425512030067
- 47. Godin VN. Sexual polymorphism in Hamamelididae and Dilleniidae in Siberia. Review publications. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya biologiya i ekologiya.* 2012;26(16):95-106. In Russian
- 48. Godin VN. The plant sexual polymorphism in the Subclass Magnoliidae and Ranunculidae in Siberia. The survey of literature on the subject. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2013;2:70-77. In Russian
- 49. Godin VN. Sexual polymorphism in Caryophyllidae in Siberia. Review publications. Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii Plant Life of Asian Russia. 2013;2:55-60. In Russian
- 50. Petropavlovskii BS, Urusov VM, Brizhataya AA. Distribution of life forms in the dendroflora of the Russian Far East in connection with heat supply and influence of the ocean. *Russian Journal of Ecology*. 2011;42(2):98-102. doi: 10.1134/S1067413611020093

- 51. Bertin RI. The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evolutionary Theory*. 1982;6(1):25-32.
- 52. Godin VN, Demyanova EI. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal. 2013;98(12):1465-1487. In Russian
- 53. Vamosi JC, Otto SP, Barrett SCH. Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology*. 2003;16(5):1006-1018. doi: 10.1046/j.1420-9101.2003.00559.x
- 54. Stebbins GL. Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.* 1958;23:365-378. doi: 10.1101/SOB.1958.023.01.035
- 55. Maynard Smith J. Evolution of sex. New-York: Cambridge Univ. Press; 1978. 222 p.
- 56. Steiner KE. Dioecism and its correlates in the Cape flora of South Africa. American Journal of Botany. 1988;75(11):1742-1754. doi: 10.2307/2444689
- 57. Vamosi JC, Vamosi SM. The role of diversification in causing the correlates of dioecy. *Evolution*. 2004;58(4):723-731. doi: 10.1111/j.0014-3820.2004.tb00405.x
- 58. Whitehead DR. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution*. 1969;23(1):28-35. doi: 10.2307/2406479

Received 14 March 2014; Revised 4 August 2014; Accepted 27 August 2014.

Godin VN. Sexual forms and their ecological correlates of woody gymnosperms and angiosperms in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):17-36. In Russian, English summary

УДК 634.0.416.1.:582.475.4

С.Н. Горошкевич

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

Структура и развитие элементарного побега кедра сибирского

Работа выполнена на средства СО РАН (базовый проект № VI.52.2.6. и Междисциплинарный интеграционный проект № 140)

Проанализированы собственные и литературные данные о структуре элементарного вегетативного побега кедра сибирского (Pinus sibirica Du Tour) в связи с адаптивным значением и механизмом формирования различных морфологических элементов. Наиболее характерной чертой структуры побега является ярко выраженный акропетальный градиент размера боковых органов, который проявляется только в наличии и выраженности «осевого компонента» пазушных структур. По направлению от проксимального полюса побега к дистальному стерильные катафиллы сменяются фертильными, мелкие и простые пазушные структуры – крупными и сложными. Если результаты деятельности пазушных меристем выразить неким интегральным показателем, характеризующим наличие, размер и сложность пазушных структур, то изменение этого показателя вдоль оси побега «аппроксимируется» S-образной кривой с длинной экспоненциальной и короткой логарифмической ветвями. На протяжении стерильной и большей части фертильной зоны побега этот показатель возрастает очень медленно (большинство брахибластов), затем все быстрее и быстрее (самые последние брахибласты, латентные почки), затем вновь медленно (латеральные ауксибласты) и, наконец, стабилизируется у дистального полюса побега (шишки).

Ключевые слова: Pinus sibirica; элементарный побег; структура и развитие побега.

Ввеление

В научной литературе имеется значительное количество публикаций по органогенезу и росту побегов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour 1803). Работы проводились в южной тайге Западной Сибири [1, 2], в низкогорье Западного Саяна [3, 4], в европейской части России [5]. Подробно описаны сезонная динамика активности апикальной меристемы побега, сроки заложения примордиев различных типов и их дифференциации. Тем не менее в имеющихся работах налицо серьезные разногласия, некоторые важные вопросы остаются спорными, а проблема регуляции морфогенеза и роста побега практически вообще не обсуждается. Нами ранее было также опубликовано несколько статей по рассматриваемому кругу вопросов, в кото-

рых проведен анализ морфогенеза побега кедра сибирского и разрешены некоторые противоречия [6–9]. Однако в наших работах, как и в большинстве других, интерпретация полученных результатов была недостаточно глубокой, например, почти не рассматривались адаптивное значение признаков и механизмы их формирования.

Настоящая публикация представляет собой попытку такой интерпретации на основе всех имеющихся и некоторых новых фактов. Цель – проанализировать структуру элементарного побега на примере крупных осей первого порядка ветвления из женского яруса кроны как наиболее сложноорганизованных и при этом наиболее важных для формирования кроны. Побег, в отличие от корня, имеет членистое (метамерное) строение. По Д.А. Сабинину [10], заложение и дифференциация метамера представляет собой элементарный этап развития. Метамеры в пределах элементарного побега различаются по степени растяжения междоузлий, характеру листьев и пазушных образований. Если типы метамеров, последовательность их заложения и дифференциации, количество и соотношение в упомянутых выше публикациях описаны более или менее основательно, то разнообразию метамеров внутри их качественно однородных серий уделено значительно меньше внимания.

В общем виде эта задача решена классической органографией растений [11]. У абсолютного большинства видов зависимость размера листьев и длины междоузлий от их расположения вдоль оси побега выражается более или менее симметричной одновершинной кривой, в большей или меньшей степени напоминающей параболу. В изменении размера пазушных побегов такого единства нет. У одних растений этот показатель увеличивается в акропетальном (акротония), у других — в базипетальном направлении (базитония). Возможно и параболическое изменение размера латеральных побегов (мезотония). Характер метамерной изменчивости вообще и тип ветвления в частности определяют многие свойства растений: от собственно жизненной формы до некоторых частных особенностей вегетативной и репродуктивной дифференциации кроны [12—14]. Очевидно, что их исследование актуально для всех важных видов. Кедр сибирский практически не изучен в этом отношении. Настоящее сообщение призвано отчасти восполнить этот пробел.

Материалы и методики исследования

Материал был собран в трех припоселковых кедровниках. Один из них (Яйлинский) расположен в нижней части черневого подпояса Северо-Восточного Алтая (Алтайский государственный заповедник), два других (Нижне-Сеченовский и Смокотинский) – в южной подзоне тайги Западно-Сибирской равнины (юго-восток Томской области). Это окультуренные разреженные кедровники, одновозрастные и почти чистые. Из-за разреженности древостоя (полнота 0,6) моховой покров развит слабо, в напочвенном покрове преобладают разнотравье и папоротники. Все три насаждения по

продуктивности занимали примерно промежуточное положение между II и III классами бонитета, а различались по возрасту: 70–80 лет (Смокотино), 100–110 лет (Яйлю) и 160–170 лет (Нижне-Сеченово). В каждом из них взято по 10 согосподствующих (II класса Крафта) деревьев, на каждом дереве – по 5 ветвей из женского яруса кроны. На них фиксировали морфологическую структуру 10 последних годичных побегов (ГП), т.е. определяли число и последовательность расположения различных типов метамеров.

У кедра сибирского ГП может состоять из одного (моноциклический) или двух (дициклический) элементарных побегов (ЭП) [8]. Моноциклический ГП всегда является весенним побегом (ВП), у которого формирование почки и ее растяжение разделены периодом зимнего покоя. Дициклический ГП включает дополнительный летний побег (ЛП), у которого формирование почки и ее растяжение происходят на протяжении одного вегетационного периода. ВП и ЛП – это удлиненные побеги, или ауксибласты (АБ). АБ представляет собой ось с растянутыми междоузлиями и однообразными чешуйчатыми (не ассимилирующими) листьями (катафиллами). Катафиллы (КФ) подразделяли на стерильные (без пазушных образований) (СКФ) и фертильные (ФКФ). У кедра сибирского каждый ЭП включает серию СКФ и серию ФКФ. В пазухах последних определяли наличие и число 4 основных типов пазушных образований: латеральных ауксибластов (ЛАБ), 5-хвойных укороченных побегов, или брахибластов (ББ), микростробилов и шишек.

Кроме этих 4 типов пазушных органов, у сосен, как и у других древесных растений, имеется еще один – латентные (спящие) почки. Их, как правило, не упоминают в качестве самостоятельного типа. По-видимому, это связано с представлением о латентных почках как «недоделанных» АБ, «уснувших» на ранних этапах развития и способных возобновить это развитие в дальнейшем. Действительно, из латентных почек АБ возникают чаще, чем другие типы пазушных структур. Однако вполне возможна также их пролиферация в ББ [15] и даже в микростробилы [16]. Более того, из латентных почек могут формироваться не только органы «побеговой» природы, но и придаточные корни [17]. Таким образом, латентные почки поистине тотипотентны, причем направление их развития невозможно предсказать при заложении. Очевидно, именно эти свойства латентных почек имел в виду А.W. Borthwick [18], когда предложил для их обозначения термин «криптобласты» (гр. kryptos – тайный, скрытый). По нашему мнению, этот термин хорошо отражает и «незаметность», и потенциальную полифункциональность латентных почек. Кроме того, в силу созвучия с терминами ББ и АБ он отлично вписывается в сложившуюся систему терминов, описывающих морфоструктуру побегов. В настоящей работе сделана попытка ввести термин «криптобласты» (КБ) в современную литературу, а сами КБ рассматриваются как отдельный, самостоятельный тип пазушных образований. Термин «КБ» не отменяет термина «латентная почка». Подобно тому, как из ЛАБ развивается боковая ветвь, так из КБ – многолетняя латентная почка.

Мы учитывали число криптобластов и латентных почек, а также их расположение на побеге относительно других пазушных структур.

В Смокотинском кедровнике был собран материал для изучения внутренней структуры метамерных серий. Для работы использовали 5 деревьев. В год обильного урожая на них было отобрано по 10 ветвей первого порядка из верхней части женского яруса кроны, имеющих собственный возраст от 5 до 8 лет. Их осторожно спилили в конце июля, когда шишки уже почти созрели, но еще достаточно прочно держались на ветвях. Таким образом, всего в работе использовано около 300 ГП, в том числе примерно 50 побегов с шишками. Ретроспективным методом определяли длину междоузлий, число и взаиморасположение метамеров на осевых побегах, а также восстанавливали размер и структуру боковых органов (ЛАБ и шишек) в зависимости от порядка их расположения на генетической спирали осевого побега. Из этого исходного массива информации для различных целей отбирали и использовали однородные в том или ином отношении объекты. Число объектов в каждом из вторичных массивов (вариационных рядов, на основе которого получены приведенные ниже результаты) было не менее 25 шт. Данные по вегетативным органам представляют собой смешанную выборку побегов 4-5 календарных лет, а все, что касается шишек, относится к одному году. Индивидуальную изменчивость признаков не анализировали, но стремились обеспечить по возможности равное представительство деревьев в выборках.

О различиях между вариантами судили по результатам дисперсионного анализа (метод линейных контрастов Шефе). Статистически значимыми считались различия при P=0.95.

Результаты исследования

В женском ярусе кроны ГП состоит из двух ЭП – весеннего и летнего, которые сильно различаются по размеру [6]. Оба ЭП в типичном случае содержат полный набор вегетативных пазушных структур. В начале развития все пазушные структуры выглядят одинаково: состоят из апикальной меристемы и серии базальных СКФ. В дальнейшем апикальная меристема у ББ полностью «расходуется» на заложение 5 листовых примордиев, а у шишек – на заложение кроющих чешуй. У КБ и ЛАБ она сохраняется, соответственно переходя в состояние покоя или образуя серию собственных ФКФ с пазушными меристемами. Перечисленные типы пазушных структур закладываются, дифференцируются и располагаются на зрелом побеге всегда в одном и том же порядке: ББ \to КБ \to ЛАБ. На ВП к этому ряду добавляются еще шишки. На обоих ЭП наиболее представленным типом метамеров являются ФКФ с ББ (табл. 1). На ВП их в десятки раз, а на ЛП – в 2–2,5 раза больше, чем всех остальных пазушных структур, вместе взятых. КБ и ЛАБ на обоих типах ЭП в небольшом и примерно равном количестве. Их общее число на ВП в среднем несколько меньше или примерно равно числу шишек. Обычное число шишек -2—3 шт., максимальное -5 шт. (6% побегов), крайне редко -6 шт. (2 случая из 480). При количестве шишек 5 и больше довольно редко в период интенсивного роста (первая половина июня в год созревания) происходит «выдавливание» одной из них или физический разрыв тканей побега расположившимися в одной плоскости шишками.

Таблица 1 / Таble 1 Структура элементарных побегов в женском ярусе кроны / Structure of elementary shoots in the female crown layer

	Район исследования / Survey area						
Признак / Characteristic	Смокотино /		Яйля /		Нижне-Сеченово /		
	Smokotino		Yaylya		Nizhne-Sechenovo		
	ВП /	ЛП /	ВП /	ЛП /	ВП /	ЛП /	
	Spring	Summer	Spring	Summer	Spring	Summer	
	shoot	shoot	shoot	shoot	shoot	shoot	
Число брахибластов, шт. /	67,3c	3.98d	53.0c	3,23c	30,6c	2,42c	
Number of short shoots	07,30	3,98 u	33,00	3,230	30,00	2,420	
Число криптобластов, шт. /	0,78a	0,90b	0,85a	0,94b	0,93a	0,98b	
Number of cryptoblasts	0,78a						
Число латеральных ауксибластов, шт. /	1,5ab	2,45c	1,05a	1,8b	0,59a	1,6b	
Number of lateral auxiblasts							
Число шишек, шт. /	2,10b	0a	2,11b	0a	2,43b	0a	
Number of cones							

^{*} Буквы при числах демонстрируют статистическую значимость различий между средними значениями признаков в столбцах. /

В дистальной части ЭП, кроме перечисленных выше, встречаются еще два типа органов переходного или комбинированного характера. Это брахибласты-криптобласты (ББ-КБ) и брахибласты-ауксибласты (ББ-АБ). Очевидно, они образуются в тех случаях, когда меристема пазушного органа, который начал развиваться как ББ, после заложения 5 листовых примордиев не «расходуется», а сохраняется, образуя соответственно КБ или АБ. В основании такого комбинированного органа имеются 5 хвоинок ББ. Сплошной учет ББ-КБ нами не проводился, но выборочный осмотр нескольких десятков ВП и ЛП показал, что почти на каждом из них 2–3 дистальных ББ относились именно к этому типу морфоструктур. Напротив, ББ-АБ на женских побегах зрелых деревьев встречается крайне редко, единично. Их имели 0,4% ВП и 1,4% ЛП. АБ комбинированного органа всегда был самым коротким из всех ЛАБ данного побега. При наличии на побеге ББ-АБ на нем ни разу не было обнаружено КБ, а сам комбинированный орган на генетической спирали всегда располагался между самым последним ББ и самым первым АБ.

Между АБ и шишками также встречаются переходные морфоструктуры. Они выглядят как обычные ЛАБ, но в основании имеют серию кроющих

^{*} Letters with numbers show a statistical significance of differences between the mean values of characteristics in the columns.

чешуй шишки. Эти чешуи всегда недоразвиты, никогда не несут семяпочек и очень похожи на проксимальные стерильные чешуи обычной шишки. Очевидно, что они образуются в тех случаях, когда пазушный орган начинает развиваться как шишка, а затем переходит в разряд ЛАБ. Этот переход возможен только на самых ранних стадиях дифференциации. В рассматриваемом материале отмечен всего один такой случай. На других объектах и в других районах органы этого типа встречались, но очень редко (не более 0,01% побегов).

ЛАБ приурочены к той части побегов, где междоузлия слабо растянуты, поэтому когда их бывает несколько, они располагаются на побеге ярко выраженной мутовкой. Разумеется, эта мутовка является ложной, ибо для материнского побега характерно не мутовчатое, а очередное листорасположение. Каждый из ЛАБ, таким образом, имеет определенное место на генетической спирали осевого побега (порядковый номер), а всю серию можно расположить в ряд, отражающий последовательность заложения. Рассмотрим изменчивость некоторых признаков в таких рядах на примере случаев, когда на ВП имеются два, а на ЛП – пять ЛАБ.

Общее число метамеров увеличивается с увеличением порядкового номера ЛАБ на генетической спирали осевого побега (рис. 1).

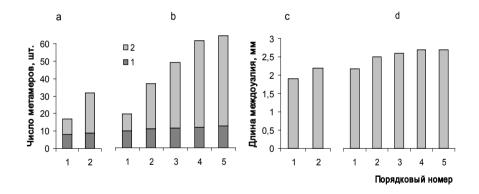


Рис. 1. Число метамеров (a, b) и средняя длина междоузлия (c, d) у латеральных ауксибластов весеннего (a, c) и летнего (b, d) побегов в зависимости от их порядкового номера на генетической спирали.

1 — стерильные катафиллы, 2 — фертильные катафиллы / Fig. 1. Number of metamers (a, b) and average internode length (c, d) in lateral auxiblasts of spring (a, c) and summer (b, d) shoots according to their sequence number at the genetic spiral.

1 - sterile cataphylls, 2 - fertile cataphylls. On the ordinate axis - the number of metamers (left) and the length of the internode (right), mm; on the abscissa axis - the sequence number

Это в равной мере характерно для ВП и ЛП. Зависимость криволинейна. Так, на ЛП 2-й ЛАБ превосходит 1-й на 90%, а 5-й превосходит 4-й всего на

4%. Различия между последовательными органами статистически значимы только в первой половине ряда, между 3-м и 4-м, 4-м и 5-м ЛАБ они несущественны. Определенный интерес представляет тот факт, что ЛАБ с различными порядковыми номерами отличаются только по числу ФКФ, число СКФ у всех одинаковое. Длина междоузлий, полученная путем деления длины побега на общее число метамеров, также увеличивается с увеличением порядкового номера ЛАБ на генетической спирали (см. рис. 1). Впрочем, различия невелики и статистически значимы только на ЛП и между крайними (1-м и 5-м) членами ряда. Различия в итоговой длине ЛАБ примерно на 90% определяются числом метамеров и лишь на 10% – длиной междоузлий. По всем использованным признакам ЛАБ ВП и ЛП, имеющие одинаковый порядковый номер (в данном случае 1-й или 2-й), статистически не различаются. Общее превосходство ЛАБ ЛП складывается исключительно за счет наличия на нем органов с порядковыми номерами от 3-го до 5-го, отсутствующих на ВП.

Шишки, как и ЛАБ, располагаются на побеге ложной мутовкой, следовательно, возможно установление последовательности их заложения. В имеющейся совокупности побегов наиболее часто встречались такие, на которых заложилось 3 шишки (40% случаев). На их примере рассмотрим изменчивость органов, имеющих различный порядковый номер на генетической спирали. В отличие от вегетативных пазушных структур, шишки могут гибнуть и опадать на всем протяжении 2-летнего цикла своего развития. Мы проанализировали развитие 7 последовательных генераций шишек. Оказалось, что в среднем лишь 52% их опали созревшими. Остальные погибли и опали преждевременно: 24% — до опыления (абортивные женские почки), 10% — после опыления и 14% — в год созревания. Для дальнейшего анализа возьмем только те побеги, на которых заложилось 3 шишки, но хотя бы одна из них опала преждевременно. Уровень и характер преждевременного опада шишек довольно тесно связаны с их положением на генетической спирали побега (рис. 2).

Анализ рисунка показывает, что с увеличением порядкового номера шишки вероятность ее преждевременной гибели существенно снижается. В этом отношении особенно выделяется шишка, заложившаяся первой. 3-я шишка лишь незначительно превосходит 2-ю по вероятности нормального созревания. Отмеченные различия создаются, главным образом, за счет опада на самых ранних стадиях развития. Опад шишек после опыления и преждевременный опад в год созревания почти не зависят от их порядкового номера. Абсолютное большинство признаков, характеризующих размер и структуру зрелых шишек, не связаны с последовательностью их заложения (табл. 2).

Некоторые различия имеются только по тем признакам, которые складываются в начальный период дифференциации. Так, с увеличением порядкового номера шишки общее число чешуй и доля дистальной стерильной зоны увеличиваются, а доля проксимальной стерильной зоны снижается.

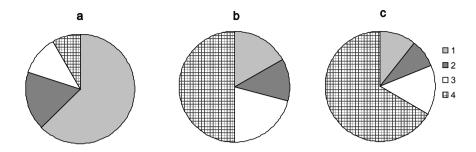


Рис. 2. Уровень и характер преждевременного опада шишек в зависимости от их положения на генетической спирали осевого побега:

- а шишка № 1, b шишка № 2, с шишка № 3; 1 опад до опыления,
- 2 опад после опыления, 3 преждевременный опад в год созревания, 4 созревшие шишки /

Fig. 2. The level and character of premature cones fall depending on their position at the genetic spiral of the axial shoot :

a - cone N 1, b - cone N 2, c - cone N 3; 1 - fall before pollination; 2 - fall after pollination; 3 - premature fall in the year of ripening; 4 - mature cones

Таблица 2 / Таble 2 Структура шишек в зависимости от их расположения на побеге / Structure of cones depending on their position on the shoot

Признаки /	Порядковый номер шишки /				
_	Cone sequence number				
Characteristics	1	2	3		
Общее число чешуй, шт. /	85.7a	89,0ab	91,1b		
Total number of scales	65,7a	09,000			
Доля проксимальной стерильной зоны, % /	30,1a	26,7ab	25,2b		
Percentage of proximal sterile zone	30,1a	20,740			
Доля фертильной зоны, % /	60,0a	62,0a	61,4a		
Percentage of fertile zone	00,0a	02,0a			
Доля дистальной стерильной зоны, % /	9,9a	11,3ab	13,4b		
Percentage of distal sterile zone	9,9a	11,540			
Исходное число семяпочек, шт. /	102,8a	110,4b	111,8b		
Initial number of seedbuds	102,00	110,40	111,00		
Число полных семян, шт. /	72.20	76.60	76,8a		
Number of full seeds	73,2a	76,6a			
Масса одного полного семени, мг /	234a	233a	232a		
Weight of one full seed, mg	234a	233a			

^{*} Буквы при числах демонстрируют статистическую значимость различий между средними значениями признаков в строках. /

Противонаправленность изменений числа чешуй в двух стерильных зонах обусловливает отсутствие статистически значимых различий между шишками по доле фертильной зоны. Однако по исходному числу семяпочек 1-я шишка из-за относительно меньшего общего числа чешуй значительно

^{*} Letters with numbers show a statistical significance of differences between the mean values of the characteristics in the columns.

уступает двум другим. Различия по итоговым показателям семенной продуктивности невелики и статистически не значимы из-за высокой изменчивости признаков.

Обсуждение результатов

Обсуждая продольную структуру ЭП вообще, безотносительно к конкретным видам древесных растений, логично допустить, что она складывается как результат взаимодействия по крайней мере двух элементарных закономерностей. Первая из них состоит в том, что сама дискретность побегообразования во времени предполагает параболический характер изменения активности морфогенеза в пределах одного элементарного цикла, включающего ее нарастание после периода покоя, пик и убывание с последующим переходом к новому периоду покоя. В соответствии с этим при прочих равных условиях размер и связанная с ним сложность боковых органов должны быть максимальными в средней части побега и убывать к его полюсам (мезотония). Если бы эта закономерность была универсальной и основной, то она сильно ограничивала бы формирование того многообразия жизненных форм семенных растений, которое мы наблюдаем в действительности, следовательно, затрудняла бы освоение растениями всех возможных экологических ниш и полное использование фитоценозами всех ресурсов среды. Очевидно, что именно поэтому в ходе эволюции растений возникла серия закономерностей второго порядка, связанных с перераспределением активности некоторых проявлений морфогенеза в цикле развития побега и обеспечивающих крайние (акро- и базитонию) типы продольной структуры побега. Вполне естественно, что эти закономерности затрагивают не весь морфогенез побега, а лишь ту его часть, которая непосредственно определяет формирование системы ветвления. Основным источником энергии для растений является солнце. Конкуренция за свет – один из главных факторов эволюции. Чтобы выжить, вид должен иметь эффективный механизм выноса своих ассимилирующих органов к свету. Важнейший элемент этого механизма – акротонное ветвление, т.е. увеличение размера пазушных побегов в акропетальном направлении. Оно в той или иной мере характерно для большинства деревьев и многих кустарников [12, 14, 19]. Рассмотрим структуру побега кедра сибирского в свете этих представлений.

К числу признаков, нейтральных по отношению к формированию системы ветвления, относится прежде всего размер зеленых листьев. Очевидно, что именно поэтому у абсолютного большинства древесных растений изменение размера листьев вдоль оси ЭП «аппроксимируется» параболой [20]. У сосен на АБ нет зеленых листьев, а размер КФ никто никогда не изучал из-за очевидной неактуальности этого вопроса. Напротив, изменчивость пазушных структур вдоль оси АБ очень важна и основательно изучена у многих видов. Эта изменчивость проявляется, по крайней мере, на трех уров-

нях: наличие пазушных структур (1), их тип (2), размер и другие свойства в пределах типа (3). Обсудим их последовательно.

Наличие пазушных структур. Органогенез побега как органа с метамерным строением в норме предполагает одновременное заложение листового примордия и группы клеток, «ответственных» за последующее формирование пазушной меристемы [10]. Тем не менее на зрелом побеге пазушные структуры имеются далеко не во всех узлах. У сосновых, за исключением сосны, узлы с пазушными структурами и узлы без оных свободно перемежаются вдоль оси ЭП. При этом на крупных осевых побегах младших порядков ветвления доля первых всегда закономерно увеличивается в акропетальном направлении [21, 22]. У некоторых родов, например у пихты, побег делится на 3 части: проксимальную (без пазушных структур), дистальную (без «пустых» пазух) и медиальную (промежуточную) [23]. У сосен, в том числе кедра сибирского, эта тенденция приобретает вид жесткой закономерности: промежуточная зона отсутствует, СКФ никогда не перемежаются с ФКФ, а ЭП четко разделен на две качественно различные части.

Типы пазушных структур. Различные типы пазушных структур на ЭП деревьев, как правило, располагаются в определенном порядке согласно их относительному размеру: от мелких и простых у проксимального до крупных и сложных у дистального полюса. Например, у яблони этот порядок следующий: спящие почки \rightarrow кольчатки \rightarrow копьеца \rightarrow плодовые прутики \rightarrow ростовые латеральные побеги [24]. Три основных типа вегетативных пазушных структур – латентные почки, ББ и АБ – у абсолютного большинства деревьев приурочены к проксимальной, медиальной и дистальной части побега соответственно [25]. В общем виде эта закономерность характерна и для сосновых. У родов, не имеющих ББ, например у ели [21, 22], пихты [23] и псевдотсуги [26], латентные почки тяготеют к проксимальной, а почки возобновления - к дистальной части побега. У родов, не имеющих специализированных АБ, например у лиственницы, комбинированные (ББ + АБ) органы располагаются преимущественно у дистального полюса осевого побега, а обычные ББ – по всей его длине [27]. Женские шишки ели [21], пихты [28] и псевдотсуги [26] тяготеют к дистальному полюсу побега, но обычно располагаются на некотором расстоянии от него, проксимальнее самых дистальных из латеральных вегетативных почек. Общей чертой всех упомянутых выше родов является вероятностный характер распределения типов пазушных структур вдоль оси: латентные почки вполне могут располагаться между почками возобновления, ББ - между АБ, генеративные органы – между вегетативными и т.д. Побеги сосен имеют два существенных отличия. Оба характеризуют их как значительно более специализированные.

Первое состоит в том, что у сосен отдельные типы пазушных структур не перемежаются на оси побега, а располагаются исключительно непрерывными сериями, причем каждый ЭП содержит только одну серию структур того или иного типа. Это известный факт. Тем не менее некоторые авторы

подвергают его сомнению. Приведем один пример, относящийся к нашему объекту – кедру сибирскому. У этого вида на ветвях из верхней части кроны в дистальной части ВП располагаются ЛАБ и шишки. Т.П. Некрасова дает следующую интерпретацию этого факта: «...нередки случаи, когда женские стробилы чередуются с 1–2 латеральными побегами... По-видимому, при определенных обстоятельствах условия, необходимые для заложения шишек, создаются в каких-то суженных рамках, быстро исчерпываются, затем возникают вновь» [2. С. 46]. Междоузлия в этой части осевого побега очень коротки. Поэтому действительно создается впечатление, что ЛАБ располагаются на одном уровне и «вперемешку» с шишками. Приведенные результаты однозначно свидетельствуют, что это всего лишь иллюзия. ЛАБ не может располагаться на генетической спирали между двумя шишками, а шишка — между двумя ЛАБ. Интерпретация Т.П. Некрасовой была бы вполне уместной для любого рода сосновых, но не для сосны.

Вторая особенность побегов сосен — это не совсем обычная последовательность расположения отдельных типов пазушных структур вдоль оси побега: $\mathrm{B}\mathrm{B}\to\mathrm{A}$ латентные почки $\to\mathrm{A}\mathrm{B}\to\mathrm{B}$ шишки. Общая тенденция — та же, что и у других древесных растений, в том числе у других родов сосновых: увеличение размера в акропетальном направлении. Обращают на себя внимание два обстоятельства: 1) самые «слабые» органы — латентные почки — отнюдь не тяготеют к проксимальному полюсу побега, напротив, располагаются совсем недалеко от его дистального полюса; 2) самыми дистальными пазушными структурами являются не латеральные вегетативные побеги, а шишки.

Как это ни странно, в обширнейшей литературе по морфогенезу сосен вообще отсутствуют сведения о сроках заложения латентных почек и их расположении относительно других типов пазушных структур на зрелом побеге. Исследователи, по-видимому, просто не обращали внимания на эти мелкие и как бы малозначимые органы. Установление положения латентных почек между ББ и ЛАБ – новый, впервые установленный факт. Пока нет оснований полагать, что это характерно для всех сосен. Однако убедительная интерпретация столь необычного расположения латентных почек возможна только исходя из общих родоспецифичных особенностей морфогенеза побегов. Дело в том, что ББ сосен специализированы до предела. В отличие от ББ других сосновых, например лиственницы, они в норме не имеют апикальной меристемы, не способны к ежегодному образованию новых листьев и целиком опадают с АБ после нескольких лет жизни. По строению в зрелом состоянии и функциональному назначению они больше похожи на сложный лист, чем на укороченный побег. Более того, имеются виды, например сосна однохвойная (P. monophylla Torrey et Frémont 1845), у которых этот «лист» даже не является сложным, ибо редуцирован до единственной хвоинки. В функциональном, морфофизиологическом смысле метамер с ББ – это метамер с листом, но без почки. При таком подходе оказывается уже вполне

естественным, что метамеры с почками, хотя и латентными, закладываются позже метамеров с ББ, но раньше метамеров с ЛАБ (почками возобновления). И дело тут вовсе не в формальной логике, а в объективной логике органогенеза, которая состоит в том, что каждый тип метамеров имеет общие черты с предшествующим и последующим, занимая и в этом отношении промежуточное положение между ними. При морфогенезе ББ его апикальная меристема исчезает: полностью или почти полностью «расходуется» на заложение примордиев хвои. Апикальная меристема латентной почки сохраняется, но становится малоактивной. Апикальная меристема ЛАБ не только сохраняется, но и остается высокоактивной. Таким образом, заложение этих трех типов органов именно в обозначенной последовательности отвечает специфике их морфогенеза и функциональному назначению.

В дистальной части ВП на мощных осевых ветвях у всех сосновых располагаются либо шишки, либо ЛАБ. Это вполне естественно для акротонного ветвления: оба типа пазушных структур – наиболее крупные, сложноорганизованные, физиологически активные. Они могут быть полноценными и адекватно выполнять свои функции только при расположении в самой активной дистальной части побега. Однако какой же из этих двух типов пазушных структур занимает самый «выигрышный» дистальный полюс? Иными словами, какой из двух функций – плодоношению или ветвлению – отдается предпочтение в случае их «конфликта»? Этот вопрос «решается» не одинаково разными родами. У таких родов, как пихта, ель и псевдотсуга, дистальный полюс обычно занимают ЛАБ, что обеспечивает мощным лидирующим побегам возможность обильного и полноценного ветвления, способствуя тем самым выполнению их основной функции – захвату пространства в конкурентной борьбе за «место под солнцем». Перечисленные роды образуют за сезон один ЭП. Вполне естественно, что на нем функция ветвления доминирует, а плодоношение осуществляется «по мере возможности». Для кедра сибирского, а также для других сосен [29, 30] характерно дистальное расположение шишек. Очевидно, что это напрямую связано с другой особенностью рода – сложным устройством ГП. Наличие нескольких ЭП позволяет «развести» функции плодоношения и ветвления, успешно разрешив «конфликт» между ними. Кедр сибирский весьма типичен в этом отношении: на его ВП дистальный полюс занят шишками, а на ЛП – ЛАБ.

Размер и другие свойства пазушных структур. Если типы пазушных структур располагаются на ЭП в порядке увеличения их размера по направлению от проксимального полюса к дистальному, логично предположить, что и внутри каждой из метамерных серий будет иметь место акропетальный градиент размера органов. Действительно, анализ результатов из литературных источников подтверждает это предположение. Однако в разных метамерных сериях обозначенная закономерность проявляется по-разному.

Зрелые, функционирующие ББ сосен не имеют апикальной меристемы. В большинстве случаев она полностью расходуется на заложение примор-

диев хвои, но иногда дифференцируется в латентную почку или АБ. Последнее характерно не только для кедра сибирского, но и для других видов [15]. Комбинированные органы – ББ-АБ – располагаются исключительно в дистальной части ЭП. Очевидно, что это не случайно, а является проявлением общей закономерности: признаки, характеризующие деятельность апикальной меристемы ББ, закономерно возрастают в акропетальном направлении. Акропетальный градиент размера ЛАБ в пределах осевого ЭП описан у многих видов. Собственно говоря, именно это и является главной «целью» акротонии как явления, обеспечивающего формирование жизненной формы дерева. Тем не менее даже у некоторых довольно крупных лесных деревьев, например клена остролистного, дуба черешчатого [12] и дуба острого [31], акротония является «неполной»: самые крупные ЛАБ расположены на некотором, как правило, небольшом, расстоянии от дистального полюса побега. По-видимому, этого оказывается вполне достаточно для успешного центробежного нарастания кроны. У сосновых акротония является предельно строгой: в литературе не описано ни одного сколько-нибудь существенного отклонения от нее. Впрочем, это явление изучено главным образом на примере тех родов, у которых ЛАБ четко делятся на мутовчатые (субтерминальные, сконцентрированные у дистального полюса побега) и межмутовчатые (собственно латеральные, расположенные вперемешку с «пустыми» пазухами вдоль оси побега). У пихты [28], ели [32] и псевдотсуги [33] мутовчатые побеги значительно крупнее межмутовчатых, а размер последних закономерно возрастает в актропетальном направлении.

ЛАБ сосен вплоть до настоящей работы практически не были изучены в этом отношении из-за некоторой сложности восстановления последовательности их заложения. Поскольку мутовка в данном случае является ложной, вполне естественно, что проведенный на примере кедра сибирского анализ показал очень четко выраженный акропетальный градиент размера ЛАБ в пределах этой «мутовки». Средняя длина междоузлий лишь незначительно возрастает с увеличением порядкового номера ЛАБ на генетической спирали осевого побега. Следовательно, различия между ними создаются еще на этапе формирования латеральных почек. Этот этап неоднороден и в плане его влияния на окончательный размер ЛАБ: СКФ у них примерно поровну, а все разнообразие создается почти исключительно за счет числа ФКФ. По-видимому, все пазушные меристемы в данном случае имеют одинаковый исходный уровень активности, но резко различаются по своему потенциалу, который проявляется на относительно поздних этапах формирования латеральных почек.

Зависимость структуры и развития шишек от их положения на генетической спирали осевого побега впервые изучена в настоящей работе. Эта зависимость проявляется прежде всего в различной вероятности гибели репродуктивных структур. Специфической чертой *Pinus* является то, что развитие шишек может прерываться практически на любой стадии. При этом проис-

ходит «автоматическое» отторжение шишки вместе с ее «ножкой» по специальному отделительному слою, а на коре стебля остается характерный след. Пока же мы ограничимся представлением о неоднородности этого процесса во времени, согласно которому в развитии шишек существуют некие критические периоды, когда вероятность их отторжения особенно велика [2]. Из этих критических периодов наиболее четко приурочен к конкретному этапу развития самый ранний – гибель шишек вскоре после дифференциации кроющих чешуй (конец мая – начало июня). Ее обычно, в том числе и у кедра сибирского, связывают с прямым воздействием неблагоприятных погодных условий, особенно поздних заморозков. Судя по результатам настоящей работы, отторжение 10-15% шишек происходит даже в идеальные по погодным условиям годы. При этом судьба шишки определяется исключительно ее положением на генетической спирали осевого побега: гибнет первая, остальные продолжают развиваться. Это наводит на мысль, что погибшая шишка представляет собой как бы орган переходного типа, во многих случаях изначально обреченный на недоразвитие, своего рода «первый блин», от которого лучше избавиться, и чем раньше, тем лучше.

Избирательное отторжение шишки № 1 возможно только на самых ранних этапах дифференциации. На всех последующих этапах гибель шишек уже не связана с их положением на генетической спирали. Более того, все сохранившиеся шишки (включая 1-ю, если она не была отторгнута) на удивление единообразны по размеру и другим признакам. Единственное связанное с порядковым номером различие – соотношение проксимальной и дистальной стерильных зон. Очевидно, период, оптимальный для заложения фертильных чешуй, ограничен, а сроки начала и окончания дифференциации шишек связаны с их порядковым номером. Если предположить, что 1-я шишка начинает дифференцироваться раньше других, то становится понятным, почему у нее особенно высока доля проксимальной стерильной зоны. Если последняя шишка заканчивает дифференциацию позже других, то именно этим обстоятельством можно объяснить свойственную ей повышенную долю дистальной стерильной зоны. При этом число фертильных чешуй, а также все остальные признаки, характеризующие дифференциацию семяпочек, оплодотворение и развитие семян, совершенно не зависят от порядкового номера шишки.

Заключение

Проведенный анализ собственных и литературных данных о структуре элементарного вегетативного побега кедра сибирского показал, что ее наиболее характерной чертой является ярко выраженный акропетальный градиент размера боковых органов, который проявляется в наличии и выраженности «осевого компонента» пазушных структур. По направлению от проксимального полюса побега к дистальному стерильные катафиллы сменяются фертильными, мелкие и простые пазушные структуры – крупными и

сложными. Если результаты деятельности пазушных меристем выразить неким интегральным показателем, характеризующим наличие, размер и сложность пазушных структур, то изменение этого показателя вдоль оси побега «аппроксимируется» S-образной кривой с длинной экспоненциальной и короткой логарифмической ветвями. На протяжении стерильной и большей части фертильной зоны побега этот показатель возрастает очень медленно (большинство брахибластов), затем все быстрее и быстрее (самые последние брахибласты, латентные почки), затем вновь медленно (латеральные ауксибласты) и, наконец, стабилизируется у дистального полюса побега (шишки). Есть основания предполагать, что в общем виде эти закономерности характерны не только для кедра сибирского, но и для всех остальных деревьев.

Литература

- Некрасова Т.П. Заложение и развитие почек у кедра сибирского // Известия СО АН СССР. Серия биолого-медицинских наук. 1966. № 12, вып. 3. С. 62–66.
- 2. *Некрасова Т.П.* Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск : Наука, 1972. 272 с.
- 3. Минина Е.Г. О морфогенезе кедра сибирского // Лесоведение. 1971. № 4. С. 27–36.
- 4. *Николаева А.Н.* Органогенез кедра сибирского на Западном Саяне // Лесоведение. 1975. № 4. С. 86–92.
- Брынцев В.А. Особенности расположения метамеров у побегов сосны обыкновенной и кедра сибирского // Лесоведение. 1996. № 5. С. 62–66.
- Горошкевич С.Н. Рост и сексуализация побегов кедра сибирского // Лесоведение. 1991.
 № 1. С. 70–75.
- 7. *Горошкевич С.Н.* Взаимосвязь вегетативного и генеративного органогенеза и роста женских побегов кедра сибирского в погодичной динамике // Известия РАН. Серия биологическая. 1992. № 3. С. 368–377.
- 8. *Горошкевич С.Н.* О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 5. С. 63–71.
- 9. *Горошкевич С.Н.* Морфогенез побега в группе *Cembra* рода *Pinus*: внутри- и межвидовая изменчивость в связи с климатическими условиями // Вестник Томского государственного университета. Приложение № 2. 2002. С. 22–27.
- 10. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 195 с.
- 11. Goebel K. Organographie der Pflanzen // Jena: Shuster, 1928–1933. 487 s.
- 12. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 392 с.
- 13. *Hallé F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B.* Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin: Springer-Verlag, 1978. XV. 441 p.
- Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of Botany. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
- 15. *Debazac E.F.* Note sur le bourgeon intefasciculare et les aiguilles surnumeraires chez les pins // Société Botanique France Bulletin. 1962. Vol. 109, № 1–2. P. 1–5.
- 16. Owens J.N., Molder M. Bud development in western hemlock. II. Initiation and early development of pollen cones and seed cones // Canadian Journal of Botany. 1974. Vol. 52, № 2. P. 283–294.
- 17. Bannan M.W. Notes of the origin of adventitious roots in the native Ontario conifers // American Journal of Botany. 1942. Vol. 29, № 5. P. 593–598.

- 18. Borthwick A.W. On the interfoliar buds in pines // Trans and Proceedings of Edinburgh Botanical Society. 1899. Vol. 21. P. 154–158.
- 19. *Lauri P.É*. Differentiation and growth traits associated with acrotony in the apple tree (*Malus* × *domestica*, Rosaceae) // American Journal of Botany. 2007. Vol. 94, № 8. P. 1273–1281.
- Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 135 с.
- 21. Owens J.N., Molder M. Bud development in Sitka spruce. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoots // Canadian Journal of Botany. 1976. Vol. 54, № 3–4. P. 313–325.
- 22. *Owens J.N., Molder M., Langer H.L.* Bud development in Picea glauca. 1. Annual growth cycle of vegetative bud and shoot elongation as they relate to date and temperature sums // Canadian Journal of Botany. 1977. Vol. 55, № 21. P. 2728–2745.
- 23. *Powell G.R.* Shoot and bud development in balsam fir: implications for pruning of Christmas trees // Forest Chronicle. 1982. Vol. 58, № 4. P. 168–172.
- Коломиец И.А. Преодоление периодичности плодоношения яблони. Киев: Урожай, 1966. 283 с.
- 25. Ляшенко Н.И. Биология спящих почек. М.; Л.: Наука, 1964. 88 с.
- 26. Allen G.S., Owens J.N. The life history of Douglas fir. Ottawa: Inform. Canada, 1972. 138 p.
- 27. Owens J.N., Molder M. Bud development in Larix occidentalis. I. Growth and development of vegetable long shoot and vegetative shoot buds // Canadian Journal of Botany. 1979. Vol. 57, № 7. P. 687–700.
- 28. Singh H., Owens J.N. Sexual reproduction in grand fir (Abies grandis) // Canadian Journal of Botany. 1982. Vol. 60, № 11. P. 2197–2214.
- 29. *Greenwood M.S.* Reproductive development in loblolly pine: I. The early development of male and female strobili in relation to the long shoot growth behavior // American Journal of Botany. 1980. Vol. 67, № 10. P. 1414–1422.
- 30. O'Reilly C., Owens J.N. Reproductive growth and development in seven provenances of lodgepole pine // Canadian Journal of Forest Researches. 1988. Vol. 18, № 1. P. 43–53.
- Михалевская О.Б. Внутрипочечное развитие побега дуба острого // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 1986. Т. 91, вып. 3. С. 93–101.
- 32. *Marquard R.D., Hanover J.V.* Sexual zonation in the crown of *Picea glauca* and flowering response to exogenous GA_{4/7}// Canadian Journal of Forest Researches. 1984. Vol. 14, № 1. P. 27–30.
- 33. *Jensen E.C., Long J.N.* Grown structure of codominant Douglas-fir // Canadian Journal of Forest Researches. 1983. Vol. 13, № 2. P. 264–269.

Поступила в редакцию 10.12.2013 г.; повторно 15.07.2014 г.; принята 27.08.2014 г.

Горошкевич Сергей Николаевич – доцент, д-р биол. наук, зав. лабораторией дендроэкологии Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия).

E-mail: gorosh@imces.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 37–55

Sergey N. Goroshkevich

Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation. E-mail: gorosh@imces.ru

The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary shoot

The aim of this study was to analyze the structure of the elementary shoot using the example of major axes of the first-order branches from the female crown layer as the most highly organized and the most important for the crown formation. We examined information on Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary vegetative shoot structure with adaptive significance and formation mechanism of various morphological elements. The material was collected in three so called village-side (thinned) Siberian stone pine forests: the first (100-110 years old) was located in the lower part of the forest belt of the North-Eastern Altai. The second (70-80 years) and the third (160-170 years) were located in the southern taiga subzone of the Western Siberian plain (the South-East of Tomsk oblast). 10 co-dominant trees were taken from each of the forests. 5 branches were taken of the upper part of the crown from each tree. We registered the morphological structure of the last 10 annual shoots, i.e. the number and sequence of different types of stem units was fixed.

The most characteristic trait is pronounced acropetal gradient of lateral organs size. The gradient was apparent only in the presence and size of axillary structure "axial component". In the direction of proximal to distal shoot pole, sterile cataphylls gave place to fertile ones; small and simple axillary structures gave place to large and compound ones: short shoots → latent buds → lateral long shoots → seed cones. The length of lateral long shoots increased several times with increasing their sequence number at the genetic spiral of axial shoot almost exclusively due to the number of stem units. Consequently, the differences between them were mainly set at the stage of lateral buds formation. The dependence of the cones structure and development from their position at the genetic spiral of axial shoot appeared principally in that fact that the first cone aborted many times more often than the rest. All living cones (including the first one, if not aborted) were surprisingly uniform by size and other features.

If we express the results of axillary meristem activity in terms of some generalized index, which characterized the axillary structures presence, size, and complexity; then the change of the index was "approximated" as S-shape curve with long exponential and short logarithmic "branches": along the whole sterile zone and the most part of fertile zone, the index increased very slowly (majority of short shoots); then it increased more and more quickly (the last short shoots and dormant buds); then it increased again slowly (lateral long shoots); and at last it stabilized (seed cone).

Acknowledgments: This work was partially supported by the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Basic Grant \mathbb{N} VI.52.2.6. and Interdisciplinary Integration Grant \mathbb{N} 140.

The article contains 2 figures, 2 tables, 33 ref.

Key words: Siberian stone pine; elementary shoot; structure and development of shoot.

References

- 1. Nekrasova TP. Zalozhenie i razvitie pochek u kedra sibirskogo [Initiation and development of buds in Siberian stone pine]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologo-meditsinskikh nauk.* 1966;12(3):62-66. In Russian
- Nekrasova TP. Biologicheskie osnovy semenosheniya kedra sibirskogo [Biological basis of Siberian stone pine sexual reproduction]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. 272 p. In Russian
- 3. Minina EG. O morfogeneze kedra sibirskogo [On the morphogenesis of Siberian stone pine]. *Lesovedenie*. 1971;4:27-36. In Russian
- 4. Nikolaeva AN. Organogenez kedra sibirskigo na Zapadnom Sayane [The organogenesis of Siberian stone pine in the Western Sayan]. *Lesovedenie*. 1975;4:86-92. In Russian
- 5. Bryntsev VA. Osobennosti raspolozheniya metamerov u pobegov sosny obyknovennoy i kedra sibirskogo [Peculiarities of metameres location in Scots pine and Siberian stone pine shoots]. *Lesovedenie*. 1996;5:62-66. In Russian
- 6. Goroshkevich SN. Rost i seksualizatsiya pobegov kedra sibirskogo [Growth and the sexualization of Siberian stone pine shoots]. *Lesovedenie*. 1991;1:70-75. In Russian
- 7. Goroshkevich SN. Vzaimosvyaz' vegetativnogo i generativnogo organogeneza i rosta zhenskikh pobegov kedra sibirskogo v pogodichnoy dinamike [The relationship of vegetative and generative organogenesis and growth of female shoots of Siberian stone pine in yearly dynamics]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya.* 1992;3:368-377. In Russian
- 8. Goroshkevich SN. O morfologicheskoy strukture i razvitii pobegov *Pinus sibirica* (Pinaceae) [On morphological structure and development of *Pinus sibirica* (Pinaceae) shoots]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1994;79(5):63-71. In Russian
- 9. Goroshkevich SN. Morfogenez pobega v gruppe *Cembra* roda *Pinus*: vnutri- i mezhvidovaya izmenchivost' v svyazi s klimaticheskimi usloviyami [Shoot morphogenesis in the subsection *Cembra* of genus *Pinus*: intra- and interspecific variation in connection with climatic conditions]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. App 2.* 2002;22-27. In Russian
- 10. Sabinin DA. Fiziologiya razvitiya rasteniy [Physiology of plant development]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1963. 195p. In Russian
- Goebel K. Organographie der Pflanzen. 3rd ed. Vol. 3. Jena: Shuster; 1928-1933. 487 s. In German
- Serebryakov IG. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of vegetative organs in higher plants]. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ.; 1952. 392p. In Russian
- 13. Hallé F, Oldeman RA, Tomlinson PB. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin: Springer-Verlag; 1978. 441 p.
- Barthelemy D, Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*. 2007; 99:375-407. doi: 10.1093/aob/mcl260
- 15. Debazac EF. Note sur le bourgeon intefasciculare et les aiguilles surnumeraires chez les pins. *Société Botanique France Bulletin*. 1962;109(1-2):1-5. In French
- Owens JN, Molder M. Bud development in western hemlock. II. Initiation and early development of pollen cones and seed cones. *Canadian Journal of Botany*. 1974;52(2):283-294. doi: 10.1139/b74-037
- 17. Bannan MW. Notes of the origin of adventitious roots in the native Ontario conifers. *American Journal of Botany.* 1942;29(5):593-598.
- Borthwick AW. On the interfoliar buds in pines. Trans and Proceedings of Edinburgh Botanical Society. 1899;21:154-158.

- 19. Lauri PÉ. Differentiation and growth traits associated with acrotony in the apple tree (*Malus* × *domestica*, Rosaceae). *American Journal of Botany*. 2007;94(8):1273-1281. doi: 10.3732/ajb.94.8.1273
- Krenke NP. Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy i prakticheskoe ee primenenie [The theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and their practical application]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1940. 135p. In Russian
- Owens JN, Molder M. Bud development in Sitka spruce. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoots. *Canadian Journal of Botany*. 1976;54(3-4):313-325. doi: 10.1139/b76-029
- 22. Owens JN, Molder M, Langer HL. Bud development in *Picea glauca*. 1. Annual growth cycle of vegetative bud and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. *Canadian Journal of Botany*. 1977;55(21):2728-2745. doi: 10.1139/b77-312
- 23. Powell GR. Shoot and bud development in balsam fir: implications for pruning of Christmas trees. *Forest Chronicle*. 1982;58(4):168-172. doi: 10.5558/tfc58168-4
- 24. Kolomiets IA. Preodolenie periodichnosti plodonosheniya yabloni [Overcoming the periodicity of apple fruiting]. Kiev: Urozhay Publ.; 1966. 283p. In Russian
- Lyashenko NI. Biologiya spyashchikh pochek [Biology of dormant buds]. Moscow-Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 88p. In Russian
- Allen GS, Owens JN. The life history of Douglas fir. Ottawa: Information Canada; 1972.
 138 p.
- 27. Owens JN, Molder M. Bud development in *Larix occidentalis*. I. Growth and development of vegetable long shoot and vegetative shoot buds. *Canadian Journal of Botany*. 1979;57(7):687-700. doi: 10.1139/b79-088
- 28. Singh H, Owens JN. Sexual reproduction in grand fir (*Abies grandis*). Canadian Journal of Botany. 1982; 60(11): 2197-2214. doi: 10.1139/b82-270
- Greenwood MS. Reproductive development in loblolly pine: I. The early development of male and female strobili in relation to the long shoot growth behavior. *American Journal of Botany*, 1980;67(10):1414-1422.
- 30. O'Reilly C, Owens JN. Reproductive growth and development in seven provenances of lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1988;18(1):43-53. doi: 10.1139/x88-008
- 31. Mikhalevskaya OB. Vnutripochechnoe razvitie pobega duba ostrogo [Intrabud development of sawtooth oak tree shoots]. *Byuleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdelenie biologicheskoe.* 1986;91(3):93-101. In Russian
- 32. Marquard RD, Hanover JV. Sexual zonation in the crown of *Picea glauca* and flowering response to exogenous GA_{4/7}. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1984;14(1):27-30. doi: 10.1139/x84-005
- 33. Jensen EC, Long JN. Grown structure of codominant Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1983;13(2):264-269. doi: 10.1139/x83-037

Received 10 December 2013; Revised 15 July 2014; Accepted 27 August 2014

Goroshkevich SN. The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary shoot. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):37-55. In Russian, English summary

УДК 581.524.2

М.В. Олонова¹, **Х.** Gao²

¹ Томский государственный университет, г. Томск, Россия ² Институт биологии Ченду Китайской академии наук, г. Ченду, Китай

Потенциальные возможности распространения адвентивного растения *Poa compressa* L. в Сибири

Исследования проведены при поддержке гранта РФФИ (№ 13-04-01715 А)

Роа сотрressa L. — вид, недавно обнаруженный на территории Сибири, включенный в США и Канаде в список инвазивных и особо вредоносных растений. Для выявления потенциальных возможностей его распространения на территории Сибири были установлены его климатические параметры и составлены модели распространения при помощи алгоритмов ВІОСІІМ и DOMAIN. Полученные данные позволяют предполагать более широкий ареал и высокие потенциальные возможности его расселения на территории Сибири. Способности Р. сотрressa к гибридизации с близкими видами — Р. palustris и Р. петогаlis — могут привести к значительному изменению генофонда всех трех видов.

Ключевые слова: инвазивные виды; BIOCLIM; DOMAIN; Poa compressa L.

Ввеление

Миграция видов — естественный процесс, обусловленный изменениями климата и поверхности Земли на протяжении геологических периодов. Однако в последнее время мобильность видов существенно возросла в связи с подъемом экономической деятельности, в том числе сельскохозяйственной, товарообмена и туризма. Результатом такой повышенной активности некоторых видов, называемых инвазивными, является их внедрение в местные экосистемы и изменение их.

В понятие «инвазивный вид» разные авторы часто вкладывают разный смысл, но большинство исследователей различают чужеродные, адвентивные и инвазивные виды [1]. И те и другие – это виды, интродуцированные намеренно или непреднамеренно за пределы природных мест обитания, но в отличие от чужеродных инвазивные виды активно вторгаются в природные сообщества, самостоятельно там закрепляются, успешно конкурируют с местными видами и занимают новые экологические ниши. Это приводит к существенным изменениям в растительных сообществах, угнетению и вытеснению местных видов. При этом особенно страдают наиболее уязвимые – редкие и реликтовые виды. Инвазивные виды наносят ощутимый эко-

номический урон сельскому хозяйству. По оценкам специалистов [2], потери, вызванные инвазивными видами, составляют от 31 (Великобритания) до 96% (Южная Африка). Инвазивные виды оказывают влияние на эволюционный процесс и могут изменить генофонд аборигенных видов. Интрогрессивная гибридизация может привести к полному исчезновению отдельных видов местной флоры [3, 4]. Инвазивные виды в настоящее время не только наносят большой экономический ущерб, но и угрожают существованию природных экосистем, поэтому уже с конца прошлого столетия проблема вторжения многочисленных видов растений и животных становится актуальной и привлекает все большее внимание как биологов, так и общественности [4–6].

Известно, что успех закрепления и расселения вида на новой территории зависит от множества причин. Первой из них С.S. Elton [7] называет конкурентоспособность видов, которая определяется их биологическими особенностями. Г.П. Москаленко [5] особое внимание уделяет таким особенностям, как способность к вегетативному размножению, быстрое достижение репродуктивной зрелости и способность к регулярному и обильному плодоношению. Однако при этом, согласно теории климатических аналогов, успешная интродукция возможна только при непременном сходстве экологических условий. Зная, в каких условиях распространен тот или иной вид, можно с большой долей вероятности прогнозировать районы его успешной интродукции. Современный научный подход к исследованию инвазивных видов предполагает выявление потенциальных возможностей их распространения [8], или потенциальных ареалов.

Понятие потенциального ареала вида дано Т.А. Работновым [9]. Под ним понимается область, где климатические условия благоприятны для произрастания вида. Эта характеристика вплотную приближается к понятию экологического ареала, сформулированному В.П. Селедцом [10]. Однако в отличие от экологического ареала, который значительно более детально характеризует условия среды произрастания, выявление потенциального ареала не требует детального исследования и определения места вида в координатах экологических шкал. Потенциальный ареал опирается на климатические показатели и может быть определен с помощью биоклиматического моделирования, основанного на использовании ГИС-технологий. Биоклиматическое моделирование распространения видов, основанное на использовании климатических показателей и ГИС-технологий, может выявить территории, подходящие по своим климатическим характеристикам для произрастания того или иного вида. В настоящее время существует несколько методов биоклиматического моделирования. Их сравнению и оценке посвящены многочисленные статьи [11–13].

Poa compressa L. – относительно мезоморфный мятлик со всеми характерными особенностями секции Stenopoa, но, в отличие от остальных видов этой секции, образующий корневища и ползучие побеги, что дало по-

вод для его выделения в отдельную подсекцию. Другой особенностью этого вида являются сильно сплюснутые стебли, овальные на поперечном срезе [15]. *Poa compressa* – широко распространенный вид, который отмечается не только в Северном полушарии, но даже в Австралии. Считается, что на американский континент он был интродуцирован из Европы [14, 15]. В настоящее время в США [16] и Канаде [17] он включен в список инвазивных и вредоносных растений. Будучи обычным видом в Европе [18], включая европейскую часть России [15], до последнего времени был очень редким в Сибири. В течение долгого времени едва ли не единственное подтвержденное гербарным образцом местонахождение этого вида было зарегистрировано на территории Тулунской опытной станции в Иркутской области [19], но, вероятно, распространен он был все же шире. Затем этот вид был обнаружен в Томске [20]. Злаки, как известно, легко вступают в гибридизационные отношения [21], особенно характерно это для мятликов секции Stenopoa [22], к которой принадлежат эти виды. Виды секции Stenopoa в основном являются тетраплоидами и гексаплоидами [23], поэтому гибриды в этой секции обыкновенно выявляются на основании популяционно-морфологического анализа. Н.Н. Цвелев [15] приводит для флоры бывшего СССР гибрид между P. compressa и P. nemoralis L., известный как P. figertii Girh. Таким образом, проникновение и широкое распространение P. compressa на территории Сибири может привести к существенному изменению генофонда сибирских мятликов. Следовательно, его распространение здесь должно контролироваться, как это делается в США и Канаде. Как известно, ареал вида, потенциальные возможности его распространения обусловлены многими причинами, климатические особенности – одна из главных. Целью настоящей работы было уточнение современного распространения P. compressa на территории Сибири, выявление возможных гибридов между ним, с одной стороны, и P. palustris и P. nemoralis – с другой, а также исследование потенциальных возможностей распространения *P. compressa* на территории Сибири. Для этого на основании биоклиматических параметров требовалось установить его климатическую нишу и составить прогнозную карту его распространения.

Материалы и методики исследования

Для составления карты распространения *P. compressa* были использованы гербарные коллекции (BYU, LE, TK, US, UTC, гербарий университета штата Невада, г. Рино), электронная база данных Missouri Botanical Garden TROPICOS [24]; некоторые точки взяты из атласа Е. Hulten [25]. Всего было учтено 528 точек, расположенных в Северном полушарии. К счастью, в отличие от других мятликов, *P. compressa* морфологически хорошо отличается от близких видов, так что литературным данным вполне можно доверять.

Для выявления климатического профиля вида *P. compressa* был использован метод BIOCLIM. Этот метод, разработанный H. Nix [26], широко использу-

ется для построения климатического профиля видов (его экологической ниши) и выявления их потенциальных ареалов. BIOCLIM визуализирует занимаемую видом экологическую нишу в виде гистограммы. Гистограмма показывает частоты различных климатических параметров, наблюдаемых у вида в заданной области. Ограничение экологической ниши вида основано на выявлении климатических характеристик точек, где был отмечен изучаемый вид.

Прогнозные карты, представляющие собой модели распространения вида, получены при помощи методов BIOCLIM и DOMAIN. Метод BIO-CLIM [26] основан на выявлении климатической ниши исследуемого вида, которая устанавливается путем комбинации данных географического распространения видов (географических координат) и климатических характеристик этих точек. Полученная модель затем проецируется на электронную карту изучаемого региона. Она показывает потенциальное распространение вида и определяет области, где данный вид может произрастать и куда он может распространиться в будущем [8]. Более темным тоном на карте отмечаются области с наиболее благоприятными для каждого вида комбинациями климатических характеристик.

Для предсказания области потенциального распространения вида программа сравнивает все местонахождения с параметрами, лежащими внутри климатической ниши. Местонахождения со значениями всех климатических параметров, попадающих в пределы ниши, определяются программой как климатически соответствующие. Далее они классифицируются по соответствию экологической нише следующим образом: от 0 до 2,5 процентиля – низкое, от 2,5 до 5 – среднее, от 5 до 10 – высокое, от 10 до 20 – очень высокое и от 20 до 38 – отличное [27, 28]. Метод DOMAIN, предложенный G. Carpenter et al. [29], использует меру сходства Говера (Gower metric) для определения множественных расстояний между климатическими показателями в точках произрастания вида и изучаемым регионом. В результате создаются слои, где для каждой ячейки растра определяется расстояние Говера между этой ячейкой и ближайшей точкой, где был зарегистрирован вид. Значения, вычисленные DOMAIN, представляют собой меру сходства и выражаются индексом пригодности местообитания для произрастания данного вида, значения которого варьируют от 0 до 100%. Чем выше индекс, тем более климатические характеристики данного места соответствуют потребностям вида [28].

Метод DOMAIN считается более точным, чем BIOCLIM [30, 31], а несомненным достоинством обоих методов является то, что их использование не требует данных об отсутствии вида в тех или иных точках. Разумеется, привлечение этих данных повысило бы точность прогноза, но слабая изученность территории Сибири в ботаническом отношении практически исключает возможности их использования.

Для выявления климатического профиля и составления модели распространения *P. compressa* была использована программа DIVA GIS 5.2 [27].

Климатические данные — 19 переменных 1 — взяты из базы WORDCLIM [32]. Она включает сетку с пространственным разрешением 2,5 агс-min, в узлах которой размещены климатические характеристики, полученные путем экстраполяции данных метеостанций с 1950 по 2000 г. Модель, сконструированная в результате анализа, была спроецирована на карту, построенную с помощью программы ArcGIS 9 [33].

Результаты исследования и обсуждение

Изучение гербарных материалов и полевые исследования позволили уточнить и детализировать распространение *P. compressa* (рис. 1). Помимо новых местонахождений в северо-западных окрестностях Томска, крупная популяция этого вида была обнаружена в Кузнецком Алатау, на берегу ручья Айдат, возле заброшенной шахты (Кемеровская область). И в Томской, и в Кемеровской областях он произрастает на нарушенных местообитаниях – вдоль дорог и на железнодорожных насыпях, на отвалах шахт.



Рис. 1. Распространение *Poa compressa* L. в Северном полушарии / Fig. 1. *Poa compressa* L. distribution in the Northern Hemisphere

Наблюдение за томской популяцией P. compressa в течение десяти лет показало, что этот вид, похоже, весьма успешно гибридизирует с местными P. palustris и P. nemoralis, принадлежащими той же секции. Наблюдались многочисленные переходные формы, причем в отдельные годы преобладали формы, близкие к *P. compressa*, в другие – близкие к местным видам. Айдатская популяция *P. compressa* также производит впечатление смешанной: типичные образцы P. compressa (с выраженным корневищем, сильно сплющенным стеблем и короткими листьями и веточками метелки) произрастали бок о бок с особями, сочетающими признаки P. compressa и аборигенного P. nemoralis, что может быть следствием интрогрессивной гибридизации. Сходная картина наблюдалась летом 2011 г. на Урале (Екатеринбург, железнодорожные пути возле товарных складов). Там была обнаружена обширная популяция, члены которой представляли собой самые разнообразные стадии перехода между P. compressa и P. nemoralis. Это свидетельствует о том, что в Сибири P. compressa может стать инвазивным и реально изменить генофонд близких аборигенных видов.

Полученные с помощью метода BIOCLIM гистограммы показывают частоты различных значений климатических характеристик Віо 1-19, наблюдаемых у вида в заданной области (рис. 2). Анализ гистограмм климатических переменных P. compressa позволил выявить отношение этого вида к вышеназванным биоклиматическим факторам. При этом практически сходными по конфигурации оказались графики Віо 13 и Віо 6, отражающие, соответственно, осадки самого влажного месяца и самого влажного квартала, а также Bio14 и 1 Bio7, отражающие осадки самого сухого месяца и самого сухого квартала (см. рис. 2). Ближе всего к нормальному распределению оказались частоты Віо7, Віо10, и Віо11. К ним приближаются частоты Віо5 и Віо8. Все эти переменные отражают температурные параметры климата. И, наоборот, графики, показывающие отношение вида к осадкам, нередко не просто асимметричны, как у Віо14, Віо17 и отчасти Віо18; у них как бы обрезана левая, наиболее «сухая» часть (Bio13, Bio15, Bio16, Bio19). Можно предположить, что на территориях с таким сухим климатом распространение P. compressa ограничивается каким-то другим, более сильно действующим фактором.

Анализ гистограмм, отражающих климатические преференции *P. com- pressa*, позволяет предположить, что его распространение обусловлено главным образом температурными факторами; факторы, характеризующие осадки, похоже, играют подчиненную роль.

С помощью методов BIOCLIM и DOMAIN были также построены модели вероятного распространения P. compressa в зависимости от биоклиматических факторов (рис. 3). Здесь следует еще раз подчеркнуть, что речь идет о моделировании вероятностного распределения климатических условий, благоприятных для произрастания того или иного вида, а успех внедрения в растительные сообщества зависит в немалой мере и от других причин – конкурентных способностей вида, взаимосвязей компонентов сообщества. Эти карты, составленные при помощи разных методов, основанных на разных подходах, позволили выявить участки, на которых вероятность нахождения P. compressa наиболее высока. На карте они обозначены наиболее темным тоном. На территории Сибири такие участки занимают значительные площади и сосредоточены главным образом в Западной Сибири. Карты, составленные с помощью разных подходов, несколько различаются в оценке возможностей изучаемого вида к расселению на территории Сибири, но обе указывают на довольно высокую вероятность появления этого вида на нашей территории.

Особенно это заметно на карте, построенной при использовании алгоритма DOMAIN, который, как было отмечено выше, считается более точным, чем BIOCLIM.

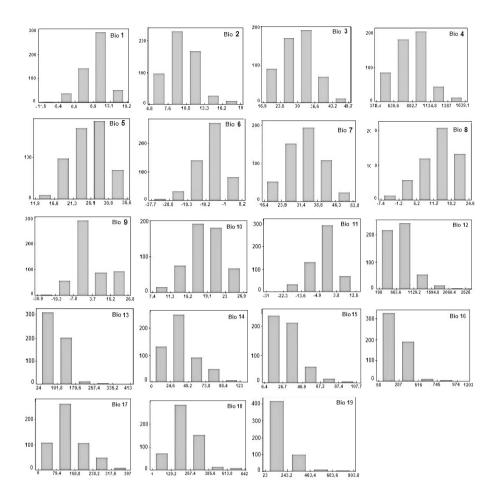


Рис. 2. Изменчивость различных климатических характеристик Віо 1–19, наблюдаемых в заданной области распространения Poa compressa. Обозначения биоклиматических характеристик приведены в тексте (ось абцисс напряженность фактора, ось ординат – частоты): ВІО1 – среднегодовая температура; ВІО2 – суточные колебания температуры (среднемесячные); ВІО3 – изотермальность (BIO1/ BIO7) x 100; BIO4 – сезонность температуры (коэффициент вариации); BIO5 – максимальная температура наиболее теплого периода; ВІО6 – минимальная температура наиболее холодного периода; ВІО7 – среднегодовая амплитуда колебания температуры (BIO5 – BIO6); BIO8 – средняя температура наиболее влажного квартала; BIO9 – средняя температура наиболее сухого квартала; ВІО10 - средняя температура наиболее теплого квартала; ВІО11 – средняя температура наиболее холодного квартала; ВІО12 – среднегодовые осадки; ВІО13 – осадки наиболее влажного периода; ВІО14 – осадки наиболее сухого периода; ВІО15 – сезонность осадков (коэффициент вариации); ВІО16 – осадки наиболее влажного квартала; ВІО17 – осадки наиболее сухого квартала; ВІО18 – осадки наиболее теплого квартала; ВІО19 - осадки наиболее холодного квартала /

Fig. 2. Variability of different climatic Bio 1-19 characteristics, observed within the given area of distribution of *Poa compressa* (the abscissa axis - factor intensity, the ordinate axis - frequency). Designations of bioclimatic characteristics: Bio1 - Annual mean temperature; Bio2 - Mean diurnal temperature range (mean of monthly maximal temperature — minimal temperature); Bio 3 - Isotermality (Bio2/Bio7 x 100); Bio4 - Temperature seasonality (standard deviation of monthly temperature); Bio5 - Minimum temperature of the coldest month; Bio6 - Minimum temperature of the warmest month - minimum temperature of the coldest month; Bio8 - Mean temperature of the wettest quarter (i.e. mean temperature of 4 consecutive wettest months); Bio9 - Mean temperature of the driest quarter; Bio10 - Mean temperature of the warmest quarter; Bio11 - Mean temperature of the coldest quarter; Bio12 - Annual precipitation; Bio13 - Precipitation of the wettest month; Bio14 - Precipitation of the driest month; Bio15 - Precipitation seasonality (standard deviation of monthly precipitation); Bio16 - Precipitation of the dries quarter; Bio17 - Precipitation of the wettest quarter; Bio18 - Precipitation of the warmest quarter; Bio19 - Precipitation of the coldest quarter

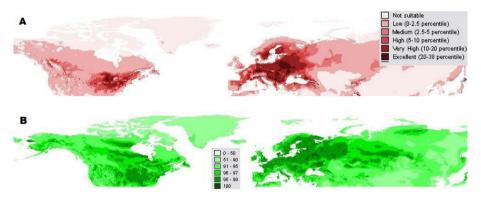


Рис. 3. Потенциальный ареал *Poa compressa* L.: A – полученный с помощью BIOCLIM; B – полученный с помощью DOMAIN /

Fig. 3. Potential range of *Poa compressa* L.: A - obtained with BIOCLIM; B - obtained with DOMAIN

Заключение

Проведенные исследования показали, что *P. compressa* распространен на территории Сибири шире, чем считалось ранее, причем представлен смешанными популяциями, члены которых морфологически в разной степени уклоняются к *P. palustris* или *P. nemoralis*. Это свидетельствует о том, что *P. compressa* и на территории Сибири гибридизирует с местными видами, что может привести к значительному изменению генофонда всех трех видов. Произрастая в основном в нарушенных местообитаниях, *P. compressa* пока не способен внедриться в устойчивые растительные сообщества, однако успешно размножается вегетативно при помощи ползучих корневищ, способен к регулярному и обильному плодоношению и быстро достигает репродуктивной зрелости. Это делает его потенциально опасным.

Исследование климатического профиля позволяет предполагать решающую роль температурного фактора, ограничивающего современное распространение *P. compressa* и подчиненную роль переменных, отражающих осадки. Полученные модели потенциального расселения *P. compressa* позволяют предполагать и более широкое распространение вида, и довольно высокие возможности его расселения на территории Сибири. Принимая во внимание ожидаемое повышение температуры во всем мире, будущая экспансия *P. compressa* на территории Сибири представляется весьма вероятной.

Авторы благодарят кураторов гербариев BYU, LE, TK, US, UTC за предоставленную возможность работы с коллекциями, профессора Университета штата Невада (Рино, США) Томаса Олбрайта за консультации по геостатистическому моделированию и ценные советы.

Литература

- 1. Эбель А.Л. Адвентивная флора алтайского региона // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2001. Т. 7. С. 12–124.
- Pimentel D., McNair S., Janecka J., Wightman J., Simmonds C., O'Connell C., Wong E., Russel L., Zern J., Aquino T., Tsomondo T. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2001. Vol. 84. P. 1–20.
- Magee, Teresa K, Paul L. Ringold, Michael A. Bollman, Ted L. Ernst. Index of Alien Impact: A
 Method of Evaluating Potential Ecological Impact of Alien Plant Species // Environmental
 Management. 2010. Vol. 45. P. 759–778.
- 4. *Cabral H., March I.J., Alanis G.J.* Ornamental plant species that threaten biodiversity in Mexico. URL: http://weedcenter.org/wab/2010/docs/presentations/Session-02/Cabral/CABRAL PowerPoint.pdf (дата обращения: 12.05.2011).
- 5. Москаленко Г.П. Оценка потенциальной опасности адвентивных видов для ландшафтов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов: сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности России (4–5 мая 2002). М., ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, IUCN (MCOII). 2002. С. 94–104.
- 6. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. Moscow: GEOS Publ., 2010. 512 p. URL: http://www.bookblack.ru (дата обращения: 12.05.2011).
- 7. Elton C.S. The ecology of invasions by animal and plants. London: Mcthenen, 1958. 181 p.
- 8. *Ward D.F.* Modeling the potential geographic distribution of invasive ant in New Zealand // Bio Invasions. 2007. Vol. 9. P. 723–735.
- 9. Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с.
- 10. Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток : Дальнаука, 2007. 98 с.
- 11. *Anderson R.P., Lew D., Peterson A.T.* Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting models // Ecological Modelling. 2003.Vol. 162. P. 211–232.
- 12. *Welk E.* Constrains in range predictions of invasive plant species due to non-equilibrium distribution patterns: Purple loosestrife (Lythrum salicaria) in North America // Ecological Modeling. 2004. Vol. 179. P. 551–567.
- 13. *Philips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E.* Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modeling. 2006. Vol. 190. P. 231–259.

- 14. *Hitchcock A.S.* Manual of the grasses of the United States. Washington: US Government Printing Office, 1935, 1040 p.
- 15. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- 16. Hefferman K.E., Coulling P.P., Townsend J.F., Hutto C.J. Ranking invasive Exotic plant species in Virginia. Natural Heritage technical report 01-13. Virginia Department of Conservation and Recreation, Division of Natural Heritage. Richmond, Virginia, 2001. 27 p. plus appendix.
- 17. *Hoffman R., Kearns R. (eds)*. Wisconsin manual of control recommendations for ecologically invasive plants. Wisconsin Dept. Natural Resourses. Madison. Wisconsin. URL: http://plants.usda.gov/java/invasiveOne?publD=Wi (дата обращения: 12.12.2012).
- 18. Edmondson J.R. Poa L. // Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge, 1980. P. 159–167.
- 19. Олонова М.В. Роа L. Мятлик // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. T. 2. C. 163–186.
- 20. *Олонова М.В.* Новое местонахождение *Poa compressa* L. // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2003. № 93. С. 11.
- Двелев Н.Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (Роасеае) // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 5–16.
- 22. *Пробатова Н.С.* Хромосомные числа в семействе Роасеае и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. 2007. Вып. 55. С. 9–103.
- 23. *Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю., Рудыка Э.Г.* Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток: Дальнаука, 2007. 392 с.
- 24. Soreng R.J., Davidse G., Peterson P.M., Zuloaga F.O, Judziewicz, Filgueiras T.S., Morrone O. TROPICOS 2004. URL: http://mobot.mobot.org/W3T/Search/nwgc.html (дата обращения: 20.05.2011).
- 25. *Hulten E.* Atlas of the distribution of the vascular plants in Nowestern Europe. ed. 2. Stockholm, 1971. 515 p.
- 26. Nix H. A biogeographic analysis of Australian Elapid snakes // Longmore R. (ed.) Snakes: atlas of Elapid snakes of Australia, 1986. P. 4–15.
- 27. *Hijmans R.J., Guarino L., Jarvis A. et. al.* DIVA-GIS, version 5.2. Manual. 2005. URL: http://www.diva-gis.org/DIVA-GIS5 manual.pdf (дата обращения: 22.05.2011).
- 28. Schelderman X., van Zonneveld M. Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution. Biodiversity International. Rome, Italy, 2010. 180 p.
- 29. Carpenter G., Gillison A.N., Winte J. DOMAIN ¬ a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants, animals // Biodiversity Conservation. 1993. Vol. 2. P. 667–680.
- 30. Beaumont L.J., Hughes L., Poulsen M. Predicting species distributions: use of climate parameters in BIOCLIM and its impact on predicting of species' current and future distributions. // Ecological modeling. 2005. Vol. 176. P. 250–269.
- 31. Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudik M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.McC., Peterson A.T., Phillips S., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R., Soberso J., Williams S., Wisz M., Zimmerman N. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecogeography. 2006. Vol. 29. P. 129–151.
- 32. *Hijmans R.J., Cameron S., Parra J.* Climate date from Worldclim. 2004. URL: http://www.worldclim.org (дата обращения: 20.05.2011).
- 33. ArcGIS (ESRI). URL: http://www.esri.com (дата обращения: 27.01.2011).
- 34. *Intergovernmental* Panel on Climate Change. URL: http://www.grida.no/climate/ipcc/emission (дата обращения: 22.06.2012).

Авторский коллектив:

Олонова Марина Владимировна – д-р биол. наук, профессор кафедры экологического менеджмента Биологического института Томского государственного унверситета (г. Томск, Россия). E-mail: olonova@list.ru

Xinfen Gao – профессор, куратор гербария (CDBI) Института биологии Ченду Китайской академии наук (г. Ченду, Китай). E-mail: <u>xfgao@cib.ac.cn</u>

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 56–69

Marina V. Olonova¹, Xinfen Gao²

¹Department of Ecological Management, Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation.

E-mail: olonova@list.ru

²Herbarium (CDBI), Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science,

Chengdu, Chine.

E-mail: xfgao@cib.ac.cn

Potential distribution of *Poa compressa* L. adventive species in Siberia

Species migration is a natural process but in recent years the mobility of species has significantly increased and a special group of so-called invasive species is recognized by biologists. In contrast to alien species introduced intentionally or unintentionally outside their natural habitats, invasive species actively invade natural communities and occupy new ecological niches. This leads to significant changes in plant communities. Invasive species also affect the evolutionary process. Because of introgressive hybridization, for example, they can alter the gene pool of native species and even cause a total extinction of close species.

It is known that the success of introduction and distribution of species on a new territory is only possible in the terms of similarity of environmental conditions. Therefore, knowing the ecological niche of species, it is possible to predict the areas of its successful introduction. The modern scientific approach to the study of invasive species is revealing its potential ability for distribution and potential range. Bioclimatic modeling, based on the GIS technology, can identify the areas, suitable for its climate conditions for species growth.

Poa compressa L. is a widespread species which occurs not only in the northern hemisphere, but even in Australia. In the U.S. and Canada this species is included on the list of invasive and harmful plants. Being a common species in Europe, it has almost not been found in Siberia, but lately it has been encountered here quite often. This species has been found in Tomsk and Kemerovo Oblasts, occurring mainly in disturbed habitats along the roadsides, on embankments and mine dumps. This species seems to hybridize successfully with local relative species *P. palustris* L. and *P. nemoralis* L. and might be a potentially harmful species in Siberia, altering the genotype of native ones.

In order to reveal the potential possibility of *P. compressa* for distribution in Siberia, we obtained its ecological niche, based on 19 bioclimatic characteristics (19 variables with a spatial resolution of 2.5 arc-min), using the program DIVA GIS 5.2. The analysis of histograms, which show the frequencies of climate variables Bio1Bio19, appropriated to *P. compressa* range, has revealed the variability of these characteristics within that area. This analysis showed that only the characteristics, describing the temperature parameters were the closest to the normal distribution. Conversely, the graphs which concern precipitations, quite often were not simply asymmetrical, but their left part looked as if it had been cut in their "driest" part. Obviously, in the areas

with arid conditions *P. compressa* distribution seems to be limited by some other, more potent factor.

We also constructed predictive distribution maps, using the BIOCLIM and DOMAIN methods. These maps identified the areas where the probability of occurring of *P. compressa* was the highest.

In Siberia such areas have proved to occupy vast areas, especially on the maps created using the algorithm DOMAIN, which is considered to be more accurate than BIOCLIM. The obtained data of the potential range of *P. compressa* suggest both a wider distribution of this species and a relatively high potential of its settlement in Siberia. Its inclination to hybridization with related species *P. palustris* and *P. nemoralis* can relate in significant changes in the gene pool of these three species. Probably, Siberian botanists should be more attentive to this species and to control its spread.

Acknowledgments: This work was carried out with the support of Grant RFBR 13-04-017-15A.

The authors thank the curators of the herbariums BYU, LE, TK, US, UTC, Nevada for the opportunity to work with collections; Thomas Albright, professor of the University of Nevada (Reno, USA) for consultations on geostatistical modeling and valuable advice.

The article contains 3 figures, 34 ref.

Key words: invasive species; BIOCLIM; DOMAIN; Poa compressa L.

References

- 1. Ebel Al. Adventive flora of Altai district (Altai territory). *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana*. Vol. 7. Barnaul: Altay State University Publ.; 2001. pp.12-124.
- Pimentel D, McNair S, Janecka J, Wightman J, Simmonds C, O'Connell C, Wong E, Russel L, Zern J, Aquino T, Tsomondo T. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2001;84:1-20. doi: 10.1016/S0167-8809(00)00178-X
- 3. Magee, Teresa K, Paul L. Ringold, Michael A. Bollman, Ted L. Ernst. Index of Alien Impact: A Method of Evaluating Potential Ecological Impact of Alien Plant Species. *Environmental Management*. 2010;45:759-778. doi: 10.1007/s00267-010-9426-1
- Cabral H, March IJ, Alanis GJ. Ornamental plant species that threaten biodiversity in Mexico. Weeds Across Borders. June 1-4, 2010. Shepherdstown, West Virginia, USA. Available at: http://weedcenter.org/wab/2010/docs/presentations/Session-02/Cabral/CABRAL_PowerPoint.pdf. (accessed 12.05.2011)
- 5. Moskalenko GP. Otsenka potentsial'noy opasnosti adventivnykh vidov dlya landshaftov [Evaluation of potential dangers of adventitious species for landscapes]. Ekologicheskaya bezopasnost' i invazii chuzherodnykh organizmov [Ecological safety and invasive organisms. Proc. of the round table of All-Russian conference on ecological safety of Russia (4-5 may 2002)]. Moscow: AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution; 2002. pp. 94-104.
- Vinogradova YuK, Mayorov SR, Khorun LV. Chernaya kniga flory Sredney Rossii. Chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Sredney Rossii [Black book of the flora of Central Russia. Invasive plant species in ecosystems of Central Russia]. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 512 p. Available at: http://www.bookblack.ru. (accessed 12.05.2011).
- 7. Elton CS. The ecology of invasions by animal and plants. London: Mcthenen Publ.; 1958. 181 p.
- 8. Ward DF. Modeling the potential geographic distribution of invasive ant in New Zealand. *Bio Invasions*. 2007;9:723-735. doi: 10.1007/s10530-006-9072-y
- 9. Rabotnov T.A. Fitotsenologiya [Phytocoenology]. 2nd ed. Moscow: Moscow State University Publ.; 1983. 292 p.

- 10. Seledets VP, Probatova NS. Ekologicheskiy areal vida u rasteniy [Ecological range of plant species]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 2007. 98 p.
- 11. Anderson RP, Lew D, Peterson AT. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting models. *Ecological Modelling*. 2003;162:211-232. doi: 10.1016/S0304-3800(02)00349-6
- 12. Welk E. Constrains in range predictions of invasive plant species due to non-equilibrium distribution patterns: Purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Ecological Modeling*. 2004;179:551-567. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.04.020
- 13. Philips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*. 2006;190:231-259. doi: 10.1016/j. ecolmodel.2005.03.026
- 14. Hitchcock AS. Manual of the grasses of the United States. Washington: US Government Printing Office; 1935. 1040 p.
- 15. Tsvelev NN. Zlaki SSSR [Grasses of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 788 p.
- 16. Hefferman KE, Coulling PP, Townsend JF, Hutto CJ. Ranking invasive Exotic plant species in Virginia. Natural Heritage technical report 01-13. Virginia Department of Conservation and Recreation, Division of Natural Heritage, Richmond, Virginia. 2001. 27 pp. plus appendix. Available at: http://www.dcr.virginia.gov/natural_heritage/documents/rankinv.pdf
- 17. Hoffman R, Kearns R. Wisconsin manual of control recommendations for ecologically invasive plants. Wisconsin Dept. Natural Resourses. Madison. Wisconsin. Available at: http://plants.usda.gov/java/invasiveOne?publD=Wi (accessed 12.12.2012)
- Edmondson JR. *Poa* L. In: Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA., editors. *Flora Europaea*. Vol. 5. UK, Cambridge: Cambridge University Press; 1980. pp. 159-167.
- 19. Olonova MV. *Poa* L. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 2. Novosibirsk: Nauka, Siberian Department Publ.; 1990. pp. 163-186.
- 20. Olonova MV. Новое местонахождение *Poa compressa* L [New location of *Poa compressa* L]. Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. 2003;93:11.
- 21. Tsvelev NN. O znachenii gibridizatsionnykh protsessov v evolyutsii zlakov (Poaceae) [Significance of hybrid processes for plant evolution]. *Istoriya flory i rastitel'nosti Evrazii* [The history of flora and vegetation of Eurasia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1972. pp. 5-16.
- 22. Probatova NS. Khromosomnye chisla v semeystve Poaceae i ikh znachenie dlya sistematiki, filogenii i fitogeografii (na primere zlakov Dal'nego Vostoka Rossii) [Chromosome numbers in Poaceae and their significance for systematics, phylogeny and phytogeography (using grasses of Far East as an example)]. *Komarovskie chteniya*. 2007;55:9-103.
- 23. Probatova NS, Barkalov VYu, Rudyka EG. Kariologiya flory Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov. Chisla khromosom, taksonomicheskie i fitogeograficheskie kommentarii [Caryology of the flora of Sakhalin and the Kurile islands. Chromosome numbers, taxonomic and phytogeographical comments]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 2007. 392 p.
- Soreng RJ., Davidse G, Peterson PM, Zuloaga FO, Judziewicz EJ, Filgueiras TS, Morrone O. Catalogue of new world grasses (Poaceae). Available at: http://mobot.mobot.org/W3T/Search/nwgc.html. (accessed 20.05.2011)
- 25. Hulten E. Atlas of the distribution of the vascular plants in Nowestern Europe. ed. 2. Stockholm: Generalstabens Litografiska Anstalt; 1971. 531 p.
- 26. Nix H. A biogeographic analysis of Australian Elapid snakes. In: Atlas of Australian Elapid snakes. Longmore R, editor. Canberra, Australia: Bureau of Flora and Fauna; 1986. pp. 4-15.
- 27. Hijmans RJ, Guarino L, Jarvis A. et. al. DIVA-GIS, version 5.2. Manual. 2005. Available at: http://www.diva-gis.org/DIVA-GIS5_manual.pdf. (accessed 22.05.2011).

- 28. Schelderman X, van Zonneveld M. Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution. *Biodiversity International*. Rome, Italy. 2010. 180 p. Available at: http://www.bioversityinternational.org/uploads/tx_news/Training_manual_on_spatial_analysis_of-plant_diversity_and_distribution_1431_07.pdf.
- 29. Carpenter G, Gillison AN, Winte J. DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants, animals. *Biodiversity and Conservation*. 1993;2:667-680. Available at: http://www.whoi.edu/cms/files/Carpenter_etal_2003_53463.pdf
- 30. Beaumont LJ, Hughes L, Poulsen M. Predicting species distributions: use of climate parameters in BIOCLIM and its impact on predicting of species' current and future distributions. *Ecological modeling*. 2005;176:250-269. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.01.030
- 31. Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick J, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle B, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JMcC, Peterson AT, Phillips S, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire R, Soberso J, Williams S, Wisz M, Zimmerman N. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecogeography*. 2006;29:129-151.
- 32. Hijmans RJ, Cameron S, Parra J. Climate date from Worldclim. 2004. Available at: http://www.worldclim.org (дата обращения: 20.05.2011). http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/joc.1276/pdf
- 33. ArcGIS (ESRI). Available at: http://www.esri.com (accessed 27.01.2011).
- 34. Intergovernmental Panel on Climate Change. Available at: http://www.grida.no/climate/ipcc/emission/ (accessed 22.06.2012).

Received 21 January 2013; Revised 14 October 2014; Accepted 27 October 2014.

Olonova MV, Gao X. Potential distribution of *Poa compressa* L. adventive species in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):56-69. In Russian, English summary

УДК 581.5

В.Э. Смирнов¹, Л.Г. Ханина¹, М.В. Бобровский²

¹Институт математических проблем биологии РАН, г. Пущино, Россия ²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пущино, Россия

Оценка видового разнообразия растительности на основе интегрального статистического подхода в условиях неоднородных данных (на примере заповедника «Калужские засеки»)

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 13-04-02181-а

На примере заповедника «Калужские засеки» рассмотрены вопросы сравнительной оценки видового разнообразия растительных сообществ в условиях разного размера выборок геоботанических описаний. Рассчитывали традиционные меры разнообразия, применяли современные статистические методы. Альфа-разнообразие оценивали через среднюю и медиану числа видов на геоботанической площадке в группе описаний. Результаты показали, что бета-разнообразие целесообразно оценивать по среднему внутригрупповому расстоянию Жаккара или индексу МакКьюна. Оценку гамма-разнообразия (общего числа видов в группе описаний) целесообразно проводить на основе интегрального статистического подхода, предложенного Colwell и соавт. (2012). Наименее очевидный результат, полученный с помощью статистического подхода, состоит в сходном уровне видового богатства во всех сообществах с доминированием неморальных видов в напочвенном покрове. Высокое значение видового богатства широколиственных лесов, полученное в результате прямых расчетов, определяется большим числом описаний, относящихся к сообществу данного типа.

Ключевые слова: видовое богатство; видовые кумулятивные кривые; интерполяция; экстраполяция; видовая насыщенность; бета-разнообразие; кластерный анализ.

Введение

Оценка биоразнообразия в условиях неполноты и/или неоднородности экологических данных является достаточно типичной задачей, особенно для исследований, проводимых в нашей стране, что определяется ее большой площадью и известной разрозненностью усилий по ее изучению. Зачастую требуется оценить биоразнообразие территорий на основе данных, собранных различными авторами с различными целями, разной степенью аккуратности и «надежности». В зависимости от целей исследований могут варьи-

ровать схемы и методы заложения площадок сбора данных, их размеры и формы; число описаний может быть различным для исследуемого уровня организации живого покрова (сообщества, ландшафта и др.) и не учитывать его размер и степень неоднородности. Эти и другие аналогичные факторы делают такие данные, вообще говоря, несопоставимыми, а количественные оценки разнообразия, полученные на их основе, могут оказаться существенно смещенными. Более корректные оценки видового разнообразия в условиях неполных или неоднородных экологических данных можно получить путем применения специальных статистических методов [1, 2], активно развиваемых в последние годы [3].

В данной работе рассмотрены вопросы оценки видового разнообразия растительности в условиях неоднородных геоботанических данных на примере заповедника «Калужские засеки». Ранее нами путем анализа геоботанических описаний и применения эколого-ценотического подхода, сопряженного с многомерными методами анализа, были выделены основные типы сообществ в растительном покрове заповедника [4]; произведена оценка альфа-, бета- и гамма-разнообразия выделенных сообществ [5]. Анализ проводился на основе обработки более 700 геоботанических описаний, выполненных в заповеднике с 1990 по 1998 г. различными исследователями. Описания были выполнены как во время работ по обоснованию организации заповедника и анализу растительности основных биотопов [6, 7], так и в процессе студенческих практик Пущинского государственного университета. В результате общий массив геоботанических описаний растительности оказался несбалансированным по числу описаний, сделанных в разных типах сообществ. Цель настоящего исследования - коррекция полученных ранее оценок видового разнообразия растительности заповедника «Калужские засеки» путем анализа существующего массива геоботанических описаний с применением современных статистических методов, позволяющих получать сравнимые оценки видового разнообразия в условиях разного размера выборок описаний, относящихся к сообществам разных типов.

Материалы и методики исследования

Государственный природный заповедник «Калужские засеки» находится на юго-востоке Калужской области на территории, пограничной с Орловской и Тульской областями, в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов [8] (между 53°30′–53°50′ с.ш. и 35°35′–35°55′ в.д.). Заповедник организован в 1992 г. в связи с присутствием здесь старовозрастных широколиственных лесов, малой нарушенностью территории в прошлом сплошными рубками и распашками [5, 7, 9]. В настоящее время заповедник состоит из двух территориально не связанных частей, находящихся на расстоянии 12 км друг от друга. Общая площадь заповедника 18 533 га.

Территория заповедника находится в пределах Русской платформы, в северо-западной части Среднерусской возвышенности, на водоразделе рек Ока и Вытебеть (приток р. Жиздра). Преобладающие высоты 150–250 м над ур. м.; наивысшая точка 275 м. Рельеф образован пологохолмистым покровом ледниковой морены, эрозионный, густо расчлененный овражно-балочной и речной сетью. Среднегодовая температура + 4,4°C. Среднегодовое количество осадков 596 мм [10].

На момент проведения геоботанического обследования на территории заповедника присутствовали полидоминантные широколиственные леса (дубравы), осинники, березняки, сосняки, ельники, черноольшаники, мезофитные и гигрофитные луга, а также ивняки, представляющие собой заросшие луга. По составу травяно-кустарничкового яруса по площади в заповеднике преобладали сообщества, относящиеся к неморальному эколого-ценотическому типу (ЭЦТ), который характеризуется доминированием видов неморальной эколого-ценотической группы (ЭЦГ). Также на территории присутствовали сообщества лугово-опушечного, борового, нитрофитного, водно-болотного и бореального ЭЦТ, характеризующиеся доминированием видов соответствующих ЭЦГ. Для классификации использовали ЭЦГ, предложенные А.А. Ниценко [11] и модифицированные О.В. Смирновой и Л.Б. Заугольновой [12, 13] с уточнениями В.Э. Смирнова и соавт. [14, 15]. Путем обработки более 700 геоботанических описаний с привлечением методов ординации и кластеризации была проведена эколого-ценотическая классификация растительности [4]: выделено 13 типов сообществ в ранге групп ассоциаций; эти сообщества анализировали в настоящей работе.

Для нахождения групп типов сообществ, сходных по видовому составу, проводили кластерный анализ 13 выделенных типов, по результатам которого строили дендрограмму. Кластерный анализ проводили по данным присутствия / отсутствия видов на основе индекса Жаккара, используемого в качестве меры расстояния, и стратегии группового среднего. Индекс Жаккара вычисляли по формуле

$$D=1-\frac{a}{a+b+c},$$

где a — число общих видов для 2 геоботанических описаний, b и c — число уникальных видов в каждом описании; для анализируемых типов сообществ находили средние внутригрупповые и межгрупповые расстояния. Кластерный анализ проводили не по описаниям, а по анализируемым группам описаний; использовали общую комбинаторную формулу [16], которая для стратегии группового среднего имеет вид

$$D_{ir} = \frac{n_p}{n_r} D_{ip} + \frac{n_q}{n_r} D_{iq},$$

где D_{ir} – расстояние между присоединяемой группой i и группой r, которая состоит из объединенных на предыдущем шаге кластеризации групп p и q;

 $D_{ip},\,D_{iq}$ — расстояние между группой i и группами p и $q;\,n_p,\,n_q,\,n_r$ — число элементов в группах $p,\,q,\,r$. Положение типа сообщества на дендрограмме по оси ординат определялось его средним внутригрупповым расстоянием и отражало меру флористической неоднородности сообщества.

Для выделенных групп ассоциаций растительности по данным присутствия / отсутствия видов оценивали альфа-, бета- и гамма-разнообразие. Альфа- и гамма-разнообразие (инвентаризационное) оценивали через видовую насыщенность ($\overline{\alpha}$, среднее число видов на единицу площади, т.е. на геоботаническую площадку 10×10 м) и видовое богатство (γ , общее число видов в группе геоботанических описаний, относящихся к тому или иному типу сообщества).

Для оценки числа видов на единицу площади в каждой группе ассоциаций строили ящиковые диаграммы (boxplots). Значимость различий в видовой насыщенности между типами сообществ проверяли для наиболее представленных типов с помощью попарных рандомизационных тестов [17] с коррекцией p-значений на множественность сравнений.

Для сравнительной оценки видового богатства анализируемых типов сообществ, представленных разным числом геоботанических описаний, использовали интегральный статистический подход, предложенный Colwell et al. [3]. Для данных по присутствию / отсутствию видов авторы подхода предложили аналитический метод на основе распределения Бернулли, который находит ожидаемое число видов как в случае интерполяции выборки (приведение выборки большего размера к меньшему), так и в случае ее экстраполяции (доведение выборки меньшего размера до большего). В результате строится единая видовая кумулятивная кривая для каждого типа сообщества, которая начинается от размера выборки в одно описание, продолжается до наблюдаемого числа описаний в данном типе, далее переходит в асимптотическую кривую, продолжающуюся до желаемого уровня экстраполяции. Нами кривые были построены для 10 наиболее представленных типов сообществ.

Поскольку полноценный, универсальный статистический критерий для сравнения видовых кумулятивных кривых еще не разработан, то сравнение оценок видового богатства сообществ, полученных в результате построения кривых, мы проводили на основе анализа доверительных интервалов, что является обычной практикой в работах такого рода [18]. Как указывают Colwell et al. [3], сравнение доверительных интервалов является приблизительным и консервативным критерием статистической значимости, однако альтернативой служит сравнение кривых «на глаз», что привносит нежелательный субъективизм. Является открытым вопрос, в какой точке (при каком размере референтной выборки) следует анализировать перекрытие доверительных интервалов. В данной работе мы построили 95%-ные доверительные интервалы для референтной выборки в 57 описаний, что равно утроенному размеру выборки для типа сообщества с минимальным числом

описаний, включенным в анализ (19 описаний). По мнению авторов метода, экстраполяция остается надежной до точки, соответствующей двойному – тройному размеру референтной выборки.

Дифференцирующее (бета) разнообразие типов сообществ оценивали с помощью трех количественных показателей: 1) по индексу Уиттекера [19], который мы рассчитывали ранее [5] для выделенных групп ассоциаций:

$$\beta_w = \frac{\gamma}{\alpha} - 1$$
,

где γ – число видов в типе сообщества, $\bar{\alpha}$ – среднее число видов в описаниях этого типа сообщества (видовая насыщенность); 2) среднее внутригрупповое расстояние, рассчитанное на основе индекса Жаккара \bar{D} (см. выше); 3) индекс МакКьюна [20], который рассчитывали по формуле

$$\beta_D = \frac{\log(1 - \overline{D})}{\log(0, 5)}.$$

От среднего внутригруппового расстояния последний индекс отличается более удобным шкалированием: индекс равен 1 при 50-процентном различии (или сходстве) в видовом составе двух объектов; индекс равен 2 при 75-процентном различии и т.д.

Интерполяционные и экстраполяционные оценки видового богатства получены в программе EstimateS [21], остальные расчеты выполнены в среде статистического программирования R [22] с использованием библиотек rich и vegan.

Результаты исследования и обсуждение

Анализируемый массив из 722 геоботанических описаний являлся неравномерным по представленности описаний, относящихся к сообществам разных типов. Минимальное число описаний (9) было в выборках сосняков лугово-опушечных и ивняков нитрофитных, максимальное (306) — в выборке широколиственных лесов неморальных (табл. 1).

Неравномерная представленность сообществ разного типа в анализируемых выборках описаний объяснялась как задачами исследователей (изучение широколиственных лесов как основного объекта заповедания), так и спецификой анализируемой территории: полидоминантные широколиственные леса занимали около 25% территории заповедника (по лесотаксационным данным 1993 г.), а сообщества, число описаний в которых мало (сосняки лугово-опушечные, ивняки нитрофитные и ельники бореальные), занимали очень небольшие площади.

Кроме указанных 4 типов, остальные анализируемые сообщества заповедника представлены вполне сравнимым числом описаний (от 19 до 87), хотя даже эти выборки различаются по объему более чем в 4 раза. Таким образом, спецификой анализируемого массива данных является наличие

разноразмерных выборок описаний, относящихся к сообществам разных типов.

Таблица 1 / Table 1

Оценки видового разнообразия 13 типов сообществ, выделенных
в ранге групп ассоциаций в заповеднике «Калужские засеки» /
Estimates of species diversity for 13 plant community types
in the State Nature Reserve "Kaluzhskie zaseki"

Тип сооб- щества* / Plant com- munity type	Число описа- ний / Number of relevés	Видовая на- сыщенность / Average number of species per relevés, α	Видовое богат- ство / Species rich- ness, γ	Индекс бета- разнообра- зия Уит- текера / Whittaker's index, β _w	Среднее внутригрупповое расстояние (индекс Жаккара) / Average within-group Jaccard distance, \bar{D}	Индекс бета-раз- нообразия МакКью- на / McCune's beta diversi- ty index, β _D
PcB	14	21,9	76	2,5	0,64	1,5
PcN	33	24,2	112	2,5 3,6	0,69	1,7
PnF	38	25,1	162	5,4	0,74	1,9
PnN	50	26,7	154	4,8	0,71	1,8
PpN	19	28,2	104	2,7	0,67	1,6
QN	306	28,9	255	7,8	0,69	1,7
BN	31	28,9	138	3,8	0,73	1,9
MW	35	31,9	280	7,8	0,89	3,1
SNt	9	33,7	125	2,7	0,79	2,3
ANt	50	35,7	256	6,2	0,79	2,2
MH	87	46,4	401	7,6	0,81	2,4
BM	41	48,3	276	4,7	0,77	2,1
PnM	9	55,7	195	2,5	0,78	2,2
Для всех со- обществ / Total	722	33,5/32,4*	577	4,8/6,5*	0,75/0,73*	2,03/1,96*

Примечания [Notes]. * PcB – ельники бореальные [Boreal Picea abies forests], PcN – ельники неморальные [Nemoral Picea abies forests], PnF – сосняки боровые (послепожарные) [Piny Pinus sylvestris forests (after fire)], PnN – сосняки неморальные [Nemoral Pinus sylvestris forests], PpN – осинники неморальные [Nemoral Populus tremula forests], QN – широколиственные леса неморальные [Nemoral broadleaved forests dominated by Quercus robur, Fraxinus excelsior, Ulmus glabra, Tilia cordata, Acer platanoides and A. campestre], BN – березняки неморальные [Nemoral Betula pendula and B. pubescens forests], MW – луга гигрофитные [Hygrophytous meadows], SNt – ивняки нитрофитные [Nitrophytous Salix spp. Forests], ANt – ольшаники нитрофитные [Nitrophytous Alnus glutinosa forests], MH – луга мезофитные [Mesophytous meadows], BM – березняки луговые [Betula spp. forests dominated by meadow plants in the field layer], PnM – сосняки лугово-опушечные [Pinus sylvestris forests dominated by meadow plants in the field layer];

^{**} средние значения, взвешенные на число описаний в каждой группе описаний [average values weighed by the number of relevés in each sample].

Результаты кластерного анализа (рис. 1), проведенного для 13 априори выделенных типов сообществ на основе их межгрупповых и внутригрупповых расстояний (табл. 2), свидетельствуют об относительно высокой флористической однородности выделенных эколого-ценотических типов растительности. Кластерный анализ выделил три крупные группы описаний, в травяно-кустарничковом ярусе которых доминируют лугово-опушечные виды (крайний левый узел дендрограммы), неморальные и бореальные-боровые виды (центральный узел), а также водно-болотные и нитрофильные виды (крайний правый узел дендрограммы). При этом центральный узел делится на сообщества с доминированием неморальных видов (слева от центра) и бореальных и боровых видов (справа от центра). Единственное исключение — сообщество сосняков неморальных, которое оказалось флористически ближе к бореальным ельникам и боровым соснякам, чем к сообществам неморального эколого-ценотического типа.

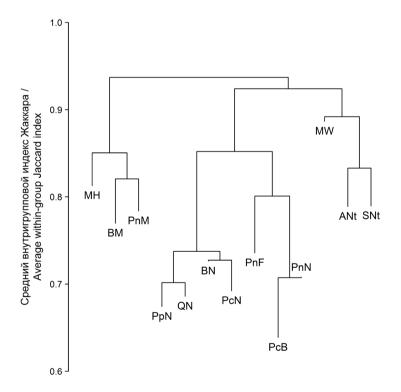


Рис. 1. Дендрограмма кластерного анализа 13 типов сообществ заповедника. Положение типа сообщества по оси ординат определяется его средним внутригрупповым расстоянием. Типы сообществ приведены в табл. 1 / Fig. 1. The clustering dendrogram of 13 plant community types. The community types depend on average within-cluster Jaccard distance. Plant community types are the same as in Table 1

Таблица 2 / Table 2

Средние внутригрупповые и межгрупповые расстояния для анализируемых типов сообществ / Average within-group and between-group Jaccard distance for the studied plant community types

Тип	ANt	BM	BN	MH	MW	РсВ	PcN	PnF	PnM	PnN	PpN	QN	SNt
ANt	0,79	0,91	0,89	0,96	0,90	0,93	0,91	0,95	0,95	0,91	0,89	0,89	0,84
BM		0,77	0,86	0,85	0,90	0,87	0,89	0,86	0,82	0,85	0,88	0,90	0,90
BN			0,73	0,96	0,95	0,80	0,73	0,89	0,92	0,78	0,73	0,74	0,93
MH				0,81	0,92	0,96	0,97	0,92	0,84	0,95	0,97	0,97	0,95
MW					0,89	0,97	0,96	0,96	0,93	0,95	0,95	0,95	0,86
PcB						0,64	0,76	0,78	0,90	0,71	0,85	0,85	0,95
PcN							0,69	0,88	0,93	0,75	0,72	0,74	0,94
PnF								0,74	0,86	0,81	0,93	0,93	0,95
PnM									0,78	0,88	0,94	0,94	0,94
PnN										0,71	0,80	0,81	0,93
PpN											0,68	0,71	0,94
QN												0,69	0,94
SNt													0,78
TT		D			***							6	

Примечания. Внутригрупповые расстояния расположены на диагонали; типы сообществ приведены в табл. 1. /

Notes. Average within-group distances are on the diagonal; plant community types are the same as in Table 1.

Число сосудистых видов растений на единицу площади в обрабатываемом массиве описаний варьировало от 10 до 77 (рис. 2), наиболее сильный размах значений в пределах типа сообщества наблюдался у лугов мезофитных и березняков лугово-опушечных.

Среднее и медиана числа видов на площадке изменялись сходным образом (см. табл. 1, рис. 2); единственным исключением были березняки неморальные, для которых среднее было выше, а медиана ниже, чем в неморальных осинниках и широколиственных лесах, что свидетельствовало о большем числе менее богатых описаний в березняках неморальных по сравнению с неморальными осинниками и дубравами. В целом по видовой насыщенности выделенные типы сообществ различались довольно сильно: от 21,9 до 55,7 вида на 100 м² (см. табл. 1). Видовая насыщенность, рассчитанная для всего заповедника, составила 33,5 вида на 100 м², а при расчете среднего значения, взвешенного на число описаний в выборках, относящихся к разным типам сообществ, значение видовой насыщенности уменьшилось до 32,4, прежде всего за счет большого числа описаний в выборке не столь богатых по числу видов неморальных широколиственных лесов.

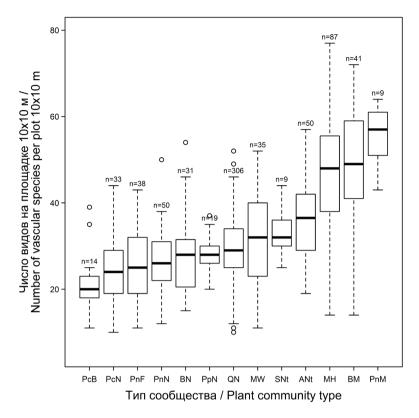


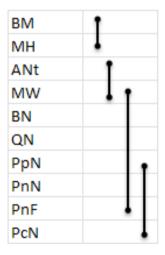
Рис. 2. Диаграмма распределения числа видов сосудистых растений в группе описаний, относящихся к каждому из 13 анализируемых типов сообществ; п — число геоботанических описаний в группе. Нижняя и верхняя границы прямоугольников соответствуют первому и третьему квартилям, срединная линия — второму квартилю (медиане); длина вертикальных отрезков определяется расстоянием от границы прямоугольника до наименьшего / наибольшего значения, попадающего в полуторный межквартильный размах от нижней / верхней границы. Кружками обозначены значения, не попадающие в полуторный межквартильный размах. Типы сообществ приведены в табл. 1 /

Fig. 2. Boxplots of the numbers of vascular species per plot for the studied plant community types; n is a sample size. The midline is the median, the top and bottom of the box are the upper and lower quartiles, the whiskers are extended to the largest/smallest observation within 1.5 interquartile ranges of the top/bottom and the circles denote observations beyond these limits. Plant community types are the same as in Table 1

Проверка на значимость различий видовой насыщенности, как и статистическое оценивание видового богатства, проводили для 10 наиболее представленных типов; в анализе не участвовали сообщества, представленные критически малым числом описаний: сосняки лугово-опушечные (9 описаний), ивняки нитрофитные (9) и ельники бореальные (14). Минимальный размер выборки из оставленных для сравнительного анализа видовой на-

сыщенности и видового богатства имели осинники неморальные (19 описаний).

Проверка на значимость различий видовой насыщенности выявила 4 группы сообществ, внутри которых видовая насыщенность значимо не отличается (рис. 3). Наиболее богатые группы закономерно образуют березняки лугово-опушечные и луга мезофитные, а также ольшаники нитрофитные и луга гигрофитные. Эти две группы практически не перекрываются между собой и с остальными типами сообществ (диапазоны видовой насыщенности 46,4-48,3 и 31,9-35,7). Более бедные по видовой насыщенности третья и четвертая группы с диапазонами 25,1-31,9 и 24,2-28,2 достаточно сильно перекрываются между собой: четвертая группа образуется лишь за счет присоединения наиболее бедного по видовой насыщенности типа сообщества – неморальных ельников; видовая насыщенность всех остальных типов сообществ с доминированием неморальных видов в травяно-кустарничковом ярусе достаточно близка. Интересно, что по среднему числу видов на площадке от неморальных сообществ значимо не отличаются как гигрофитные луга (со стороны более богатых сообществ), так и послепожарные сосняки (со стороны более бедных сообществ).



значимость различий (на уровне значимости 5%) видовой насыщенности 10 наиболее представленных типов сообществ. Отрезки объединяют значимо не отличающиеся типы сообществ. Сообщества ранжированы по убыванию видовой насыщенности. Типы сообществ приведены в табл. 1 / Fig. 3. Results of pairwise randomization tests to check the significance of differences (at 5% significance level) between species number per plot for the 10 most represented types of communities. Segments unite community types which are not significantly different. Plant communities are ranked in decreasing order of average number of species per plot. Plant community types are the same as in Table 1

Рис. 3. Результаты попарных рандомизационных тестов проверки на

Видовое богатство заповедника, рассчитанное по числу видов сосудистых растений во всех анализируемых геоботанических описаниях, равно 577. Максимальное наблюдаемое видовое богатство зарегистрировано у луговых сообществ и березняков лугово-опушечных; за ними практически равное видовое богатство наблюдалось у черноольшаников нитрофитных и широколиственных лесов неморальных, за которыми с достаточно большим отрывом следовали остальные типы сообществ (см. табл. 1). Однако большая разница в числе геоботанических описаний, сделанных в разных типах сообществ, и особенно большое число описаний в выборке неморальных широколиственных лесов не позволяют утверждать об объективном характере полученного результата. Оценка видового богатства, полученная с помощью статистического подхода, позволила скорректировать этот результат.

Совместный анализ видовых кумулятивных кривых (рис. 4) и доверительных интервалов (рис. 5) выявил две крупные группы типов сообществ и две переходные.

Наиболее бедную в видовом отношении группу образуют ельники неморальные. Следующая по числу видов группа образована сообществами, в большинстве относящимися к неморальному эколого-ценотическому типу, — широколиственные леса, осинники, березняки и сосняки неморальные; в эту же группу входят сосняки боровые (послепожарные). Наиболее богатую по числу видов группу составляют сообщества, в напочвенном покрове которых преобладают луговые и лугово-опушечные виды, — луга мезофитные, гигрофитные и березняки лугово-опушечные. Переходное положение по богатству видами между двумя последними группами занимают черноольшаники нитрофитные.

Таким образом, наименее очевидный результат, полученный с помощью статистического анализа видового богатства, состоит в сходном уровне видового богатства во всех сообществах неморального эколого-ценотического типа. Высокое значение видового богатства неморальных широколиственных лесов, полученное в результате расчетов традиционным методом (см. табл. 1), определяется большим числом описаний, собранных в данном сообществе. Остальные сообщества, относящиеся к неморальному ЭЦТ, являются вполне сравнимыми по видовому богатству с широколиственными лесами. Безусловными лидерами по числу видов сосудистых растений являются сообщества с доминированием лугово-опушечных видов.

Заметим, что при анализе видового богатства следует обращать внимание на реалистичность экстраполированных оценок с точки зрения площади конкретных сообществ на анализируемой территории. Так, в заповеднике «Калужские засеки» осинники и березняки неморальные, черноольшаники нитрофитные занимают достаточно большие площади, и экстраполированные оценки видового богатства для них вполне реалистичны. Березняки лугово-опушечные, сосняки боровые, луговые сообщества являются небольшими по площади, и достижение экстраполированного числа видов в этих сообществах на территории заповедника требует отдельного изучения.

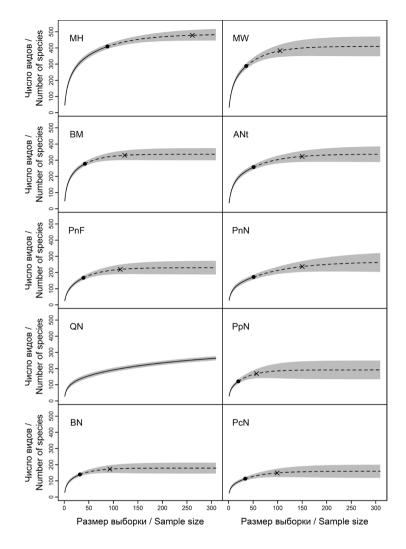


Рис. 4. Видовые кумулятивные кривые для 10 наиболее представленных типов сообществ заповедника. Сплошная линия — интерполяционная часть, прерывистая — экстраполяционная часть кривой. Черный кружок — наблюдаемое число описаний для типа, косой крест — утроенное число наблюдений. Типы сообществ приведены в табл. 1 / Fig. 4. Species accumulation curves for the 10 most represented plant community types. Solid line is interpolated part and dashed line is extrapolated part of the curves. Black circle marks the observed number of relevés for the community type; oblique cross marks three times the number of relevés. Plant community types are the same as in Table 1

Соотношение статистических оценок видового богатства в целом совпадает с соотношением оценок видовой насыщенности (см. рис. 2–5): сообщества, относящиеся к неморальному ЭЦТ, вместе с боровыми сосняками и бореальными ельниками являются более бедными как по видовому богатству, так и по видовой насыщенности; сообщества с доминированием лугово-опушечных видов в травяно-кустарничковом ярусе являются более богатыми по обоим показателям, а сообщества нитрофитных черноольшаников и ивняков занимают промежуточное положение.

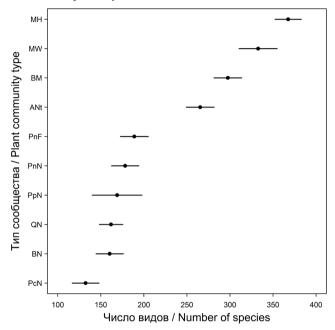


Рис. 5. Доверительные интервалы для ожидаемого числа видов при размере референтной выборки в 57 описаний. Для QN и МН дана интерполяционная оценка, для остальных сообществ – экстраполяционная. Перекрывающиеся интервалы свидетельствуют об отсутствии значимых различий между типами сообществ на уровне значимости 5%. Типы сообществ приведены в табл. 1 / Fig. 5. Confidence intervals for the expected number of species at the size of the reference sample in 57 relevés. Interpolation estimates are given for QN and MH plant community types; the extrapolation estimates are given for other communities. Overlapping intervals show no significant differences between the plant community types at the 5% significance level. Plant community types are the same as in Table 1

Единственное исключение образуют гигрофитные луга, которые беднее нитрофитных сообществ по видовой насыщенности, но по наблюдаемому (см. табл. 1) и по экстраполированному (см. рис. 4, 5) значениям видового богатства их опережают. Удобным средством дополнительного анализа структуры видовой насыщенности и видового богатства является анализ экологоценотического состава списков видов растений, который для растительных сообществ заповедника «Калужские засеки» был проведен нами ранее [5].

Бета-разнообразие было оценено для всего заповедника в целом и для каждого из анализируемых типов сообществ с помощью трех индексов (см.

табл. 1, рис. 1). Индексы Жаккара и МакКьюна имели сходное соотношение между сообществами, тогда как индекс Уиттекера сильно зависел от числа описаний в группах и отличался от остальных индексов для сообществ, представленных малым или большим числом описаний.

Максимальное внутригрупповое расстояние (0,81 и 0,89 соответственно) наблюдалось у сообществ гигрофитных и мезофитных лугов, что свидетельствовало о высокой флористической неоднородности луговых сообществ в заповеднике. Минимальные внутригрупповые расстояния (меньше 0,7) наблюдались у ельников бореальных, осинников, широколиственных лесов и ельников неморальных. Интересно, что неморальные широколиственные леса и по внутригрупповому расстоянию, и по индексу бета-разнообразия МакКьюна оказались флористически достаточно однородны, что не соответствовало сделанной ранее оценке по индексу Уиттекера (см. табл. 1), по которому эти леса обладали максимальным дифференцирующим разнообразием. Таким образом, использование индексов, мало зависимых от числа описаний в анализируемой выборке, позволяет получить более корректную оценку бета-разнообразия.

Заключение

Полученные результаты подтвердили в целом хорошо известный факт, что оценка разнообразия растительности по геоботаническим данным существенно зависит от размера имеющейся выборки геоботанических описаний. Оценку альфа-разнообразия сообществ (видового разнообразия на единицу площади), вообще говоря, можно проводить по любому имеющемуся числу описаний, однако надежность оценки среднего альфа-разнообразия (т.е. видовой насыщенности), как и любой другой статистики, зависит от размера выборки. Для оценки бета-разнообразия следует применять индексы, мало зависящие от объемов выборок (например, внутригрупповое расстояние, индекс бета-разнообразия МакКьюна). Оценку гамма-разнообразия (общего числа видов в группе описаний) целесообразно проводить на основе современных статистических подходов, в том числе на основе интегрального статистического подхода [3], который позволяет получить достаточно корректные, наглядные и хорошо интерпретируемые результаты при сравнительной оценке видового разнообразия.

Литература

- 1. *Chiarucci A., Palmer M.W.* The inventory and estimation of plant species richness // Encyclopedia of life support systems (EOLSS) / eds. by A.H. El-Shaarawi, J. Jureckova. Oxford, UK: EOLSS Publishers, 2009. P. 94–116.
- 2. *Gotelli N.J., Chao A.* Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data // Encyclopedia of Biodiversity / ed. by S.A. Levin. 2nd edition. Waltham, MA: Academic Press, 2013. Vol. 5. P. 195–211.
- 3. Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J., Lin S.-Y., Mao C.X., Chazdon R.L., Longino J.T. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages // Journal of Plant Ecology. 2012. Vol. 5. P. 3–21.

- 4. *Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В.* Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника «Калужские засеки») // Бюллетень МОИП. Серия биологическая. 2002. Т. 107, № 1. С. 40–48.
- 5. *Бобровский М.В., Ханина Л.Г.* Заповедник «Калужские засеки» / Л.Б. Заугольнова (ред.). Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. С. 104–124.
- 6. *Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г.* Оценка потерь флористического разнообразия в лесной растительности (на примере заповедника «Калужские засеки») // Лесоведение. 1997. № 2. С. 27–42.
- 7. Попадюк Р.В., Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Яницкая Т.О. Заповедник «Калужские засеки» // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошникова. СПб.: Российское ботаническое общество. 1999. С. 58–105.
- 8. *Растительность* европейской части СССР. / дод ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л. : Наука, 1980. 425 с.
- 9. *Восточноевропейские* широколиственные леса / под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 364 с.
- 10. Справочник по климату СССР. Вып. 8 : Ярославская, Калининская, Московская, Владимирская, Смоленская, Калужская, Рязанская и Тульская области. Ч. IV : Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров / отв. ред. П.Б. Шехтман. Л. : Гидрометеоиздат, 1967. 359 с.
- 11. *Ниценко А.А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1014.
- 12. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Островский М.А., Зубкова Е.В., Глухова Е.М., Паленова М.М., Губанов В.С., Грабарник П.Я. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Препринт. Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1995. 51 с.
- Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточно-Европейские леса (история в голоцене и современность) / под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 165–175.
- 14. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы экологоценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюллетень МОИП. Серия биологическая. 2006. Т. 111, № 2. С. 36–47.
- 15. Smirnov V.E., Khanina L.G., Bobrovsky M.V. Validation of the ecological-coenotic groups of vascular plants for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation releves and statistical analysis, URL: http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg&lang=eng (дата обращения: 05.11.2014).
- Уиллиамс У.Т., Ланс Дж.Н. Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ / под ред. К. Энслейн, Э. Рэлстон, Г.С. Уилф. М.: Наука, 1986. С. 269–301.
- 17. *Manly B.F.J.* Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Boca Raton: Chapman & Hall CRC, 2007. 455 p.
- 18. *Mao C.X.*, *Li J.* Comparing species assemblages via species accumulation curves // Biometrics. 2009. Vol. 65. P. 1063–1067.
- Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. Vol. 21. P. 213–251.
- McCune B., Grace J.B. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach: MjM SoftWare Design, 2002. 300 p.
- 21. Colwell R.K. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2013. Version 9. URL: http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates (дата обращения: 05.11.2014).
- 22. *R Development* Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2012. URL: http://www.r-project.org (дата обращения: 05.11.2014).

Авторский коллектив:

Смирнов Вадим Эдуардович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории вычислительной экологии Института математических проблем биологии РАН (г. Пущино). E-mail: vesmirnov@gmail.com

Ханина Лариса Геннадьевна — доцент, канд. биол. наук, с.н.с., зав. лабораторией вычислительной экологии Института математических проблем биологии РАН (г. Пущино). E-mail: khanina.larisa@gmail.com

Бобровский Максим Викторович — доцент, д-р биол. наук, вед.н.с. лаборатории моделирования экосистем Института физико—химических и биологических проблем почвоведения РАН (г. Пущино). E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 70–87

Vadim E. Smirnov¹, Larisa G. Khanina¹, Maxim V. Bobrovsky²

¹Laboratory of Computational Ecology of Institute of Mathematical Problems of Biology of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation.

E-mail: vesmirnov@gmail.com; khanina.larisa@gmail.com

²Laboratory of Ecological Modelling of Institute of Physico-Chemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation.

E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Assessment of vegetation species diversity based on the integrated statistical approach for heterogeneous data (a case study for the "Kaluzhskie zaseki" State Nature Reserve)

This paper deals with the problem of correct estimation of species diversity in heterogeneous vegetation data. We used a set of 722 phytosociological relevés from "Kaluzhskie zaseki" Reserve as a data example. Our main task was to correct the previously made estimations of plant diversity in the Reserve using modern statistical methods. The former analysis did not take into account a different number of relevés referenced to plant community types which had been determined earlier.

To solve the problem we used the integrated statistical approach proposed by Colwell et al. (2012). The approach allowed us to obtain comparable interpolated or extrapolated estimates of species richness for different sample sizes on the basis of the unified theoretical framework and the species accumulation curves conception. Curves were built for 10 most represented community types. We carried out a comparison of species richness estimates resulted from the curves with the help of confidence intervals (95%) because a proper statistical test is not yet developed. Besides the species richness (gamma diversity), we also assessed alpha and beta diversity of vegetation. Means and medians of numbers of species per plot were calculated for the alpha diversity assessment of the community types. We assessed beta diversity using the following quantitative measures: (1) simple Whittaker's index, (2) the average within-group Jaccard distance and (3) the index proposed by McCune and Grace (2002).

Interpolated and extrapolated species richness was obtained in the EstimateS program; all other calculations were performed with the R statistical software.

Analysis of species richness revealed two main groups of community types and two transitional ones. The least obvious result obtained by the statistical analysis was the same level of species richness in all communities dominated by nemoral plants in the ground layer. The earlier calculated higher species richness in broadleaved forests (dominated by *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides* and *A. campestre*) in comparing with forests dominated by *Populus tremula*, *Betula* spp. or *Pinus sylvestris* in the overstorey and by nemoral plants in the ground layer was determined by a different number of relevés referenced to these communities. Communities dominated by meadow and meadow-edge species in the ground layer are in the lead in terms of plant species richness.

Our results confirmed that assessment of alpha, beta and gamma diversity of vegetation should be conducted by methods less dependent from sample sizes. We recommend using Colwell et al. (2012) approach for species richness compatible estimations, Jaccard and McCune indices for beta diversity measuring.

Acknowledgments: this work was supported by Russian Foundation of Basic Research, grant No. 13-04-02181-a

The article contains 2 tables, 5 figures, 22 ref.

Key words: species richness; species accumulation curves; interpolation; extrapolation; number of species per plot; beta diversity; cluster analysis.

References

- 1. Chiarucci A, Palmer MW. The inventory and estimation of plant species richness. In: *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. El-Shaarawi AH, Jureckova J, editors. Oxford: EOLSS Publishers; 2009. pp. 94-116.
- Gotelli NJ, Chao A. Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. In: *Encyclopedia of Biodiversity*. Levin SA, editor. 2nd ed. Vol. 5. Waltham: Academic Press; 2013. pp. 195-211. doi: <u>10.1016/B978-0-12-384719-5.00424-X</u>
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin S-Y, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT. Models
 and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and
 comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*. 2012;5:3-21 doi: 10.1093/jpe/rtr044
- Khanina LG, Smirnov VE, Bobrovsky MV. Analysis of forest vegetation in the reserve Kaluzhskie zaseki by methods of numerical ecology. *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. Biological series*. 2002;107(1):40-48. In Russian, English summary
- 5. Bobrovsky MV, Khanina LG. Zapovednik "Kaluzhskie zaseki". In: *Otsenka i sokhraneniye bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeyskoy Rossii* [Assessment and conservation of forest biodiversity in the reserves of European Russia]. Zaugol'nova LB, editor. Moscow: Nauchnyy mir Publ.; 2000. pp. 104-124. In Russian
- 6. Smirnova OV, Popadyuk RV, Zaugol'nova LB, Khanina LG. Otsenka poter' floristicheskogo raznoobraziya v lesnoy rastitel'nosti (na primere zapovednika "Kaluzhskie zaseki") [Assessment of losses in floristic diversity in forest vegetation by the example of the Reserve Kaluzhskie zaseki]. Lesovedenie. 1997;2:27-42. In Russian
- 7. Popadyuk RV, Smirnova OV, Zaugol'nova LB, Khanina LG, Bobrovskiy MV, Yanitskaya TO. Zapovednik "Kaluzhskie zaseki". In: Suktsessionnye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya [Successions in the reserves of Russia and biodiversity conservation]. Smirnova OV, Shaposhnikov ES, editors. Saint-Petersburg: Rossiyskoe botanicheskoe obshchestvo Publ.; 1999. pp. 58-105. In Russian
- Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR [Vegetation in the European part of the USSR]. Gribova SA, Isachenko TI, Lavrenko EM, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 425 p. In Russian
- 9. Vostochnoevropeyskie shirokolistvennye lesa [East-European broadleaved forests]. Smirnova OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1994. 364 p. In Russian
- 10. Spravochnik po klimatu SSSR. Vyp. 8. Yaroslavskaya, Kalininskaya, Moskovskaya, Vladimirskaya, Smolenskaya, Kaluzhskaya, Ryazanskaya i Tul'skaya oblasti. Chast' IV. Vlazhnost' vozdukha, atmosfernye osadki i snezhnyy pokrov [Reference book on the climate of the USSR. Vol. 8. Yaroslavl, Kalinin, Moscow, Vladimir, Smolensk, Kaluga,

- Ryazan and Tula Oblasts. Part IV. Air humidity, precipitations and snow cover]. Shekhtman PB, editor. Leningrad: Gidrometoizdat Publ.; 1967. 359 p.
- 11. Nitsenko AA. Ob izuchenii ekologicheskoy struktury rastitel'nogo pokrova [On studying the ecological structure of vegetation cover]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1969;54(7):1002-1014. In Russian
- 12. Zaugol'nova LB, Khanina LG, Komarov AS, Smirnova OV, Popadyuk RV, Ostrovskiy MA, Zubkova EV, Glukhova EM, Palenova MM, Gubanov VS, Grabarnik PYa. Informatsionno-analiticheskaya sistema dlya otsenki suktsessionnogo sostoyaniya lesnykh soobshchestv [Information-analytical system for assessing the successional stage of forest communities]. Preprint. Pushchino: ONTI PNTs RAN; 1995. 51 p. In Russian
- Smirnova OV, Khanina LG, Smirnov VE. Ekologo-tsenoticheskie gruppy v rastitel'nom pokrove lesnogo poyasa Vostochnoy Evropy [Ecological-coenotic groups in forest vegetation cover in Eastern Europe]. In: Smirnova OV, editor. Vostochno-Evropeyskie lesa (istoriya v golotsene i sovremennost') [East-European forests: Holocene history and the current state]. Vol. 1. Moscow: Nauka Publ.; 2004. pp. 165-175. In Russian
 Smirnov VE, Khanina LG, Bobrovsky MV Validation of the ecological-coenotical groups
- 14. Smirnov VE, Khanina LG, Bobrovsky MV Validation of the ecological-coenotical groups of vascular plant species for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation releves and statistical analysis. *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. Biological series.* 2006;111(2):36-47. In Russian, English summary
- 15. Smirnov VE, Khanina LG, Bobrovsky MV. Validation of the ecological-coenotic groups of vascular plants for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation releves and statistical analysis, [Electronic resource]. Available at: http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg&lang=eng (accessed 05.11.2014)
- Williams WT, Lance GN. Hierarchical classificatory methods. In: Statistical methods for digital computers. Enslein K, Ralston A, Wilf HS, editors; Martynov GV, Terekhin AT, translated from English; Malyutov MB, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1986. pp. 269-301. In Russian
- 17. Manly BFJ. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Boca Raton: Chapman & Hall CRC; 2007. 455 p. doi: 10.1007/s00180-009-0150-3
- 18. Mao CX, Li J. Comparing species assemblages via species accumulation curves. *Biometrics*. 2009;65:1063-1067. doi: 10.1111/j.1541-0420.2008.01182.x
- Whittaker RH. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon.* 1972;21:213-251. doi: 10.2307/1218190
- McCune B, Grace JB. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach: MjM SoftWare Design; 2002. 300 p.
- Colwell RK. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2013. Version 9. [Electronic resource]. Available at: http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/ (accessed 05.11.2014)
- R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2012. [Electronic resource]. Available at: http://www.r-project.org/ (accessed 05.11.2014)

Received 15 August 2014 Revised 19 September 2014 Accepted 24 September 2014

Smirnov VE, Khanina LG, Bobrovsky MV. Assessment of vegetation species diversity based on the integrated statistical approach for heterogeneous data (a case study for the "Kaluzhskie zaseki" State Nature Reserve). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):70-87. In Russian, English summary

зоология

УДК 591.524.2: 599.323.43

Л.Е. Лукьянова¹, А.В. Бобрецов²

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия ² Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник, п. Якша, Россия

Выбор рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) микроместообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды

Изучено использование микроместообитаний рыжей полевкой (Clethrionomys glareolus) в стабильных условиях биоценозов предгорной тайги Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) и в дестабилизированных природными катастрофическими факторами (ветровал, пожар) биотопах Висимского заповедника (Средний Урал). Выбор полевками местообитаний в экологически (ненарушенных, постанемогенных условиях оценивался по связи локальной численности вида с микросредовыми характеристиками методом множественной регрессии. В ненарушенных биотопах рыжая полевка связана с наибольшим числом переменных микросреды, статистически значимо детерминирующих локальное распределение ее численности. В экологически дестабилизированной среде обилие вида зависит от меньшего числа микросредовых характеристик на ранних стадиях анемогенных (ветровальных) и пирогенных сукцессий по сравнению с более поздними стадиями посткатастрофического восстановления. В стабильной среде ельников предгорного района Печоро-Илычского заповедника выбор микроместообитаний рыжей полевкой определяется ландшафтными особенностями биотопов, а в дестабилизированных биоценозах Висимского заповедника он зависит от состояния лесных сообществ на разных стадиях постанемогенных и постпирогенных восстановительных сукцессий.

Ключевые слова: Clethrionomys glareolus; микроместообитание; локальная численность; ветровал; пожар; сукцессия; Висимский заповедник; Печоро-Илычский заповедник.

Ввеление

Выбор местообитаний особями разных видов зависит от конкретных характеристик биотопов [1–12]. Градиент их пригодности для успешного существования животных обусловлен видовыми экологическими предпочтениями [13–15]. Требования видов с мелкими размерами особей к окружающей среде отличаются от крупноразмерных животных, зачастую они

менее требовательны к условиям обитания, и во многих ландшафтах для них пригодны только маленькие участки [16]. Однако невысокая требовательность мелких животных не означает упрощения их связи с конкретными биотопическими условиями. Для мелких млекопитающих структура местообитаний играет роль «посредника» между внешней средой и популяцией. Жизнедеятельность особей многих видов мелких грызунов в определенные периоды их жизненного цикла имеет локальный характер: с одной стороны, это воздействие конкретной особи на популяцию и популяции на особь [17], а с другой – воздействие на особь локальных средовых факторов [18]. Воздействие локальных факторов проявляется на микросредовом уровне, определяя пространственное распределение численности мелких млекопитающих [18, 19]. Видовые реакции грызунов на условия обитания в стабильной и нарушенной среде могут иметь существенные различия [20]. В связи с этим можно предположить, что выбор животными микросредовых условий в ненарушенных и дестабилизированных природными катастрофическими факторами местообитаниях также будет отличаться. Получение новых знаний о реакции разных видов на природное нарушение среды имеет важное теоретическое и практическое значение. Оно определяется возможностью выявить степень устойчивости отдельных компонентов экосистем к неблагоприятным внешним воздействиям и прогнозировать состояние биотических комплексов после катастрофических явлений, рост числа и масштабности которых наблюдается в настоящее время во всем мире [21].

Цель данной работы — на примере одного из модельных видов мелких млекопитающих изучить особенности выбора животными микроместообитаний в стабильных и дестабилизированных природными катастрофическими факторами (ветровалом и пожаром) охраняемых лесных биоценозах.

Материалы и методики исследования

Характеристики районов исследования. Исследования проводили на территориях двух государственных природных биосферных заповедников — Висимского (Свердловская область, Средний Урал) и Печоро-Илычского (Республика Коми, Северный Урал). Выбор пространственно отдаленных друг от друга заповедных территорий обусловлен сходством в фитоценотической структуре местообитаний мелких млекопитающих и различиями в степени стабильности условий их обитания. За последние три десятилетия территория Висимского заповедника, в отличие от предгорных участков Печоро-Илычского заповедника, неоднократно подвергалась мощному воздействию природных катастрофических факторов.

Висимский заповедник в схеме лесорастительного районирования находится в южно-таежном округе Средне-Уральской низкогорной провинции Уральской горно-лесной области [22]. Природа заповедника характерна для зоны южной тайги Урала, в которой представлены в основном пихтово-еловые

(бореальные) леса. Материал для исследований на данной заповедной территории был собран в период 1987–2009 гг. на ключевых участках крупнопапоротникового и липнякового пихто-ельников, подвергшихся в июне 1995 г. катастрофическому ветровалу. В июне 1998 г. обширная площадь лесных ветровальных сообществ Висимского заповедника была нарушена воздействием пожара, в результате исследуемая территория разделилась на два относительно равных по площади участка – ветровальный, подвергшийся воздействию пожара (пирогенный), и ветровальный, не нарушенный пожаром (анемогенный). На границе двух участков сформировался своеобразный экотон «ветровал – гарь». По состоянию лесных сообществ на территории Висимского заповедника условно выделили следующие периоды наблюдений: до нарушений (1987–1994 гг.); ранние стадии постанемогенной (1995–1999 гг.) и постпирогенной (1998–2002 гг.) сукцессий; стадии в ходе посткатастрофического восстановления биоценозов (2000–2009 гг.). Общая площадь исследуемой территории составила 4 га.

Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник по своему географическому положению находится на стыке двух физикогеографических стран – Русской равнины и Уральской горной страны, что обусловливает в нем разнообразие природных условий. Заповедник расположен в междуречье Печоры и Илыча на западном макросклоне Северного Урала, на территории Троицко-Печорского района Республики Коми. Леса заповедника согласно лесорастительному районированию относятся к подзонам средней и северной тайги. Территория заповедника естественным образом распадается на три природных (ландшафтных) района – равнинный, предгорный и горный, отличающихся характером рельефа и растительного покрова [23, 24]. Исследования проводили в предгорном районе на прибрежной территории в верхнем течении Печоры в трех ельниках, отличающихся структурными элементами предгорного ландшафта заповедника, это ельники долгомошный плакорный, высокотравный пойменный и зеленомошный папоротниковый, занимающий часть грядовой возвышенности. Зеленомошный папоротниковый тип елового сообщества характеризуется более высокой видовой насыщенностью, чем долгомошный. Особенностью ельников высокотравных пойменных является большое разнообразие местообитаний, что связано с высоким видовым разнообразием растительности, сформированным под влиянием фактора поемности [25].

Объекты и методы исследования. Объектом исследований выбрана рыжая полевка (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780) — представитель рода лесных полевок. Основные местообитания данного вида на Среднем Урале — это лесные сообщества различного типа (темнохвойные, светлохвойные, смешанные и лиственные леса), пойменные биотопы (древеснокустарниковая урема разного породного состава). В широком спектре местообитаний рыжей полевки отмечены разнообразные биотопы, включая послелесные растительные формации на вырубках и гарях, а также целый

ряд антропогенных местообитаний [26]. На исследуемой нами территории Висимского заповедника до природных катастрофических воздействий данный вид доминировал среди лесных полевок [27]. После природных нарушений в отдельные годы отмечено снижение численности рыжей полевки и преобладание симпатрических видов – красно-серой (*Cl. rufocanus* Sund.) и красной (*Cl. rutilus* Pall.) полевок [28]. На Северном Урале, в частности, на территории Печоро-Илычского заповедника, предпочитаемыми стациями рыжей полевки являются различные типы травянистых лесов. В зеленомошных лесах заповедника она встречается в незначительном количестве и не каждый год [24, 29, 30].

Таблица 1 / Table 1 Характеристики, используемые для анализа среды микроместообитаний рыжей полевки на пробных площадках / Characteristics used for the analysis of Clethrionomys glareolus environment microhabitats on sample plots

Характеристика / Characteristic	Условное обозначение / Abbreviation
Площадь участка (м²), покрытая / The area of the plot (m²) covered with:	Abbieviation
MXOM / moss	MC
травяно-кустарничковой растительностью / dwarfshrub-herb vegetation	HC
кустарником / shrub	CS
лежащими стволами деревьев / fallen dead trunks	LC
веточным опадом / coarse debris	BC
Общая численность подроста древесных пород / Total number of underwood	AU
Площадь поперечного сечения стволов живых деревьев (м²) / Cross-section area of living tree trunks (m²)	TC
Площадь поперечного сечения пней и сухих стволов (м²) / Cross-section area of stumps and dry trunks (m²)	SC

Животных отлавливали методом ловушко-линий [31]. На каждом исследуемом участке линии состояли из 100 ловушек-давилок, расставленных в 10 м друг от друга (в сумме 200 ловушек на территории Висимского и 300 ловушек на территории Печоро-Илычского заповедника). Ловушки экспонировались 5—10 суток и были снабжены постоянными порядковыми номерами, что позволяло картировать места отловов животных, а также регистрировать число поимок особей в каждую ловушку. Относительное обилие зверьков оценивали по числу их попаданий за первые пять суток отловов в пересчете на 100 ловушко-суток (ос./100 лов.-сут.). Ловушки на протяжении всего периода исследований размещались в центре одних и тех же пробных квадратов площадью 10 м², в которых проводили количественные описания характеристик микроместообитаний животных по 8 переменным, оценивающим защитные и кормовые условия по методике, предложенной О.А. Лукьяновым и Г. Буяльской [18] с некоторыми изменениями и дополнениями (табл. 1).

На территории Висимского заповедника количественные описания микросреды мелких млекопитающих были проведены до природных нарушений (1993 г.) и на следующий после пожара год (1999 г.), а в ельниках Печоро-Илычского заповедника — в 2000 и 2006 гг. Интервал между описаниями на обеих заповедных территориях равен шести годам. Совпадение временного интервала важно для проведения корректного сравнения межгодовой динамики микросредовых характеристик местообитаний животных в экологически контрастных условиях среды. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Statsoft STATISTICA for Windows 6.0.

Результаты исследования и обсуждение

Характеристики среды микроместообитаний. Принято считать, что из двух главных типов процессов, влияющих на динамику экосистем, аутогенные процессы доминируют над аллогенными (абиотическими); однако это обобщение относится только к ненарушенным экосистемам [32]. В нарушенных природными катастрофическими факторами экосистемах аллогенные сукцессии могут оказывать существенное влияние на лесные сообщества, что связано с высокой динамичностью процессов в естественно дестабилизированных условиях биогеоценозов. Эндогенные сукцессии в ненарушенной среде обычно носят постепенный характер, при этом не наблюдается резких изменений параметров их структуры. Способность сообществ сохранять на существующем уровне свои основные параметры позволяет считать их стабильными [33]. На основании этого можно оценивать исследуемые нами ненарушенные природными катастрофическими воздействиями ельники предгорного района Печоро-Илычского заповедника как стабильные биотопы. Это обосновывает правомерность использования их для сравнительного анализа состояния среды местообитаний мелких млекопитающих в экологически контрастных условиях лесных биоценозов.

Количественный анализ характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки на территории Висимского заповедника, дестабилизированной природными катастрофами, выявил существенные различия в их межгодовой динамике. Микросредовые биотопические условия данного вида до (1993 г.) и после нарушений ветровалом и пожаром (1999 г.) имели статистически значимые отличия по всем характеристикам, за исключением двух, оценивающих площадь покрытия участков кустарником (CS) на анемогенном участке (табл. 2) и веточным опадом (BC) — на пирогенном (табл. 3).

Таблица 2 / Table 2

Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки на анемогенном участке территории Висимского заповедника / Changes in the characteristics of Clethrionomys glareolus environment microhabitats in the anemogenic area of the Visim Reserve

				Уровень	
Обозначение	До ветрова.	ла /	После ветрог	значимости /	
характеристик /	Before wind	lfall	After wind	fall	Significance
Abbreviation of					level
characteristics	\overline{X}	S	\overline{X}	S	p
MC	$2,65 \pm 0,23$	2,31	0.03 ± 0.01	0,12	***
НС	$1,75 \pm 0,07$ $0,67$		$2,55 \pm 0,17$	1,67	***
CS	$2,30 \pm 0,18$	1,75	$2,17 \pm 0,19$	1,89	ns
LC	0.41 ± 0.04	0,45	$0,75\pm0,09$	0,87	***
BC	0.08 ± 0.02	0,15	$0,22 \pm 0,02$	0,22	***
AU	$1,70 \pm 0,18$ $1,78$		0.76 ± 0.09 0.89		***
TC	0.25 ± 0.04 0.41		0.02 ± 0.01	0,06	***
SC	0.05 ± 0.02	0,16	$0,26 \pm 0,09$	0,89	***

Примечание. \overline{X} — средняя \pm ошибка средней; s — стандартное отклонение; уровень значимости отличия статистик от нуля по t-критерию: ns — статистически незначимы (p > 0.05); *** — p < 0.001. /

Note. \overline{X} – mean value \pm error of mean; s - standard deviation. The significance of differences, estimated using Student's t test, is indicated as follows: ns - nonsignificant (p>0.05); *** p<0.001.

Таблица 3 / Table 3 Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки на пирогенном участке территории Висимского заповедника /

Changes in the characteristics of *Clethrionomys glareolus* environment microhabitats in the pyrogenic area of the Visim Reserve

				Уровень		
Обозначение	До по	жара /	После пож	После пожара /		
характеристик /	Befo	re fire	After fi	·e	Significance	
Abbreviation of						
characteristics	\overline{X}	S	\overline{X}	S	p	
MC	$3,58 \pm 0,24$	2,41	0.95 ± 0.21	2,09	***	
HC	$1,96 \pm 0.08$ 0,80		$2,84 \pm 0,19$	1,87	***	
CS	$1,10 \pm 0,12$	1,07	$2,67 \pm 0,18$	1,85	***	
LC	$0,50 \pm 0,06$	0,62	$1,87 \pm 0,14$	1,43	***	
BC	0.08 ± 0.02	0,15	0.05 ± 0.01	0,09	ns	
AU	$1,37 \pm 0,14$ $1,39$		0.02 ± 0.01	0,14	***	
TC	0.32 ± 0.04	0,42	$0,0002 \pm 0,0001$	0,001	***	
SC	$0,24 \pm 0,06$	0,55	0.46 ± 0.10	0,88	***	

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2. /

Note. The same designations as in Table 2.

Результаты изучения динамики микросредовых характеристик местообитаний грызунов в ельниках предгорного района Печоро-Илычского заповедника показали, что в условиях стабильных (ненарушенных) биотопов межгодовая вариабельность характеристик существенно ниже биотопической. Условия обитания животных за шестилетний период не изменились в долгомошном плакорном ельнике. Этот биотоп оказался наиболее стабильным из трех сравниваемых типов ельников (табл. 4).

Таблица 4 / Table 4

Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки
в долгомошном ельнике Печоро-Илычского заповедника /
Changes in the characteristics of Clethrionomys glareolus environment
microhabitats in the haircap-moss spruce forest of the Pechora-Ilych Reserve

Обозначение		Год наблюден Observation y			Уровень значимости /
характеристик / Abbreviation of	2000	2006	Significance level		
characteristics	\overline{X}	S	\overline{X}	S	p
MC	$8,06 \pm 0,20$	2,04	$8,17 \pm 0,19$	1,92	ns
HC	$3,02 \pm 0,16$	1,64	$3,09 \pm 0,18$	1,75	ns
CS	$0,10 \pm 0,02$	0,24	0.12 ± 0.03	0,30	ns
LC	$0,43 \pm 0,06$	0,55	$0,46 \pm 0,05$	0,54	ns
BC	0.13 ± 0.02	0,15	0.15 ± 0.02	0,17	ns
AU	$2,61 \pm 0,24$	2,36	$2,87 \pm 0,26$	2,61	ns
TC	$0,10 \pm 0,01$	0,13	$0,10 \pm 0,01$	0,13	ns
SC	0.02 ± 0.01	0,07	0.02 ± 0.01	0,07	ns

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2. /

Note. Designations are the same as in Table 2.

В высокотравном пойменном ельнике за исследуемый период отличия выявились по двум характеристикам, оценивающим площадь покрытия микроучастков мхом (MC) и травяно-кустарничковой растительностью (HC) (табл. 5).

Среда микроместообитаний мелких млекопитающих в зеленомошном папоротниковом ельнике изменилась по двум характеристикам: это площадь покрытия участков травяно-кустарничковой растительностью (HC) и кустарником (CS) (табл. 6). Полученные результаты свидетельствуют о низкой скорости эндогенных (аутогенных) сукцессий в данных растительных сообществах, существование которых не нарушалось воздействием природных катастрофических факторов в течение длительного времени.

В условиях дестабилизированных биотопов на территории Висимского заповедника межгодовая вариабельность характеристик среды микроместообитаний мелких млекопитающих в отличие от стабильных биоценозов Печоро-Илычского заповедника оказалась существенно выше биотопической. Это объясняется высокой скоростью наблюдаемых в нарушенных биогеоценозах сукцессионных процессов, вызванных природными катастрофическими явлениями.

Таблица 5 / Table 5

Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки в высокотравном ельнике Печоро-Илычского заповедника / Changes in the characteristics of *Clethrionomys glareolus* environment microhabitats in the tall grass fir-wood of the Pechora-Ilych Reserve

		Год наблюдения /							
Обозначение		значимости /							
характеристик / Abbreviation of characteristics	2000		2006						
Characteristics	\overline{X}	S	\overline{X}	S	p				
MC	0.74 ± 0.11	1,13	0.42 ± 0.08	0,84	**				
HC	$5,98 \pm 0,18$	1,84	$5,17 \pm 0,26$	2,62	**				
CS	$2,19 \pm 0,16$	1,64	$2,42 \pm 0,18$	1,84	ns				
LC	0.75 ± 0.09	0,87	0.76 ± 0.09	0,88	ns				
BC	0.14 ± 0.02	0,21	0.15 ± 0.02	0,21	ns				
AU	$1,78 \pm 0,22$	2,21	$1,90 \pm 0,22$	2,18	ns				
TC	0.16 ± 0.02	0,22	0.16 ± 0.02	0,22	ns				
SC	0.04 ± 0.01	0,09	0.04 ± 0.01	0,09	ns				

Примечание. Уровень значимости отличия статистик от нуля по t-критерию: ** p < 0.05. *Note*. The significance of differences, estimated using Student's t test: ** p < 0.05.

Таблица 6 / Table 6
Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки
в зеленомошном папоротниковом ельнике Печоро-Илычского заповедника /
Changes in the characteristics of Clethrionomys glareolus environment
microhabitats in the green moss filical fir-wood of the Pechora-Ilych Reserve

Обозначение		Год наблюд Observation			Уровень значимости /
характеристик / Abbreviation of	2000	20	Significance level		
characteristics	\overline{X}	S	\overline{X}	S	p
MC	$6,51 \pm 0,22$	2,19	$6,46 \pm 0,21$	2,11	ns
HC	$4,89 \pm 0,17$	1,66	$1,48 \pm 0,20$	1,97	***
CS	$1,26 \pm 0,17$	1,67	$1,99 \pm 0,31$	3,06	**
LC	$1,09 \pm 0,09$	0,88	$1,11 \pm 0,09$	0,89	ns
BC	0.09 ± 0.02	0,2	0.12 ± 0.02	0,24	ns
AU	$3,11 \pm 0,24$	2,35	$3,24 \pm 0,24$	2,40	ns
TC	0.13 ± 0.02	0,19	0.13 ± 0.02	0,19	ns
SC	$0,09 \pm 0,01$	0,15	0.09 ± 0.01	0,15	ns

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2 и 5. / Note. Designations are the same as in Tables 2 and 5.

Многолемняя динамика численности рыжей полевки. Амплитуда изменения численности рыжей полевки на двух сравниваемых заповедных территориях имела сходные черты до природных нарушений в Висимском заповеднике. В этот период в динамике численности вида на обеих территориях была четко выражена цикличность (рис. 1 и 2). В каждом цикле отме-

чены три фазы: депрессия, подъем, пик. В лесных биоценозах Висимского заповедника максимальное значение численность рыжей полевки имела в 1989 г., оно равнялось 43,9 ос./100 лов.-сут. (см. рис. 1).

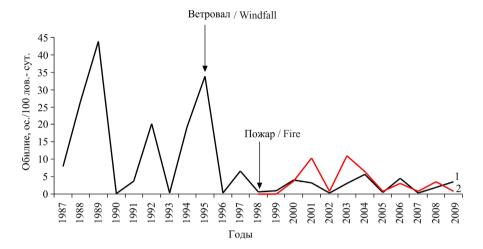


Рис. 1. Динамика относительного обилия рыжей полевки на территории Висимского заповедника (участки: *I* – анемогенный, *2* – пирогенный) / Fig. 1. Dynamics in the relative abundance of *Clethrionomys glareolus* (the number of animals caught per 100 trap-days, on the ordinate axis) on anemogenic (*I*) and pyrogenic (*2*) area of the Visim Reserve (years, on the abscissa axis)

Уровня аналогичных значений показатель относительного обилия вида не достигал на протяжении всего периода наших исследований на данной территории. После воздействия катастрофического ветровала в популяционной динамике рыжей полевки на ранних стадиях анемогенной восстановительной сукцессии наблюдалось общее снижение значений обилия, что свидетельствует об особенностях режима колебаний численности вида в нарушенной среде (см. рис. 1). Фаза «пика» в популяционной динамике рыжей полевки, совпавшая с годом воздействия ветровала (1995 г.), и предшествующая ей фаза «роста» численности были завершающими в полном цикле с последовательным чередованием трех фаз. В дальнейшем на фоне снижения уровня относительной численности вида наблюдались изменения в цикличности динамики рыжей полевки, что правомерно рассматривать как нарушение относительной стабильности процесса, наблюдаемого до катастрофического ветровала. Выявленное нарушение следует считать прямым следствием мощного анемогенного воздействия. Доказательством изменения режима популяционной динамики рыжей полевки после ветровала является укорочение циклов на начальных стадиях и в ходе посткатастрофических восстановительных сукцессий. Наши исследования показали, что первый цикл на ранней стадии восстановления лесных биоценозов

(1996—1997 гг.) был неполным и состоял лишь из двух фаз: «депрессии» и, вероятно, фазы «пика», отличающейся низкими значениями показателя относительного обилия рыжей полевки из-за нарушения условий среды местообитаний (см. рис. 1). Упрощение популяционных циклов в динамике данного вида, но на фоне увеличения его численности после ветровального нарушения, отмечено и на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника [34].

Наряду с ветровальным воздействием пирогенное нарушение отразилось на популяционной динамике рыжей полевки на территории Висимского заповедника. Первый цикл, выявленный на начальной стадии постпирогенной сукцессии, отличался от предыдущих циклов. Фаза «депрессии» численности, отмеченная в год пожара, имела затяжной характер, проявившийся на следующий после пожара год (1999). Таким образом, нарушение режима популяционной динамики рыжей полевки, наблюдаемое в ходе посткатастрофических восстановительных сукцессий, по нашему мнению, обусловлено воздействием природных катастрофических факторов, причем на пирогенном участке — это следствие их комплексного влияния.

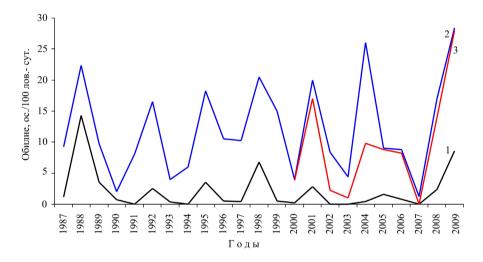


Рис. 2. Динамика относительного обилия рыжей полевки в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника (ельники: I – долгомошный, 2 – высокотравный, 3 – зеленомошный) /

Fig. 2. Dynamics in the relative abundance of *Clethrionomys glareolus* (the number of animals caught per 100 trap-days, on the ordinate axis) on the submountain area (*1* - haircap-moss spruce forest, *2* - tall grass fir-wood, *3* - green moss filical fir-wood) of the Pechoro-Ilychsky Reserve (years, on the abscissa axis)

В предгорном районе Печоро-Илычского заповедника уровень относительного обилия вида в целом был ниже такового в Висимском заповеднике в период до нарушения биоценозов ветровалом и пожаром. Числен-

ность рыжей полевки за время наших наблюдений была существенно выше в высокотравном пойменном ельнике, а максимальные значения обилия вида, в отличие от территории Висимского заповедника, отмечены в 2009 г. В данном биотопе и в зеленомошном ельнике они имели близкие значения (28,0 и 28,4 ос./100 лов.-сут. соответственно). В ельниках предгорной тайги Печоро-Илычского заповедника не отмечены нарушения стационарности режима популяционной динамики вида, выявленные нами на нарушенной территории Висимского заповедника (см. рис. 2). Это подтверждает вывод о существенном влиянии природных нарушающих факторов на характер популяционной динамики рыжей полевки.

Выбор микроместообитаний рыжей полевкой. В естественных ненарушенных условиях выбор мест обитания рыжими полевками в целом определяется такими факторами, как кормность, микроклимат (избегает слишком сухих участков), наличие естественных убежищ и конкурентные отношения. На распределении рыжей полевки в связи с ее ограниченными способностями к рытью сказывается предпочтение этим видом определенных типов убежищ. К излюбленным естественным убежищам относятся гнилые, покрытые мхом пни, пустоты под корнями деревьев, вывороченные корни бурелома, кучи валежника и лежащие стволы деревьев [35]. В пределах одного биотопа размещение рыжих полевок может носить мозаичный характер, что зависит от особенностей рельефа, состава и сомкнутости древостоя, развития подлеска и травянистой растительности, наличия веточного опада, степени захламленности участков, а также количества и качества кормов [5, 8, 13, 15, 36]. Таким образом, в изменении численности и пространственного распределения рыжих полевок наряду с доступностью корма существенную роль играет структура местообитаний. Логично предположить, что выбор животными характеристик микроместообитаний в разных условиях среды будет отличаться. С помощью метода множественного регрессионного анализа мы оценили связь локального пространственного распределения численности рыжей полевки с переменными среды микроместообитаний на разных участках двух сравниваемых заповедных территорий.

До природных нарушений в Висимском заповеднике выбор полевками микроместообитаний был статистически значимо связан с большим числом переменных по сравнению с ранними стадиями анемогенных и пирогенных сукцессий, вызванных ветровалом и пожаром. Судя по значениям стандартизированных регрессионных коэффициентов, в этот период пять из восьми микросредовых показателей оказывали влияние на локальную численность рыжей полевки. Три из них имели положительный знак — покрытие участков мхом (MC), кустарником (CS) и численность подроста (AU). Показатели HC (покрытие участков травяно-кустарничковой растительностью) и SC (площадь поперечного сечения пней и сухих стволов) были отрицательно связаны с обилием вида (табл. 7). В ходе развития анемогенных сукцессий на ветровальном участке рыжая полевка показала более высокие требования

к среде, отражающиеся на связи пространственного распределения численности животных с характеристиками микроместообитаний. Здесь животные предпочитали участки с сохранившимися после ветровала живыми деревьями (TC), а также площадки, покрытые валежом (LC) (см. табл. 7). Известно, что изменившиеся в результате ветровального воздействия характеристики лесных биогеоценозов для многих видов мелких млекопитающих играют позитивную роль, создавая экологически благоприятные защитные и кормовые условия [28, 34, 37].

Таблица 7 / Table 7
Значение стандартизированных регрессионных коэффициентов,
оценивающих связь численности рыжей полевки с микросредовыми
характеристиками (MC-SC) на территории Висимского заповедника /
Value of standard regression coefficients estimating the association
of Clethrionomys glareolus number with microhabitat characteristics
(MC-SC) on the territory of the Visim Reserve

Период /		Стандартизированные регрессионные коэффициенты /									
	Standard regression coefficients										
Period	β_{MC}	β_{HC}	β_{CS}	β_{LC}	β_{BC}	β_{AU}	β_{TC}	β_{SC}			
До нарушений /											
Before disturbances	0,28*	-0,23*	0,22*	ns	ns	0,26*	ns	-0,20*			
После ветровала /											
After windfall	ns	ns	ne	ns	0,22*	0,31**	ns	0,24*			
1995–1999 гг.	115	115	ns	115	0,22	0,51	115	0,24			
2000–2009 гг.	ns	-0,41**	-0,38*	0,27*	-0,22*	ns	0,43***	ns			
После пожара /											
After fire											
1998–2002 гг.	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,29**			
2003–2009 гг.	ns	ns	0,36**	ns	ns	ns	ns	ns			

Примечание. Уровень значимости отличия значений коэффициентов от нуля: *** – p < 0.001; **– p < 0.01; * – p < 0.05; ns – статистически незначимы (p > 0.05). / Note. The significance level of coefficient values differences: *** – p < 0.001; ** – p < 0.01; * – p < 0.05; ns – nonsignificant (p > 0.05).

Отрицательная зависимость локальной численности рыжей полевки от ближайшего средового окружения выявлена на участках, покрытых травяно-кустарничковой (HC), кустарниковой (CS) растительностью и веточным опадом (BC). На пирогенном участке в ходе посткатастрофических сукцессий численное распределение вида не было лимитировано микросредовыми факторами, за исключением одной переменной, оценивающей площадь покрытия участков кустарником (CS) (см. табл. 7). Слабая «привязанность» рыжей полевки к ближайшему средовому окружению на пирогенном участке может быть объяснена высокой подвижностью животных, обусловленной необходимостью активного поиска наиболее благоприятных микроместообитаний, число которых существенно снизилось после пожара [30].

Пирогенные участки для одних видов являются временными (источники кормовых ресурсов), а большую часть времени животные обитают на невыгоревшей территории [38], для других видов выгоревшие участки являются высококачественными местообитаниями, численность животных на них возрастает [39, 40].

Изучение выбора рыжей полевкой микроместообитаний в стабильных условиях биотопов предгорной тайги Печоро-Илычского заповедника выявило, что в долгомошном плакорном и высокотравном пойменном ельниках распределение локальной численности вида отличалось слабой зависимостью от микросредовых факторов. В долгомошном ельнике, где численность рыжей полевки была постоянно низкой (рис. 2, I), животные предпочитали микроучастки, покрытые веточным опадом (BC). В пойменных местообитаниях высокотравного ельника полевки преобладали на участках с развитой травяно-кустарничковой растительностью (HC) (табл. 8).

Таблица 8 / Table 8
Значение стандартизированных регрессионных коэффициентов,
оценивающих связь численности рыжей полевки с микросредовыми
характеристиками (MC-SC) в ельниках Печоро-Илычского заповедника /
Value of standard regression coefficients estimating the association
of Clethrionomys glareolus number with microhabitat characteristics
(MC-SC) in fir-woods of the Pechora-Ilych Reserve

Ельник /	Стандартизированные регрессионные коэффициенты / Standard regression coefficients								
Fir-wood	β_{MC}	β_{HC}	β_{CS}	β_{LC}	β_{BC}	β_{AU}	β_{TC}	β_{SC}	
Долгомошный /									
Haircap-moss	ns	ns	ns	ns	0,28**	ns	ns	ns	
spruce forest									
Высокотравный /	ns	0,26*	ns	nc	nc	nc	ne	nc	
Tall grass fir-wood	115	0,20	115	ns	ns	ns	ns	ns	
Зеленомошный /									
Green moss	ns	0,39***	0,30*	0,23*	ns	ns	ns	-0,30*	
fir-wood									

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 7. /

Note. Designations are the same as in Table 7.

Более тесная связь с параметрами среды микроместообитаний была выявлена для рыжей полевки в зеленомошном папоротниковом ельнике. В данном биотопе численное распределение вида оказалось статистически значимо связано с наибольшим числом микросредовых характеристик по сравнению с двумя другими сравниваемыми ельниками. Животные предпочитали участки с преобладанием травяно-кустарничковой (HC) и кустарниковой (CS) растительности, а также микроместообитания, покрытые валежом (LC). Отрицательная зависимость распределения локальной численности рыжей полевки от характеристик микросреды выявлена на участ-

ках с пнями и сухими стволами деревьев (SC) (см. табл. 8). Ранее методами дискриминантного и факторного анализа нами были показаны биотопические различия между сравниваемыми ельниками по переменным микросреды. Выявлено, что структура зеленомошного ельника отличается от двух других ельников предгорного района Печоро-Илычского заповедника большим числом переменных, вносящим статистически значимый вклад в изменчивость микросреды данного биотопа, чем объясняется более высокое разнообразие в нем условий для обитания животных [30]. Сложившиеся в этом ельнике благоприятные микросредовые условия, отвечающие экологическим потребностям рыжей полевки, объясняют более высокую «привязанность» особей вида к конкретным характеристикам микроместообитаний в зеленомошном ельнике, чем в других сравниваемых типах ельников.

Заключение

Результаты исследования показали, что использование рыжей полевкой местообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды имеет ряд отличительных особенностей. В стабильных биотопах вид связан с наибольшим числом переменных микросреды, статистически значимо детерминирующих локальное распределение его численности. В экологически дестабилизированной среде численность вида связана с меньшим числом микросредовых характеристик на ранних стадиях анемогенных (ветровальных) и пирогенных сукцессий по сравнению с более поздними стадиями посткатастрофического восстановления. В стабильных условиях местообитаний Печоро-Илычского заповедника локальное распределение численности рыжей полевки связано с особенностями ландшафтной структуры биотопов. На территории Висимского заповедника до нарушения лесных биоценозов, как и в стабильной среде зеленомошного ельника Печоро-Илычского заповедника, зависимость численности вида от условий микросреды оказалась выше по сравнению с дестабилизированными местообитаниями на ранних стадиях анемогенных и пирогенных восстановительных сукцессий. В лесных биоценозах Висимского заповедника в ходе восстановительных сукцессий выявлены рост численности рыжей полевки на пирогенном участке и существенное ослабление ее связи с характеристиками микросреды по сравнению с ветровальным участком, где, напротив, наблюдалось снижение численности вида и усиление его зависимости от условий среды микроместообитаний.

Литература

- 1. *Holbrook S.J.* Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona // Ecology. 1979. Vol. 60, № 4. P. 758–769.
- 2. *Dueser R.D., Hallett J.G.* Competition and habitat selection in a forest-floor small mammal fauna // Oikos. 1980. Vol. 35. P. 293–297.

- 3. *Hallett J.G.*, *O'Connell M.A.*, *Honeycutt R.L.* Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals // Oikos. 1983. Vol. 40, № 2. P. 175–181.
- 4. *Bondrup-Nielsen S.* An evaluation of the effects of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals // Ann. Zool. Fenn. 1985. Vol. 22. P. 373–383.
- 5. Geuse P. Spatial microhabitat of bank voles and wood mice in a forest in central Belgium // Acta Zool. Fennica. 1985. Vol. 173. P. 61–64.
- 6. *Dueser R.D., Porter J.H.* Habitat use by small mammals: relative effects of competition and habitat selection // Ecology. 1986. Vol. 67, № 1. P. 195–201.
- 7. *Mazurkiewicz M*. The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole populations // Acta Theriol. 1986. Vol. 31. P. 55–69.
- 8. *Mazurkiewicz M.* Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands // Acta Theriol. 1991. Vol. 36. P. 207–227.
- 9. Falkenberg J.C., Clarke J.A. Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks // J. Mammal. 1998. Vol. 79. P. 558–568.
- Corbalán V. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte desert of Argentina // J. Arid Environ. 2006. Vol. 65, № 1. P. 102–110.
- 11. *Michel N., Burel F., Legendre P., Butet A.* Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France // Landscape Ecology. 2007. № 22. P. 1241–1253.
- 12. *Sponchiado J., Melo G.L., Caceres C.N.* Habitat selection by small mammals in Brazilian Pampas biome // J. Nat. History. 2012. Vol. 46. P. 1321–1335.
- 13. *Miklos P., Ziak D.* Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest // Folia Zool. 2002. Vol. 51, № 4. P. 275–288.
- 14. *Mengak M.T., Guynn D.C.* Small mammal microhabitat use on young loblolly pine regeneration areas // Forest Ecol. Manag. 2003. Vol. 173, № 1/3. P. 309–317.
- 15. Torre I., Arrizabalaga A. Habitat preferences of the bank vole Myodes glareolus in a Mediterranean mountain range // Acta Theriol. 2008. Vol. 53. P. 241–250.
- 16. Хански И. Ускользающий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: КМК, 2010. 340 с.
- 17. Bujalska G., Grüm L. Social organization of the bank vole (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780) and its demographic consequences: a model // Oecologia. 1989. Vol. 80. P. 70–81.
- 18. *Буяльска* Г., *Лукьянов О.А.*, *Мешковска* Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35-45.
- 19. *Miller D.H.*, *Getz L.L.* Factors influencing local distribution and species diversity of forest small mammals in New England // Can. J. Zool. 1977. Vol. 55, № 5. P. 806–814.
- 20. Шилова С.А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.
- 21. Бондур В.Г., Крапивин В.Ф., Савиных В.П. Мониторинг и прогнозирование природных катастроф. М.: Научный мир, 2009. 692 с.
- 22. *Колесников Б.П.* Естественно-историческое районирование лесов (на примере Урала) // Вопросы лесоведения и лесоводства: докл. на V Всемирном лесном конгрессе. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 51–57.
- 23. *Юдин Ю.П.* Темнохвойные леса // Производительные силы Коми АССР. Растительность. М.; Л., 1954. Т. 3, ч. 1. С. 42–126.
- 24. *Млекопитающие* Печоро-Илычского заповедника / под ред. А.Г. Куприянова. Сыктывкар : Коми книжное изд-во, 2004. 464 с.
- 25. Бобкова К.С., Галенко Э.П., Загирова С.В., Патов А.И., Сенькина С.Н., Машика А.В. Коренные еловые леса предгорного ландшафтного района Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар : Изд-во Коми научного центра УрО РАН, 2005. Вып. 14. С. 19–24.

- 26. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области: справочник-определитель. Екатеринбург, 2000. 240 с.
- Марин Ю.Ф. Основные результаты учетов мелких млекопитающих на постоянных учетных линиях ловушек в Висимском заповеднике в 1982–2000 гг. // Исследования эталонных природных комплексов Урала: материалы науч. конф. Екатеринбург, 2001. С. 337–346.
- 28. Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. 2004. № 3. С. 210–217.
- Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Распространение лесных полевок в предгорных ельниках Северного Урала // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Издво Коми научного центра УрО РАН, 2005. Вып. 14. С. 183–188.
- 30. *Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В.* Локальное распределение численности симпатрических видов лесных полевок в микросредовых условиях дестабилизированных и стабильных местообитаний // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 5. С. 541–552.
- 31. *Кучерук В.В.* Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 9–45.
- 32. Смит У.Х. Лес и атмосфера. М.: Прогресс, 1985. 429 с.
- 33. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
- 34. *Истомин А.В.* Влияние ветровалов на динамику сообществ мелких млекопитающих в естественных лесах южной тайги // Вест. МГУ. Лесн. вестн. 2009. № 1. С. 196–201.
- 35. Европейская рыжая полевка / под ред. Н.В. Башениной. М.: Наука, 1981. 352 с.
- 36. *Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- 37. Добринский Н.Л. Особенности динамики численности полевок после катастрофического ветровала на Среднем Урале // Млекопитающие горных территорий: материалы Междунар. конф. М., 2005. С. 5–61.
- 38. *Hengriques R.P.B.*, *Bizerril M.X.A.*, *Palma A.R.T.* Changes in small mammal populations after fire in a patch of unburned cerrado in Central Brazil // Mammalia. 2000. Vol. 64, № 2. P. 173–185.
- 39. Zwolak R., Foresman K.R. Effects of a stand-replacing fire on small-mammal communities in montane forest // Can. J. Zool. 2007. Vol. 85, № 7. P. 815–822.
- 40. Zwolak R., Pearson D.E., Ortega Y.K., Crone E.E. Mechanisms driving postfire abundance of a generalist mammal // Can. J. Zool. 2012. Vol. 90, № 1. P. 51–60.

Поступила в редакцию 29.05.2014 г.; повторно 30.08.2014 г.; принята 02.10.2014 г.

Авторский коллектив:

Лукьянова Лариса Ефимовна – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия). E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

Бобрецов Анатолий Васильевич — канд. биол. наук, в.н.с. Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника (п. Якша, Россия). E-mail: avbobr@mail.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 88–107

Larisa E. Lukyanova¹, Anatoliy V. Bobretsov²

¹Laboratory of Evolution Ecology, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation.

E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

²Pechoro-Ilych State Nature Biosphere Reserve, Yaksha, Russian Federation.

E-mail: avbobr@mail.ru

Microhabitat selection by the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) under destabilized and stable habitat conditions

The aim of our work was to study the microhabitat selection by the bank vole (Clethrionomys glareolus) under ecologically contrast (undisturbed, postanemogenic and postpyrogenic) conditions. Between 1987 and 2009 we investigated stable biocenoses of foothill area of the Pechora-Ilych State Nature Biosphere Reserve (the Northern Urals) and forest communities destabilized by natural catastrophes (windfall and fire) in the Visim State Nature Biosphere Reserve (the Middle Urals). On the territory of the Pechora-Ilych Reserve we studied the population of animals and the environment characteristics of their microhabitats in three various fir- woods different in their landscape structure: haircap-moss spruce interfluve forest, tall grass flood-plain fir-wood and green moss filical fir-wood, located on the ridge height. On the territory of the Visim Reserve the studies were conducted before the disturbance by windfall and fire (1987-1994), on early stages (2-3 years after disturbances) of anemogenic (windfall) and pyrogenic successions and during the postcatastrophic restoration. We estimated microhabitat selection by bank voles under ecologically contrast conditions by a response of their local numbers to the microhabitat characteristics by the multiple regression method. Small mammals were collected by the trap-line method; all traps during the whole research period were put in the centre of the same 10 M² squares. On each sample plot we carried out a quantitative description of the environment characteristics of animal microhabitats by 8 variables estimating protective and forage conditions of the biotopes. Under the destabilized conditions on the territory of the Visim Reserve the interannual variability appeared essentially above byotopical variability, compared with microhabitat characteristics in the stable biocenoses of the Pechora-Ilych Reserve. This is explained by high speed successions in the wood communities after the catastrophic natural phenomena. The influence of natural disturbance factors is reflected on the level of the bank vole relative abundance values and the character of population dynamics of this number. Before disturbances in the Visim Reserve this species had been connected with the greatest microhabitat variables, statistically significantly determining distribution number of small mammals: moss cover, dwarfshrub-herb vegetation, shrub, underwood and stumps. After windfall disturbance in early stages of anemogenic successions the local number of the bank vole was influenced by less microhabitat characteristics (underwood, coarse debris, stumps) in comparison with the later stage of postcatastrophic restoration (dwarfshrubherb vegetation and shrub cover, fallen dead trunks, coarse debris, living trees). On the pyrogenic site in early forest successional stages the number of animals depended on only one microhabitat factor, shrub cover, and during the later period of biocenoses restoration after the fire it was connected with stumps. Under stable conditions on the territory of the Pechora-Ilych Reserve in two fir-woods we found the dependence of local number from microhabitat factors. In the haircap-moss spruce forest the bank vole preferred microsites with coarse debris, in the tall grass fir-wood animals prevailed in microhabitats with dwarfshrub-herb vegetation. In green moss filical fir-wood the local number of the bank was statistically significantly connected with the greatest numbers of characteristics among which are dwarfshrub-herb vegetation, shrub cover, fallen dead trunks, dry trunks and stumps. According to our results, microhabitat selection by the bank vole in ecologically contrast environment is connected with microhabitat structure of the biotopes: in the stable environment of fir-woods on the foothill area of the Pechora-Ilych Reserve it is defined by landscape peculiar properties and in destabilized forest biocenoses of the Visim Reserve it is conditioned by forest communities in different postanemogenic and postpyrogenic successional stages.

The article contains 2 figures, 8 tables, 40 ref.

Key words: bank vole; microhabitat; local number; windfall; fire; succession, Visim Reserve, Pechora-Ilych Reserve.

References

- Holbrook SJ. Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona. *Ecology*. 1979;60(4):758-769. doi: 10.2307/1936613
- Dueser RD, Hallett JG. Competition and habitat selection in a forest-floor small mammal fauna. Oikos. 1980:35:293-297.
- 3. Hallett JG, O'Connell MA, Honeycutt RL. Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals. *Oikos*. 1983;40(2):175-181.
- 4. Bondrup-Nielsen S. An evaluation of the effects of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals. *Ann. Zool. Fennici.* 1985;22:373-383.
- 5. Geuse P. Spatial microhabitat of bank voles and wood mice in a forest in central Belgium. *Acta Zool. Fennica.* 1985;173:61-64.
- 6. Deuser RD, Porter JH. Habitat use by small mammals: relative effects of competition and habitat selection. *Ecology*. 1986;67(1):195-201. doi: 10.2307/1938518
- 7. Mazurkiewicz M. The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole populations. *Acta Theriol.* 1986;31:55-69.
- Mazurkiewicz M. Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands. *Acta Theriol*. 1991;36:207-227.
- 9. Falkenberg JC, Clarke JA. Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks. *J. Mammal.* 1998;79:558-568.
- 10. Corbalán V. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte desert of Argentina. *J. Arid Environ.* 2006;65(1):102-110. doi: 10.1016/j.jaridenv.2005.07.006
- 11. Michel N, Burel F, Legendre P, Butet A. Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France. *Landscape Ecology*. 2007;22:1241-1253. doi: 10.1007/s10980-007-9103-9
- 12. Sponchiado J, Melo GL, Caceres CN. Habitat selection by small mammals in Brazilian Pampas biome. *J. Nat. History.* 2012;46:1321-1335. doi: 10.1080%2f00222933.2012.655796
- 13. Miklos P, Ziak D. Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest. *Folia Zool*. 2002;51(4):275-288.
- Mengak MT, Guynn DC. Small mammal microhabitat use on young loblolly pine regeneration areas. Forest Ecol. Manag. 2003;173(1/3):309-317. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00008-7
- Torre I, Arrizabalaga A. Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a Mediterranean mountain range. *Acta Theriol*. 2008;53(3):241-250. doi: 10.1007/ BF03193120

- Khanski I. Uskol'zayushchiy mir: ekologicheskie posledstviya utraty mestoobitaniy [Missing world: environmental consequences of habitat loss]. Moscow: Tovarishhestvo nauchnyh izdanij KMK Publ.; 2010. 340 p. In Russian
- Bujalska G, Grüm L. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) and its demographic consequences: a model. *Oecologia*. 1989;80:70-81. doi: 10.1007/BF00789934
- 18. Bujalska G, Lukyanov OA, Meshkovska D. Determinants of local spatial distribution of numbers of rad-backed vole island population. *Ekologiya*. 1995;1:35-45. In Russian
- Miller DH, Getz LL. Factors influencing local distribution and species diversity of forest small mammals in New England. Can. J. Zool. 1977;55(5):806-814. doi: 10.1139/z77-105
- Shilova SA. Populjacionnaja jekologija kak osnova kontrolja chislennosti melkih mlekopitajushhih [Population ecology as the basis of the control of small mammals]. Moscow: Nauka Publ.; 1993. 201 p. In Russian
- Bondur VG, Krapivin VF, Savinyh VP. Monitoring i prognozirovanie prirodnyh katastrof [Monitoring and forecasting of natural disasters]. Moskow: Nauchnyj mir Publ.; 2009. 692 p. In Russian
- 22. Kolesnikov BP. Estestvenno istoricheskoe rajonirovanie lesov (na primere Urala) [Natural historical forest zoning (by the example of the Urals)]. In: *Voprosy lesovedenija i lesovodstva*. Doklady na 5 Vsemirn. lesn. kongr [Questions of forest science and forestry. Proc. of the 5th Int. Forest Congress]. Moskow: Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR; 1960. pp. 51-57. In Russian
- 23. Judin JP. Temnohvojnye lesa. *Proizvoditel'nye sily Komi ASSR*. In: *Rastitel'nost'* [Productive forces of the Komi ASSR. Flora]. Vol. 3. Part 1. Moskow, Leningrad: Nauka Publ.; 1954. pp. 42-126. In Russian
- 24. Mlekopitajushhie Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Mammals of the Pechora-Ilych Nature Reserve]. Kuprijanova AG, editor. Syktyvkar: Komi knizhnoe izdatel'stvo; 2004. 464 p. In Russian
- 25. Bobkova KS, Galenko JeP, Zagirova SV, Patov AI, Sen'kina SN, Mashika AV. Korennye elovye lesa predgornogo landshaftnogo rajona Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Indigenous spruce forests of the piedmont landscape area of the Pechora-Ilych nature Reserve]. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika*. Syktyvkar: Izdatel'stvo Komi nauchnogo centra UrO RAN; 2005;14:19-24. In Russian
- Bol'shakov VN, Berdjugin KI, Vasil'eva IA, Kuznecova IA. Mlekopitajushhie Sverdlovskoj oblasti: spravochnik-opredelitel'. [Mammals of Sverdlovsk Oblast: identidication guide]. Ekaterinburg: Ekaterinburg Publ.; 2000. 240 p. In Russian
- 27. Marin JuF. Osnovnye rezul'taty uchetov melkih mlekopitajushhih na postojannyh uchetnyh linijah lovushek v Visimskom zapovednike v 1982-2000 gg. [Main results of recording small mammals on permanent trap lines in the Visim Nature Reserve in 1982-2000]. In: Issledovanija jetalonnyh prirodnyh kompleksov Urala. Materialy nauch. konf. [Studies of standard natural complexes of the Urals. Proc. of the Sci. Conf.]. Ekaterinburg: Ekaterinburg Publ.; 2001. pp. 337-346. In Russian
- 28. Lukyanova LE, Lukyanov OA. An ecologically destabilized environment: its effect on small-mammal populations. *Russian J. Ecology*. 2004;3:210-217. doi: 10.1023/B:RUSE.0000025969.98937.e5
- Lukyanova LE, Bobretsov AV. Rasprostranenie lesnyh polevok v predgornyh el'nikah Severnogo Urala. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika*. Syktyvkar: Izdatel'stvo Komi nauchnogo centra UrO RAN, 2005;14:183-188. In Russian
- 30. Lukyanova LE, Bobretsov AV. Lokal'noe raspredelenie chislennosti simpatricheskih vidov lesnyh polevok v mikrosredovyh uslovijah destabilizirovannyh i stabil'nyh mestoobitanij [Local distribution of the number of *Clethrionotnys* sympatric species under

- microenvironmental conditions of destabilized and stable habitats]. *Uspekhi sovremennoi biologii Biology Bulletin Reviews.* 2008;128(5):541-552. In Russian
- 31. Kucheruk VV. Kolichestvennyj uchet vazhnejshih vidov vrednyh gryzunov i zemleroek. Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo raspredelenija nazemnyh pozvonochnyh. Moskow: Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR; 1952. pp. 9-45. In Russian
- Smit UH. Les i atmosfera [Forest and atmosphere]. Moskow: Progress Publ.; 1985. 429 p. In Russian
- Vasilevich VI. Ocherki teoreticheskoj fitocenologii [Essays of theoretical phytocenology].
 Leningrad: Nauka Publ.; 1983. 248 p. In Russian
- Istomin AV. Vlijanie vetrovalov na dinamiku soobshhestv melkih mlekopitajushhih v estestvennyh lesah juzhnoj tajgi. Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta – Lesnoi vestnik. 2009;1:196-201. In Russian
- 35. Evropejskaja ryzhaja polevka [European bank vole]. Bashenina NV, editor. Moskow: Nauka Publ.; 1981. 352 p. In Russian
- 36. Ivanter EV. Populjacionnaja jekologija melkih mlekopitajushhih taezhnogo Severo-Zapada SSSR [Population ecology of small mammals of the taiga North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. 246 p. In Russian
- 37. Dobrinskij NL. Osobennosti dinamiki chislennosti polevok posle katastroficheskogo vetrovala na Srednem Urale. *Mlekopitajushhie gornyh territorij*. Materialy Mezhdunar. konf. [Mammals of mountain territories. Proc. of Int. Conf.] Moskow: KMK Publ.; 2005. p. 57-61. In Russian
- 38. Hengriques RPB, Bizerril MXA, Palma ART. Changes in small mammal populations after fire in a patch of unburned cerrado in Central Brazil. *Mammalia*. 2000;64(2):173-185. doi: 10.1515/mamm.2000.64.2.173
- 39. Zwolak R, Foresman KR. Effects of a stand-replacing fire on small-mammal communities in montane forest. *Can. J. Zool.* 2007;85(7):815-822. doi: 10.1139/Z07-065
- 40. Zwolak R, Pearson DE, Ortega YK, Crone EE. Mechanisms driving postfire abundance of a generalist mammal. *Can. J. Zool.* 2012;90(1):51-60. doi: 10.1139/z11-111

Received 29 May 2014; Revised 30 August; Accepted 2 October 2014.

Lukyanova LE, Bobretsov AV. Microhabitat selection by the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) under destabilized and stable habitat conditions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):88-107. In Russian, English summary

УДК 597.5:577.170.49

П.А. Попов¹, Н.В. Андросова²

¹Институт водных и экологических проблем СО РАН (Новосибирский филиал), г. Новосибирск, Россия ²Аналитический Центр Объединенного института геологии, геофизики и минералогии СО РАН), г. Новосибирск, Россия

Содержание тяжелых металлов в мышечной ткани рыб из водоемов бассейна реки Оби

Приведены результаты многолетнего (1994—2012) изучения содержания тяжелых металлов (Cd, Hg, Pb, Co, Ni, Cu, Zn, Cr, Mn, Fe) в мышечной ткани 17 видов рыб из водоемов бассейна реки Оби: рек и озер Горного Алтая, р. Томи, оз. Чаны, р. Оби в ее верхнем, среднем и нижнем течениях. Выявлено, что концентрация тяжелых металлов в пробах различается как между выборками одного и того же вида рыб из разных водоемов, так и разных видов рыб из одного водоема. Ртуть накапливается, как правило, в больших концентрациях в мышцах хищных рыб. Полученные данные позволяют считать, что характер накопления тяжелых металлов в мышечной ткани рыб Оби обусловлен особенностями конкретных условий обитания, экологии и физиолого-биохимическим статусом рыб. Уровень содержания тяжелых металлов в мышечной ткани рыб исследованных водоемов в среднем не превышает принятые в России нормы для свежих рыбопродуктов, что является косвенным подтверждением результатов определения ТМ (за исключением Fe и Cu) в водоемах Оби химическими методами.

Ключевые слова: река Обь; рыбы; накопление тяжелых металлов.

Введение

Проблема накопления тяжелых металлов (ТМ) в органах и тканях рыб является актуальной в связи с продолжающимся загрязнением водоемов (рек, озер и водохранилищ) этой группой химических элементов во многих промышленно развитых странах [1–3], включая Россию [2, 4–6]. В отличие от органических соединений, ТМ в водных экосистемах существуют неопределенно долго, переходя из ионной формы в связанную с тем или иным лигандом, накапливаясь в гидробионтах в существенно большем количестве, чем в среде их обитания, становясь, таким образом, высокотоксичными для живых организмов всех трофических уровней [4, 7]. Информация об уровне и характере накопления ТМ в мышечной ткани рыб может быть использована при оценке миграции ТМ в гидроэкосистемах и индикации степени загрязнения последних металлами [1, 2, 8], а также в связи с необходимостью нормирования содержания этих элементов в рыбопродуктах [9].

Цель настоящей работы — анализ информации по содержанию ТМ в мышечной ткани (мышцах) рыб из водоемов бас. р. Оби. При этом использованы как опубликованные, так и не опубликованные ранее данные, полученные авторами в процессе проведения ИВЭП СО РАН многолетнего (1994—2012 гг.) комплексного мониторинга экологического состояния водоемов указанного бассейна.

Материалы и методики исследований

В работе приведены сведения по содержанию ТМ в мышечной ткани 17 видов рыб из водоемов бас. р. Оби: стерлядь — Acipenser ruthenus Linnaeus, 1758; сибирский осетр — Acipenser baerii Brandt, 1869; ленок — Brachymystax lenok (Pallas, 1773); муксун — Coregonus muksun (Pallas, 1814); пелядь — Coregonus peled (Gmelin, 1789); сибирский хариус — Thymallus arcticus (Pallas, 1776); обыкновенная щука — Esox lucius Linnaeus, 1758; лещ — Abramis brama (Linnaeus, 1758); серебряный карась — Carassius auratus (Linnaeus, 1758); сазан — Cyprinus carpio Linnaeus, 1758; язь — Leuciscus idus (Linnaeus, 1758); сибирский елец — Leuciscus leuciscus baicalensis (Dybowski, 1874); алтайский осман Потанина — Oreoleuciscus potanini (Kessler, 1879); плотва — Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758); ерш — Gymnocephalus cernuus (Linnaeus, 1758); речной окунь — Perca fluviatilis Linnaeus, 1758; обыкновенный судак — Sander lucioperca (Linnaeus, 1758); сибирский подкаменщик — Cottus sibiricus (Kessler, 1899).

Выборки каждого изучавшегося авторами вида рыб включали 30-35 экз. половозрелых особей без разделения по полу. Методика отбора проб металлов в органах и тканях рыб в полевых условиях изложена нами в работах [2, 6]. В мышечной ткани рыб определялось содержание кадмия (Cd), ртути (Hg), свинца (Pb), кобальта (Co), никеля (Ni), меди (Cu), цинка (Zn), хрома (Cr), марганца (Mn) и железа (Fe). Химический анализ проб осуществлялся в Аналитическом центре Объединенного института геологии, геофизики и минералогии СО РАН методом атомной абсорбции с электротермической атомизацией на приборе 3030Z с HGA-600 (Perkin Elmer, США) с зеемановской коррекцией фона (Hg - методом атомной абсорбции «холодного пара» с использованием техники амальгамации). Во всех случаях концентрация металлов определялась в сырой массе проб (таблица). Статистическую значимость различий средних арифметических значений оценивали по t-критерию исходя из нормального распределения вариант вариационных рядов, ошибки репрезентативности 10% от средней арифметической и уровня вероятности > 0,999.

Краткая характеристика водоемов

Озера Узункель (50° 27′ с.ш., 87° 40′ в.д.), Джулукуль (50° 30′ с.ш., 89° 45′ в.д.) и Укок (49° 15′ с.ш., 87° 20′ в.д.) расположены на территории Юж-

ного Алтая на высоте 1 700–2 200 м над ур. м. и являются типично олиготрофными и практически не загрязняемыми водоемами [10]. Озеро Узункель расположено в границах Акташского месторождения Hg и повышенных концентраций ряда других ТМ, а оз. Укок – в границах комплексного рудопроявления Аюту [11].

Река Катунь на участке отлова рыб (25 км выше по течению от створа проектируемой Алтайской, или Катунской, ГЭС) практически не загрязняется. Не обнаружено в воде и превышения санитарно-гигиенических и рыбохозяйственных нормативов (ПДК) по Hg [11, 12]. Сравнительно высокая степень химического загрязнения характерна для самого крупного правого притока Верхней Оби – р. Томь, включая ее устьевой участок. Прежде всего это относится к фенолам, нефтепродуктам, легко- и трудноокисляемой органике, некоторым металлам [13].

Озеро Чаны расположено на юге Западной Сибири в междуречье рек Обь и Иртыш. Это сравнительно мелководный и умеренно загрязняемый (пре-имущественно отходами сельскохозяйственного производства) крупный по площади водного зеркала (в настоящее время 184 тыс. га) водоем мезоэвтрофного типа. В Новосибирском водохранилище, которое по совокупности абиотических и биотических характеристик относится к водоемам мезотрофного типа, и в р. Оби на участке ниже плотины Новосибирской ГЭС постоянно регистрируются повышенные или высокие концентрации фенолов и нефтепродуктов, легкоокисляемой органики (судя по БПК $_{\rm 5}$), азота аммонийного, нитритов, на отдельных участках – Fe и Cu [14].

В среднем течении р. Оби (в том числе на участке отбора проб – в 15 км выше пос. Парабель Томской области) также постоянно фиксируются сравнительно высокое содержание фенолов и нефтепродуктов и относительно невысокие (не превышающие $\Pi Д K_{\rm px}$) концентрации металлов. Однако содержание Си практически на всем протяжении Оби высокое, причины чего – естественное вымывание этого металла из минеральных пород Горного Алтая [15]. В нижнем течении Оби пробы всех указанных в таблице видов рыб отбирались нами в 120 км ниже устья Иртыша в районе пос. Карымкары. Как и на среднем участке, в воде Оби в ее нижнем течении регистрируются повышенные концентрации Сu, а также и Fe [16].

Результаты исследований и их обсуждение

Как следует из данных, представленных в таблице, концентрация определявшихся металлов в мышечной ткани рыб из водоемов бас. Оби в большинстве выборок невысокая — ниже или существенно ниже существующих в России допустимых остаточных концентраций (ДОК) этих элементов в свежих рыбопродуктах [17]. Однако имеется ряд исключений. В оз. Узункель оказалась высокой концентрация Ст и повышенное содержание Hg в мышцах пеляди и подкаменщика. Сравнительно высокая (но не выше ДОК)

концентрация Нд обнаружена в мышцах османа из озер Джулукуль и Укок. Это может быть связано с вышеназванными геохимическими особенностями района. В донных отложениях оз. Узункель содержание Нд составляет 0,098–0,180, в среднем 0,125 мг/кг сухой массы, в оз. Тархатинское (плато Укок) — 0,100–0,140, в среднем 0,130 мг/кг [18]. Для сравнения: в Телецком озере зимой 1994 г. содержание Нд в донных отложениях равнялось в среднем (по четырем разрезам) 0,07 мкг/г сухой массы [19], в донных отложениях озер равнинного Алтая — в пределах от 0,01 (оз. Уткуль) до 0,09 (оз. Круглое) и лишь в предгорных районах юго-западной части Алтайского края (оз. Баево) — в среднем 0,11 мг/кг сухой массы [15, 18]. Также отметим, что основу питания названных рыб в олиготрофных озерах высокогорий Алтая составляют организмы зообентоса и рыбы [10], что, как известно [2], способствует прогрессивному накоплению Нд в мышечной ткани.

Содержание металлов в мышечной ткани рыб
из некоторых водоемов бассейна р. Оби /
Metal content in the muscle tissue of fish from certain water bodies of the Ob River

Водоем, месяц и год					лемен lemen	,			
отбора проб, источник / Water body,	Вид /	Cr	Mn	Fe	Cu	Zn	Cd	Нg	Pb
month and year of sampling, source	month and year of sampling, source		10	30	10	40	0,2	0,5	1,0
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Oз. Узункель / Lake Uzunkel	Coregonus peled (Gmelin, 1789)	0,80	1,50	18,5	0,75	6,40	0,003	0,21	0,18
VII, 2001 <i>Cottus sibiricus</i> , [8, 9] Warpachowski, 1889	1,10	1,25	22,0	1,55	8,74	0,004	0,41	0,29	
Oз. Джулу- куль / Lake Djulukul	Thymallus arcticus (Pallas, 1776)	<0,1	0,7	18	0,7	6,5	0,003	0,19	0,19
VII, 2001 [8, 9]	Oreoleuciscus potanini (Kessler, 1879)	<0,1	0,7	19	0,8	7,0	0,004	0,22	0,16
Оз. Укок / Lake Ukok,	Thymallus arcticus (Pallas, 1776)	<0,1	1,1	17	1,0	8,2	0,003	0,18	0.18
VII, 2001 Oreoleuciscus pota [8, 9] (Kessler, 1879)	Oreoleuciscus potanini (Kessler, 1879)	<0,1	1,1	19	0,9	15	0,008	0,24	0,18
Р. Катунь, среднее течение /	Thymallus arcticus (Pallas, 1776)	<0,1	1,0	22	0,17	4,3	0,002	0,06	0,08
Katun River, middle reach VIII, 2006 [9]	Brachymystax lenok (Pallas, 1773)	<0,1	1,6	38	0,34	4,3	0,002	0,02	0,02

Продолжение таблицы / Таble (continued)

1	2.	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Esox lucius Linnaeus, 1758	_	0.17	6.3	0.6	8	0.001	0.17	< 0.05
	Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758)	_	0,33	6	0,28	6	0,001	0,06	<0,05
	Leuciscus idus (Linnaeus, 1758)	_	0,32	17	0,6	4	0,003	0,05	0,10
Oз. Чаны / Lake Chany,	Carassius auratus (Linnaeus, 1758)	_	0,30	8,3	0,56	30	0,001	0,01	0,03
IX, 2003 [49]	Cyprinus carpio Linnaeus, 1758	_	0,4	7	0,23	9	0,001	0,02	0,02
	Sander lucioperca (Linnaeus, 1758)	_	0,17	5	0,17	4,3	0,001	0,06	0,03
	Perca fluviatilis, Linnaeus, 1758	_	0,46	6	0,34	6	0,001	0,11	<0,05
Р. Томь, среднее	Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758)	_	_	6	0,31	20	0,011	0,10	0,04
течение в районе г. Кемерово /	Leuciscus leuciscus baicalensis (Dybowski, 1874)	-	_	7	1,2	13	0,01	0,11	0,12
Tom River, middle reach	Perca fluviatilis Linnaeus, 1758	_	_	5,2	0,8	9,6	0,02	0,10	0,08
in the city of Kemerovo, VIII, 2000	Gymnocephalus cernuus (Linnaeus, 1758)	_	_	9,3	0,33	9,3	0,02	0,12	0,05
P. Томь, устье / Tom River, mouth, VI, 2003 [14]	Acipenser ruthenus, Linnaeus, 1758	1,9	0,7	16	1,0	7,0	0,01	0,13	0,15
	<i>Perca fluviatilis</i> , Linnaeus, 1758	<0,1	0,47	28	0,53	6,3	0,008	0,033	0,09
	Sander lucioperca (Linnaeus, 1758)	<0,1	0,17	5,5	0,25	5,9	0,003	0,036	0,42
Новосибир- ское водо- хранилище /	Sander lucioperca (Linnaeus, 1758), выборка 1998 г.	0,3	0,6	16	1,1	5,5	0,01	0,08	0,24
Novosi- birsk water	Abramis brama (Linnaeus, 1758)	<0,1	0,43	6,3	0,33	5,6	0,0006	0,035	0,07
reservoir, VIII, 2009 [18]	Abramis brama (Linnaeus, 1758)**	<0,1	1,9	27	2,3	10	0,04	0,09	<0,01
	Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758)	<0,1	0,31	17,8	0,48	6,9	0,0006	0,018	0,08
205	Leuciscus idus (Linnaeus, 1758)	<0,1	0,16	7,9	0,42	5,1	0,0003	0,014	0,01
Р. Обь под плотиной	Sander lucioperca (Linnaeus, 1758)	0,3	0,15	12	0,23	4,0	0,003	0,17	0,07
ΓЭС / Ob River below the HPP dam, V, 2004 [18]	Abramis brama (Linnaeus, 1758)	0,2	0,21	4,0	0,51	3,3	0,005	0,05	0,10

Окончание таблицы / Table (end)

			-					1 0	10
<u>l</u>	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Р. Обь под	<i>Perca fluviatilis</i> , Linnaeus, 1758	<0,1	0,47	28	2,8	4,1	0,006	0,10	0,09
плотиной	Sander lucioperca (Linnaeus, 1758)	<0,1	0,17	5,5	3,3	5,3	0,005	0,12	0,34
ГЭС / Ob River	Abramis brama (Linnaeus, 1758)	<0,1	0,43	6,3	4,6	6,2	0,004	0,11	0,27
below the HPP dam,	Rutilus rutilus	<0,1	0,31	17,8	3,9	5,4	0,004	0,11	0,50
V, 2009 [18]	(Linnaeus, 1758) Leuciscus idus	<0,1	0,16	7.9	6,2	4.5	0.003	0,08	0,12
	(Linnaeus, 1758) Acipenser ruthenus,	-	4,0	58		17	0,06	0,04	0,12
	Linnaeus, 1758 Abramis brama				1,4	- '	, , , , , , , , , , , , , , , , , , ,		
Р. Обь, ср.	(Linnaeus, 1758)	_	2,7	27	1,3	30	0,03	0,05	0,83
течение (наши данные)/	Cyprinus carpio, Linnaeus, 1758	-	1,7	26	0,73	20	0,09	0,05	<0,05
Ob River, middle reach	Leuciscus leuciscus baicalensis (Dybowski, 1874)	_	2,8	47	1,2	52	0,12	0,06	0,06
(our data), IX, 2012	Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758)	_	2,7	38	1,2	17	0,06	0,06	0,24
	Perca fluviatilis, Linnaeus, 1758	_	2,4	16	0,63	22	0,10	0,05	<0,05
	Esox lucius Linnaeus, 1758	_	2,8	27	1,2	23	0,06	0,05	0,05
	Acipenser ruthenus, Linnaeus, 1758	_	0,9	53	<0,4	8,3	0,01	0,2	0,6
Р. Обь,	Coregonus muksun (Pallas, 1814)	_	0,7	14	<0,4	6,5	0,02	0,1	0,5
нижнее течение /	Coregonus peled (Gmelin, 1789)	-	0,8	7,5	<0,4	7,0	0,02	0,2	0,4
Ob River,	Esox lucius Linnaeus, 1758	_	0,8	19	<0,4	8,1	0,02	0,2	0,4
lower reach, VIII-IX.	Leuciscus idus (Linnaeus, 1758)	-	0,7	27	<0,4	6,0	0,01	0,3	0,4
1994 [49]	Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758)	-	0,7	8,6	<0,4	6,2	0,01	0,2	0,3
	Perca fluviatilis, Linnaeus, 1758	_	0,7	21	<0,4	7,4	0,01	0,2	0,5
	Acipenser baerii, Brandt, 1869	<0,1	0,59	20	1,9	5,4	0,04	0,26	0,03
Р. Обь, нижнее	Acipenser ruthenus, Linnaeus, 1758	<0,01	1,0	29	2,5	5,1	0,02	0,30	0,11
течение (наши	Coregonus muksun (Pallas, 1814)	0,2	0,56	26	17	22	0,01	0,16	0,04
данные) / (Gmelin, 1789)		0,05	0,97	34	0,75	24	0,01	0,55	0,04
lower reach	Esox lucius, Linnaeus, 1758	<0,1	1,5	16	2,2	16	0,01	0,39	0,02
(our data)	Abramis brama (Linnaeus, 1758)	0,4	1,6	34	3,0	8,1	0,02	0,40	0,03
, III-12X, 1777	Abramis brama (Linnaeus, 1758)**	0,3	1,1	29	2,9	38	0,007	0,21	0,02
	, , , , , , , , , , , , , , , , , , , ,							-	

Примечание. * ДОК; ** лещ лигулезный – зараженный Ligula intestinalus, «—» – элемент не определялся. Значения концентраций по Со и Ni практически во всех пробах обнаружены в следовых количествах и в таблицу не помещены. /

Note. * Maximum allowable concentration, ** Ligula intestinalus, «-» - not determined. Co and Ni concentrations were found in trace amounts in all samples and were not placed in the table.

В мышцах хариуса и ленка из р. Катуни в пробах, отобранных нами в августе 2006 г., выявлено сравнительно высокое содержание Fe и невысокое содержание других TM, в том числе Hg. Низкие концентрации Hg в мышцах рыб из этого же участка реки отмечались, по данным ряда авторов [12, 20], и в прежние годы. Сравнительно невысокое содержание этого металла фиксировалось и в компонентах среды обитания рыб – воде (фильтрат) и взвеси [12, 15, 20]. Подробно вопрос накопления Hg в мышцах ткани рыб Катуни освещен нами в работе [21].

В пробах рыб из оз. Чаны, отобранных в сентябре 2003 г., превышения ДОК ни по одному из определявшихся металлов не обнаружено. Аналогичные результаты получены авторами при изучении в 2007 и 2009 гг. содержания ТМ в мышцах ткани рыб р. Томи [22]. Лишь в пробах стерляди, выловленной на устьевом участке реки, обнаружено высокое (> 3 ДОК) содержание Сг. В 1990 г. С.С. Артемьевой и соавт. [23] в пробах мышечной ткани сибирской миноги и ряда видов рыб, отловленных в среднем течении реки (ниже г. Кемерова), было обнаружено небольшое превышение ДОК Ni, Zn, Cd, Hg (у сибирского ельца – в 1,1 раза, окуня – в 1,5 раза) и Рb. В пробах, отобранных этими авторами в 1991 г., отмечено превышение ДОК ТМ у меньшего числа видов рыб и в меньшем числе проб каждого вида. Не превышающее в среднем по выборкам ДОК содержание Hg было обнаружено С.С. Эйрих и Т.С. Папиной [24] в мышечной ткани рыб, выловленных летом 1991 г. на отрезке Томи от пос. Металлоплощадка до г. Томска включительно.

На участке р. Оби от ее истоков (места слияния рек Бия и Катунь) до Новосибирского водохранилища планомерное изучение содержания ТМ в мышечной ткани рыб до настоящего времени не проводилось. Исключением является работа И.А. Газиной [25], в которой содержатся сведения о невысоких концентрациях металлов (Мп, Cu, Zn, Cd, Hg, Pb) в мышечной ткани рыб из р. Оби в районе водозабора г. Барнаула; лишь содержание Cd в мышцах серебряного карася равнялось 0,21 мкг/г (1 ДОК).

В Новосибирском водохранилище в 1991–1994 гг. нами [26] изучалось содержание ТМ в мышцах судака, окуня, леща (не лигулезного) и язя из этого водоема. Ни по одному из определявшихся элементов превышения ДОК в среднем по выборкам каждого вида не отмечено. Сравнительно низкие концентрации металлов были обнаружены в пробах из водохранилища и р. Оби на приплотинном участке и в последующие годы [27]. Но содержание Сг оказалось сравнительно высоким в мышцах судака в выборке из водохранилища в 1998 г., и судака и леща – из р. Оби под плотиной ГЭС в выборках 2004 г. Следует также отметить повышенное (но не выше ДОК) содержание Си в пробах из реки под плотиной ГЭС. Содержание ТМ в мышцах рыб из Новосибирского водохранилища и р. Оби под плотиной ГЭС в период наблюдений было сравнительно невысоким, что, вероятнее всего, связано с невысокими концентрациями металлов в воде и донных отложениях водохранилища и реки на приплотинном участке (до устья р. Ини) [28].

В пробах мышечной ткани рыб, отловленных нами в сентябре 2012 г. в р. Оби в районе пос. Парабель, концентрация ТМ по большей части не превышала ДОК. Лишь содержание Fe было сравнительно высоким у семи видов рыб из восьми изучавшихся, что, видимо, связано с высоким содержанием этого металла в Оби практически на всем ее протяжении [16].

Содержание ТМ в мышечной ткани рыб из Оби в пределах нижнего течения реки изучалось нами в августе — сентябре 1994 и 1999 гг. В большинстве проб концентрация металлов не превышала ДОК. Однако у стерляди в выборке 1994 г. выявлено сравнительно высокое содержание Fe, а в пробах 1999 г. повышенные концентрации ТМ оказались: Fe — у всех изучавшихся видов рыб, кроме щуки, Zn — у лигулезного леща, Hg — у стерляди, пеляди (> ДОК), щуки и лигулезного леща.

Сведения о содержании ТМ в органах и тканях рыб, отловленных в Обской губе в ноябре — декабре 2008 и 2009 гг. в районе нереста сиговых, имеются в монографии В.В. Кузнецова и соавт. [29]. В мышечной ткани муксуна, ряпушки, сига-пыжьяна, корюшки и ерша концентрация Рb, Cu, Mn, Fe, Cd, Ni, Zn и Со в среднем по выборкам была небольшой и не превышала ДОК, но концентрация Fe в пробах некоторых выборок рыб была близкой или несколько превышала ДОК. Сравнительно невысокое содержание металлов (кроме Cu и Fe) обнаружено и в абиотических компонентах губы — воде, донных отложениях и взвешенном веществе [16, 29, 30].

Судя по данным таблицы, характер накопления ТМ в мышечной ткани различается как у одного вида рыб из разных водоемов, так и у разных видов рыб из одного водоема бас. р. Оби. Например, у рыб из Новосибирского водохранилища в 2009 г. статистически значимые различия в концентрации металлов имелись: по Cd — между окунем и судаком (t = 4,0), Hg — окунем и плотвой (t = 3,7), Pb — судаком и плотвой (t = 8,5), Co — плотвой и лещом (t = 5,4). В пробах из реки под плотиной Новосибирской ГЭС концентрация Pb больше у судака и плотвы по сравнению с окунем (t = 7,1 и 8,2 соответственно). По всей видимости, в приведенных и аналогичных им примерах различия в характере накопления ТМ связаны с особенностями конкретных условий обитания (прежде всего pH воды и донных отложений, количества растворенной органики), экологии (типа питания, миграций и др.) и физиолого-биохимическим статусом организма рыб [31].

Вероятно, разным характером питания объясняется факт статистически значимых различий концентрации металлов в мышцах хариуса и османа из оз. Укок – по Zn, Cd и Hg, у подкаменщика и хариуса из Улаганских озер (по всем определявшимся металлам, кроме Co и Ni), у ленка и хариуса из Катуни – по Mn, Fe, Cu, Hg и Pb. Тесная зависимость уровня и характера накопления ТМ от типа питания рыб показана в работах [31, 32]. По данным [33], в мышцах щуки из р. Кичера (на участке впадения в нее р. Холодная) содержание Hg составляло 0,07–0,08, у окуня – 0,04, а у плотвы – 0,01–0,02 мкг/г сырой массы проб.

Интересным и важным в практическом отношении является феномен большего накопления Нд в хищных рыбах по сравнению с мирными, что связано с известным для этого металла явлением прогрессивного накопления в трофической цепи (эффект магнификации) [2, 4, 31]. На примере наших данных о таком характере накопления можно говорить при сравнении концентрации Нд в мышцах щуки, окуня и рыб-бентофагов из оз. Чаны, судака и леща – из р. Оби под плотиной ГЭС (в уловах 2004 г.). Однако данные 1999 г. по рыбам из нижнего течения Оби это правило не подтверждают. Тем не менее оно имеет место, что было показано нами на большом фактическом материале по рыбам Сибири [2, 6, 22, 26]. Факт большего накопления Нд в мышечной ткани хищных рыб отмечен Л.М. Сороковиковой и соавт. [34] в Курейском водохранилище, П.В. Коваль и соавт. [35] – в Ангарских водохранилищах. Статистически значимые более высокие концентрации Нд выявлены В.Т. Комовым и соавт. [4] в мышцах щуки (в среднем 0,52 мкг/г) по сравнению с окунем (0,33 мкг/г) (пробы 1991 г. из одних и тех же водоемов Карелии). В мышцах щуки из р. Печоры содержание этого металла оказалось существенно выше, чем в мышцах сига (0,19 и 0,03 мкг/г сухой массы соответственно), а концентрация Ni, Cr, Cd и некоторых других элементов в пробах была статистически равной или большей (по Со) у сига. На достоверно более высокое содержание Нд в мышечной ткани сома (Clarias batrachus) и пресноводного саргана (Xenodotond cancila) по сравнению с нильской теляпией (Oreochromis niloticus) и пунтиусом (Mystacoleucus marginatus) указывается в работе [3].

Заключение

Анализ данных многолетнего ихтиомониторинга ТМ в бас. Оби свидетельствует о сложном характере накопления этих химических элементов в организме рыб, в данном случае в мышечной ткани, о зависимости этого процесса от условий обитания и экологии рыб. В частности, содержание ТМ в мышцах различается как у одного вида рыб из разных водоемов, так и у разных видов рыб из одного водоема бас. р. Оби. Ртуть накапливается, как правило, в больших концентрациях в мышцах хищных рыб. Такой характер накопления металлов наблюдается в организме рыб и из других водоемов Сибири и костистых рыб в целом. Концентрация ТМ в мышечной ткани рыб из изучавшихся водоемов бас. р. Оби в среднем сравнительно низкая и не превышает ДОК для свежих рыбопродуктов, что является косвенным подтверждением результатов определения ТМ (за исключением Fe и Cu) в водоемах Оби химическими методами.

Литература

- 1. *Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.А.* Рыбы пресных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты : РАН, 1999, 142 с.
- 2. *Попов П.А.* Оценка экологического состояния водоемов методами ихтиоиндикации. Новосибирск: Изд-во НГУ, 2002, 267 с.

- 3. *Лобус Н.В., Комов В.Г., Нгуен Тхи Хай Тхань*. Содержание ртути в компонентах экосистем водоемов и водотоков провинции Кхань Хоа (Центральный Вьетнам) // Водные ресурсы. 2011. № 6. С. 733–739.
- 4. *Комов В.Т., Степанова И.К., Гремячих В.А.* Содержание ртути в мышцах рыб из водоемов Северо-Запада России: Причины интенсивного накопления и оценка негативного эффекта на состояние здоровья людей // Актуальные проблемы водной токсикологии. Борок: ИБВ РАН, 2004. С. 99–123.
- 5. Кириллов А.Ф., Саввинов А.И., Ходулов В.В., Попов П.А. Содержание металлов в рыбах среднего течения реки Лены // Доклады III Междунар. науч.-практич. конф. «Тяжелые металлы, радионуклиды и элементы-биофилы в окружающей среде». Семипалатинск: СемГУ, 2004. Т. 2. С. 227–231.
- 6. Попов П.А., Андросова Н.В. Индикация экологического состояния водных объектов Сибири по содержанию тяжелых металлов в рыбах // География и природные ресурсы. 2008. № 3. С. 36–41.
- 7. *Голованова И.Л.* Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспозвоночных // Биология внутренних вод. 2008. № 1. С. 99–108.
- 8. *Моисеенко Т.И.* Водная экотоксикология. Теоретические и прикладные аспекты. М.: Наука, 2009. 400 с.
- 9. *Ким И.Н., Штанько Т.И.* О содержании ртути в рыбной продукции (Обзор литературы) // Гигиена и санитария. 2009. № 1. С. 38–42.
- Попов П.А., Ермолаева Н.И., Киприянова Л.М., Митрофанова Е.Ю. Состояние гидробиоценозов высокогорий Алтая // Сибирский экологический журнал. 2003. № 2. С. 181–192.
- 11. *Мальгин М.А.* Тяжелые металлы в почвах и водах бассйна реки Катунь // Поведение ртути и других тяжелых металлов в экосистемах. Новосибирск : ГПНТБ СО АН СССР, 1989. С. 43–55.
- 12. *Папина Т.С., Артемьева С.С., Темерев С.В.* Особенности миграции ртути в бассейне Катуни // Водные ресурсы. 1995. № 1. С. 60–66.
- 13. *Папина Т.С., Третьякова Е.И.* Гидрохимическое состояние и качество поверхностных вод бассейна Томи // Обской вестник. 1997. № 1. С. 27–36.
- 14. Васильев О.Ф., Савкин В.М., Двуреченская С.Я., Попов П.А. Экологическое состояние Новосибирского водохранилища // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7, № 2. С. 149–163.
- 15. Росляков Н.А., Ковалев В.П., Сухоруков Ф.В., Щербаков Ю.Г., Аношин Г.Н., Рассказов Н.М., Шварцев С.Л. Экогеохимия Западной Сибири: тяжелые металлы и радионуклиды. Новосибирск: СО РАН НИЦ ОИГГМ, 1996. 248 с.
- 16. *Темерев С.В.* Микроэлементы в поверхностных водах бассейна Оби. Барнаул : Изд-во АлГУ, 2006, 326 с.
- 17. *Санитарные* правила и нормы 2.3.2.560-960, 1997. Гигиенические требования к качеству и безопаснсти продовольственного сырья и пищевых продуктов. М. : Деловой центр, 1997. 269 с.
- 18. Аношин Г.Н., Маликова И.Н., Ковалев С.И., Андросова Н.В., Сухоруков Ф.В., Цибульчик В.М., Щербов Б.Л. Ртуть в окружающей среде юга Западной Сибири // Химия в интересах устойчивого развития. 1995. № 1, 2. С. 69–111.
- 19. *Щербов Б.Л., Андросова Н.В., Иванова Л.Д., Маликов Ю.И., Страховенко В.Д.* Тяжелые металлы и техногенный радионуклид Cs-137 в донных отложениях Телецкого озера // Геология и геофизика. 1997. № 9. С. 1497–1507.
- 20. Грошева Е.И. Ртуть в природных объектах бассейна р. Катунь // География и природные ресурсы. 1992. Вып. 2. С. 53–57.
- 21. *Попов П.А.* К прогнозной оценке влияния Алтайской ГЭС на рыб реки Катуни // Материалы Всерос. науч.-практ. конф. «Научные основы экологического мониторинга водохранилищ». Хабаровск: ДВО РАН, 2005. Вып. 2. С. 150–153.

- 22. Попов П.А., Трифонова О.В. Содержание и характер накопления металлов в рыбах р. Томи // Сибирский экологический журнал. 2007. №. 6. С. 961–967.
- 23. *Артемьева С.С., Гундризер А.Н., Голубых О.С.* Количественная оценка некоторых тяжелых металлов в гидробионтах р. Томи // Проблемы экологии Томской области. Томск: Изд-во ТГУ, 1992. Т. 2. С. 5–6.
- 24. Эйрих С.С., Папина Т.С. Особенности определения ртути в водных экосистемах бассейнов рек Катунь и Томь. Оценка биодоступности // Проблемы ртутного загрязнения природных и искусственных водоемов, способы его предотвращения и ликвидации. Иркутск: ИрГУ, 2000. С. 10.
- 25. *Газина И.А.* Особенности распределения и накопления тяжелых металлов в органах и тканях рыб // Известия АлтГУ. Серия Химия. География. Биология. № 3. Барнаул: Изд-во АлГУ, 2005. С. 90–93.
- 26. Попов П.А., Андросова Н.В., Аношин Г.Н. Накопление и распределение тяжелых и переходных металлов в рыбах Новосибирского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2002. № 2. С. 264–270.
- 27. Попов П.А., Визер А.М., Андросова Н.В. Содержание металлов в мышечной ткани промысловых видов рыб из Новосибирского водохранилища и реки Оби на приплотинном участке // Сибирский экологический журнал. 2012. № 4. С. 479–483.
- 28. *Цибульчик В.М., Аношин Г.Н., Маткова И.Н., Маликов Ю.И.* Тяжелые металлы и ¹³⁷Сs в донных осадках Новосибирского водохранилища // Современные проблемы исследований водохранилищ. Пермь : Изд-во ПермГУ, 2005. С. 109–113.
- 29. Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н., Ключарева Н Г., Гангнус И.А., Белорусцева С.А., Широков Д.А. Экология размножения сиговых рыб Coregonidae в Обской губе Карского моря. М.: Изд-во ВНИРО, 2011. 136 с.
- 30. *Михайлова Л.В., Исаченко-Боме Е.А., Кудрявцев А.А.* Состояние донных сообществ гидробионтов при хроническом загрязнении реки, пересекающей территорию нефтедобычи // Новые технологии для очистки нефтезагрязненных вод, почв, переработки и утилизации нефтешламов. М.: Ноосфера, 2001. С. 50–51.
- 31. *Соболев К.Д.* Особенности накопления тяжелых металлов в органах и тканях рыб различных экологических групп // Современные проблемы водной токсикологии. Борок : PAH, 2005. C. 128–129.
- 32. Кириллов А.Ф., Иванов Е.В., Ходулов В.В., Салова Т.А., Соломонов Н.М., Шахтарин Н.М., Венедиктов С.Ю. Зависимость накопления и ранжирования микроэлементов от трофического уровня рыб бассейна реки Лены // Проблемы региональной экологии. 2009. № 6. С. 189–191.
- 33. Пинтаева Е.Ц., Базарсадуева С.В., Раднаева Л.Д., Петров Е.А., Смирнова О.Г. Содержание и характер накопления металлов в рыбах реки Кичеры (приток оз. Байкал) // Сибирский экологический журнал. 2011. № 1. С. 87–92.
- 34. *Сороковикова Л.М., Андрулайтис Л.Д., Домышева В.М.* Изменение концентрации ртути в природных объектах экосистемы Курейского водохранилища // География и природные ресурсы. 1977. № 1. С. 55–58.
- 35. Коваль П.В., Бутаков Е.В., Удодов Ю.Н., Андрулайтис Л.Д. Ртутное загрязнение водоемов ангаро-байкальской водной системы и его изменение со снижением техногенной эмиссии ртути в Приангарье // Фундаментальные проблемы изучения и использования воды и водных ресурсов: материалы науч. конф. 20–24 сентября 2005 г. Иркутск: ИрГУ, 2005. С. 277–279.
- 36. Ветров А., Корнакова Э.Ф., Кузнецова А.И., Коробейникова Л.Г. Содержание металлов в рыбах Байкала // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1989. Т. 12. С. 88–100.
- 37. Морозов Н.П. Химические элементы в гидробионтах и пищевых цепях // Биогеохимия океана. М.: Наука, 1983. С. 127–164.

Моисеенко Т.И. Биоаккумуляция металлов в организме рыб как индикатор гидрогеохимического фона и антропогенной нагрузки // Развитие идей континентальной биогеохимии и геохимической экологии. М.: ГЕОХИ РАН, 2010. С. 288–301.

Поступила в редакцию 28.03.2014 г.; повторно 15.07.2014 г.; принята 27.08.2014 г.

Авторский коллектив:

Попов Петр Алексеевич – д-р биол. наук, профессор, в.н.с. Института водных и экологических проблем СО РАН (Новосибирский филиал) (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: popov@iwep.nsc.ru

Андросова Наталья Валерьевна — старший инженер Аналитического центра Объединенного института геологии, геофизики и минералогии СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: androsovanv@igm.nsc.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 108–122

Petr A. Popov¹, Natalya V. Androsova²

¹Institute of Aquatic and Ecological Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk Branch, Novosibirsk, Russian Federation.

E-mail: popov@iwep.nsc.ru

²Analitic Center, Institute of Geology and Mineralogy, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation.

E-mail: androsovanv@igm.nsc.ru

Metal content in the muscular tissue of fish from the Ob River

The problem of heavy metal accumulation in the organs and tissues of fish is important due to the continuing water pollution by this group of chemical elements, including in Siberia. The aim of this work was analysis of information on the content of heavy metals in fish from the reservoirs of the Ob River, which we obtained in the process of Institute of Aquatic and Ecological Problems (SB RAS, Novosibirsk) multi-year (1994-2012) integrated monitoring of the ecological status of this water reservoirs. In this article, we present the results about the content of heavy metals in fish muscles of the following fish: Acipenser ruthenus Linnaeus, 1758, Acipenser baerii Brandt, 1869, Brachymystax lenok (Pallas, 1773), Coregonus muksun (Pallas, 1814), Coregonus peled (Gmelin, 1789), Thymallus arcticus (Pallas, 1776), Esox lucius Linnaeus, 1758, Abramis brama (Linnaeus, 1758), Carassius auratus (Linnaeus, 1758), Cyprinus carpio Linnaeus, 1758, Leuciscus idus (Linnaeus, 1758), Leuciscus leuciscus baicalensis (Dybowski, 1874), Oreoleuciscus potanini (Kessler, 1879), Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758), Gymnocephalus cernuus (Linnaeus, 1758), Perca fluviatilis Linnaeus, 1758, Sander lucioperca (Linnaeus, 1758) and Cottus sibiricus Kessler, 1899). We studied samples of each species of fish, which included 30-35 mature individuals without sexing. In wet samples we determined the content of Cd, Hg, Pb, Co, Ni, Cu, Zn, Cr, Mn and Fe. NV. Androsova carried out a chemical analysis of samples by atomic absorption method at the Analytical Center of the Joint Institute of Geology, Geophysics and Mineralogy of the SB RAS. We assessed significant difference of mean values by t-test based on the normal distribution variants of variational series, representativeness errors 10% of the arithmetic mean and the probability level>0,999.

Analysis of the data suggests that the nature of the accumulation of heavy metals in fish depends primarily on the conditions of their habitats and food peculiarities. In particular, the content of heavy metals in the muscles varies both in one and the same species of fish from different waters and in different species of fish from the same water reservoir of the Ob river basin. Mercury usually accumulates in high concentrations in the muscles of predatory fish. The content of heavy metals in fish muscles in the studied reservoirs of the Ob River basin does not exceed the average standards for fresh fish products adopted in Russia which is an indirect confirmation of the results of determining TM in the Ob reservoirs by chemical methods.

The article contains 1 table, 38 ref.

Key words: Ob River; fish; heavy metals.

References

- Kashulin NA, Lukin AA, Amundsen PA. Ryby presnykh vod Subarktiki kak bioindikatory tekhnogennogo zagryazneniya [Subarctic freshwater fish as a bioindicator of anthropogenic pollution]. Apatity: RAN Publ.; 1999. 142 p. In Russian
- 2. Popov PA. Otsenka ekologicheskogo sostoyaniya vodoemov metodami ikhtioindikatsii [Assessment of the ecological state of water bodies by the methods of ichtyoindication]. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.; 2002. 267 p. In Russian
- 3. Lobus NV, Komov VT, Thanh NTH. Mercury concentration in ecosystem components in water bodies and streams in Khanh Hoa Province (Central Vietnam). *Water Resources*. 2011;38(6):799-805. doi: 10.1134/S0097807811060091
- 4. Komov VT, Stepanova IK, Gremjachih VA. Soderzhanie rtuti v myshcah ryb iz vodoemov Severo-Zapada Rossii: Prichiny intensivnogo nakoplenija i ocenka negativnogo jeffekta na sostojanie zdorov'ja ljudej [Mercury content in the muscles of fish from water bodies of the North-West of Russia]. In: Aktual'nye problemy vodnoj toksikologii [Current problems of aquatic toxicology]. Flerov BA, editor. Borok: IBV RAN Publ.; 2004. pp. 99-123. In Russian
- 5. Kirillov AF, Savvinov AI, Khodulov VV, Popov PA. Soderzhanie metallov v rybakh srednego techeniya reki Leny [Heavy metal content in fish of the middle reach of the Lena river]. Doklady III Mezhdunar. nauch.-praktich. konf. "Tyazhelye metally, radionuklidy i elementy-biofily v okruzhayushchey srede" [Heavy metals, radionuclides and biophil elements in the environment. Proc. of the 3rd Int. Sci. Conf.]. Vol. 2. Mal'gin MA, editor. Semipalatinsk: Semipalatinsk State University Publ.; 2004. pp. 227-231. In Russian
- Popov PA, Androsova NV. Indication of the ecological state of water bodies of Siberia from the content of heavy metals in fishes. Geografiya i prirodnye resursy – Geography and Natural Resources. 2008;3:36-41. In Russian
- 7. Golovanova IL. Effects of heavy metals on physiological and biochemical status of fishes and aquatic invertebrates. *Inland Water Biology*. 2008;1:93-101.
- Moiseenko TI. Vodnaya ekotoksikologiya. Teoreticheskie i prikladnye aspekty [Water ecotoxicology. Theoretical and applied aspects]. Moscow: Nauka Publ.; 2009. 400 p. In Russian
- Kim IN, Shtanko TI. The levels of mercury in fish industry. Gigiena i sanitariia. 2009;1:38-42. In Russian
- Popov PA, Ermolaeva NI, Kiprianova LM, Mitrofanova EYu. The state of hydrobiocenoses in the high mountains of Altai. Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2003;2:181-192. In Russian
- 11. Mal'gin MA. Tyazhelye metally v pochvakh i vodakh basseyna reki Katun' [Heavy metals in soils and waters of the Katun river basin]. In: *Povedenie rtuti i drugikh tyazhelykh metallov v ekosistemakh* [Behaviour of mercury and other heavy metals in ecosystems]. Vasil'ev OF, editor. Novosibirsk: GPNTB SO AN SSSR Publ.; 1989. pp. 43-55. In Russian
- Papina TS, Artem'eva SS, Temerev SV. Osobennosti migratsii rtuti v basseyne Katuni. Vodnye resursy. 1995;22(1):60-66. In Russian

- 13. Papina TS, Tret'yakova EI. Gidrokhimicheskoe sostoyanie i kachestvo poverkhnostnykh vod bassevna Tomi. *Obskov vestnik*. 1997;1:27-36. In Russian
- Vasil'ev OF, Savkin VM, Dvurechenskaya SYa, Popov PA. Ekologicheskoe sostoyanie Novosibirskogo vodokhranilishcha. Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2000;7(2):149-163. In Russian
- 15. Roslyakov NA, Kovalev VP, Sukhorukov FV, Shcherbakov YuG, Anoshin GN, Rasskazov NM, Shvartsev SL. Eko-geokhimiya Zapadnoy Sibiri: tyazhelye metally i radionuklidy [Ecogeochemistry of Western Siberia: heavy metals and radionuclides]. Poljakov GV, editor. Novosibirsk: SO RAN NIC OIGGM Publ.; 1996. 248 p. In Russian.
- Temerev SV. Mikroelementy v poverkhnostnykh vodakh basseyna Obi [Microelements in surface waters of the Ob River basin]. Barnaul: Altay State University Publ.; 2006. 326 p. In Russian
- 17. Sanitarnye pravila i normy 2.3.2.560-960. Gigienicheskie trebovaniya k kachestvu i bezopasnsti prodovol'stvennogo syr'ya i pishchevykh produktov. Moscow: "Delovoy sentr" Publ.; 1997. 269 p. In Russian
- Anoshin GN, Malikova IN, Kovalev SI, Androsova NV, Sukhorukov FV, Tsibul'chik VM, Shcherbov BL. Rtut' v okruzhayushchey srede yuga Zapadnoy Sibiri. Khimiya v interesakh ustoychivogo razvitiya. 1995;1-2:69-111. In Russian
- 19. Shcherbov BL, Androsova NV, Ivanova LD, Malikov YuI, Strakhovenko VD. Tyazhelye metally i tekhnogennyy radionuklid Cs-137 v donnykh otlozheniyakh Teletskogo ozera. *Geologiya i geofizika*. 1997;9:1497-1507. In Russian
- 20. Grosheva El. Řtuť v prirodnykh ob"ektakh basseyna r. Katun'. *Geografiya i prirodnye resursy*. 1992;2:53-57. In Russian
- 21. Popov PA. K prognoznoy otsenke vliyaniya Altayskoy GES na ryb reki Katuni [On prospective assessment of the impact of the Altai HPP]. In: Materialy Vseros. nauch.-praktich. konf. "Nauchnye osnovy ekologicheskogo monitoringa vodokhranilishch" [Scientific basis of environmental monitoring of water reservoirs. Proc. of the All-Russian Sci. Conf.]. Vol. 2. Sirotskiy SE, editor. Khabarovsk: DVO RAN Publ.; 2005; pp. 150-153. In Russian
- 22. Popov PA, Trifonova OV. Metal content and character of accumulation in fish from the Tom river. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2007;14(6):961-967. In Russian
- 23. Artem'eva SS, Gundrizer AN, Golubykh OS. Kolichestvennaya otsenka nekotorykh tyazhelykh metallov v gidrobiontakh r. Tomi [Quantitative assessment of some heavy metals in aquatic organisms of the Tom River]. In: *Problemy ekologii Tomskoy oblasti* [Environmental problems of Tomsk Oblast]. Vol. 2. Ioganzen BG, editor. Tomsk: Tomsk State University Publishing House; 1992. pp. 5-6. In Russian
- 24. Eyrikh SS, Papina TS. Osobennosti opredeleniya rtuti v vodnykh ekosistemakh basseynov rek Katun' i Tom'. Otsenka biodostupnosti [Specifics of determining mercury in water ecosystems of the Katun and Tom river basins]. In: *Problemy rtutnogo zagryazneniya prirodnykh i iskusstvennykh vodoemov, sposoby ego predotvrashcheniya i likvidatsii* [Problems of mercury contamination of natural and artificial water reservoirs and ways of its prevention and elimination]. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 2000. p. 10. In Russian
- 25. Gazina IA. Osobennosti raspredelenija i nakoplenija tjazhelyh metallov v organah i tkanjah ryb. *Izvestiya AltGU: seriya Khimiya. Geografiya. Biologiya.* 2005;3:90-93. In Russian
- Popov PA, Androsova NV, Anoshin GN. Nakoplenie i raspredelenie tyazhelykh i perekhodnykh metallov v rybakh Novosibirskogo vodokhranilishcha. *Voprosy ikhtiologii*. 2002;42(2):264-270. In Russian
- Popov PA, Vizer AM, Androsova NV. Metal content in muscular tissue of commercially important fish from Novosibirsk reservoir and near dam on Ob' River. Contemporary Problems of Ecology. 2012;4:352-355. doi: 10.1134/S1995425512040117
- 28. Cibul'chik VM, Anoshin GN, Matkova IN, Malikov Jul. Tjazhelye metally i 137Cs v donnyh osadkah Novosibirskogo vodohranilishha [Heavy metals and 137Cs in bottom sediments of Novosibirsk water reservoir]. In: *Sovremennye problemy issledovanij* vodohranilishh [Modern problems of water reservoirs studies]. P'jankov SV, editor. Perm': Perm' State University Publ.; 2005. pp. 109-113. In Russian

- 29. Kuznetsov VV, Kuznetsova EN, Klyuchareva NG, Gangnus IA, Belorustseva SA, Shirokov DA. Ekologiya razmnozheniya sigovykh ryb Coregonidae v Obskoy gube Karskogo moray [Corigonidae breeding ecology in the Ob Bay of the Kara Sea]. Moscow: VNIRO Publ.; 2011. 136 p. In Russian
- 30. Mihajlova LV, Isachenko-Bome EA, Kudrjavcev AA. Sostojanie donnyh soobshhestv gidrobiontov pri hronicheskom zagrjaznenii reki, peresekajushhej territoriju neftedobychi [Status of benthic communities of aquatic organisms under chronic river pollution crossing the territory of oil production]. In: *Novye tehnologii dlja ochistki neftezagrjaznennyh vod, pochv, pererabotki i utilizacii nefteshlamov* [New technologies for cleaning oil-contaminated waters and soils and sludge processing and disposal]. Kireeva NA, editor. Moscow: Noosfera Publ.; 2001. pp. 50-51. In Russian
- 31. Sobolev KD. Osobennosti nakopleniya tyazhelykh metallov v organakh i tkanyakh ryb razlichnykh ekologicheskikh grupp [Specifics of accumulating heavy metals in organs and tissues of fish belonging to different ecological groups]. In: *Sovremennye problemy vodnoy toksikologii* [Modern problems of water toxicology]. Flerov BA, editor. Borok: RAN Publ.; 2005. p. 128-129. In Russian
- 32. Kirillov AF, Ivanov EV, Khodulov VV, Salova TA, Solomonov NM, Shakhtarin NM, Venediktov SYu. Dependence of the character of accumulation and ranking of microelements on the trophic level of fish in the basin of the Lena river. *Problemy regional'noy ekologii*. 2009;6:189-191. In Russian
- 33. Pintaeva ET, Bazarsadueva SV, Radnaeva LD, Petrov EA, Smirnova OG. Content and character of metal accumulation in fish of the Kichera River (a Tributary of Lake Baikal). *Contemporary Problems of Ecology*. 2011;4(1):64-68. doi: 10.1134/S1995425511010103
- Sorokovikova LM, Andrulaytis LD, Domysheva VM. Izmenenie kontsentratsii rtuti v prirodnykh ob"ektakh ekosistemy Kureyskogo vodokhranilishcha. *Geografiya i prirodnye* resursv. 1977;1:55-58. In Russian
- 35. Koval' PV, Butakov EV, Udodov JuN, Andrulajtis LD. Rtutnoe zagrjaznenie vodoemov angaro-bajkal'skoj vodnoj sistemy i ego izmenenie so snizheniem tehnogennoj jemissii rtuti v Priangar'e [Mercury pollution of waters of the Angara-Baikal water system and its change while reducing anthropogenic mercury emissions in the Priangarie]. In: *Fundamental'nye problemy izuchenija i ispol'zovanija vody i vodnyh resursov*. Materialy nauch. konf. 20-24 sentjabrja 2005 g [Fundamental problems of studying and using water and water resources. Proc. of the Sci. Conf. 20-24 September, 2005]. Korytnyj LM, editor. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 2005. pp. 277-279. In Russian
- 36. Vetrov A, Kornakova JeF, Kuznecova AI, Korobejnikova LG. Soderzhanie metallov v rybah Bajkala. In: *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem* [Problems of ecological monitoring and modeling of ecosystems]. Vol. 12. Izrajel' YuA, editor. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1989; pp. 88-100. In Russian
- 37. Morozov NP. Himicheskie jelementy v gidrobiontah i pishhevyh cepjah. *Biogeohimija okeana*. Monin AS, Lisicyn AP, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1983. pp. 127-164. In Russian
- 38. Moiseenko TI. Bioakkumulyatsiya metallov v organizme ryb kak indikator gidrogeokhimicheskogo fona i antropogennoy nagruzki [Bioaccumulation of metals in the organism of fish as an indicator of hydrogeochemical background and anthropogenic load]. Razvitie idey kontinental'noy biogeokhimii i geokhimicheskoy ekologii [Development of the idea of continental biogeochemistry and geochemical ecology]. Ostroumov SA, editor. Moscow: GEOKhI RAN Publ.; 2010. p. 288-301. In Russian

Received 28 March 2014; Revised 15 July 2014; Accepted 27 August 2014.

Popov PA, Androsova NV Metal content in the muscular tissue of Fish from the Ob River. Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology. 2014;4(28):108-122. In Russian, English summary УДК 595.44

Л.А. Триликаускас

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

О некоторых сезонных аспектах населения пауков и сенокосцев (Arachnida: Aranei, Opiliones) в лиственничниках Тигирекского заповедника (Северо-Западный Алтай)

Программа ФНИ государственных академий наук на 2013-2020 гг. Проект № VI.51.1.9.

лиственничниках Тигирекского заповедника Впервые проведены исследования сезонных аспектов населения пауков и сенокосцев. Изучались летний и осенний аспекты населения представителей этих отрядов паукообразных в послепожарном редкостойном лиственничнике и осенний аспект – в лиственничнике кустарниковом разнотравно-злаковом. Рассчитаны основные вариационно-статистические и количественные характеристики населения пауков и сенокосцев в исследованных местообитаниях и сделан сравнительный анализ полученных данных. Установлено, что в летнем аспекте населения послепожарного лиственничника представлено не менее 34 видов пауков и 2 вида сенокосиев. Для осеннего аспекта населения на этом участке характерно бедное в таксономическом плане и малочисленное население пауков и сенокосцев. Почти полностью отсутствуют подстилочные тенетники семейства Linyphiidae. Супердоминантом становится диплохронный вид пауков-волков Trochosa terricola Thorell, 1856. Осенний аспект населения пауков и сенокосиев в кустарниковом лиственничнике отличается большим таксономическим разнообразием обоих групп и более высокими показателями динамической плотности представленных видов. Воздействие низового пожара значительно изменяет среду жизни герпетобионтов и обитателей почвы и оказывает существенное влияние на структуру населения пауков и сенокосцев на границе теплого и холодного сезонов года. Восемь видов пауков и один вид сенокосцев впервые отмечены в Тигирекском заповеднике.

Ключевые слова: *пауки; сенокосцы; синэкологические характеристики; лиственничники; Тигирекский заповедник.*

Введение

Изучение структуры и динамики сообществ и таксоценов животных является одним из приоритетных направлений научных исследований на особо охраняемых природных территориях. Однако примеры, когда подобного рода исследования были выполнены на паукообразных все еще очень редки. В заповедниках Горного Алтая структура и динамика сообществ пауков изучалась только в Прителецкой части Алтайского заповедника [1]. В Алтае-

Саянском регионе особенности летнего аспекта населения пауков и сенокосцев в нескольких типах лесов Шорского национального парка рассмотрены в одной из опубликованных ранее работ автора [2]. Сезонные изменения, равно как и структура населения сенокосцев, в абсолютном большинстве регионов остаются практически не изученными. Примеры работ по этой группе единичны [3]. Между тем пауки и сенокосцы являются одной из важнейших групп хищных членистоногих. Количественные и качественные характеристики их населения в разные периоды сезона активности дают ценнейшую информацию для понимания механизмов функционирования природных экосистем и требуют углубленных и многолетних исследований, которые тормозятся отсутствием необходимого числа специалистов. Исследования пауков и сенокосцев в Тигирекском заповеднике до настоящего времени ограничивались изучением только состава и биотопической приуроченности отдельных видов [4].

Воздействие пожаров на последующее развитие сообществ различных групп беспозвоночных наиболее детально изучалось в лесах Окского [5] и Висимского заповедников [6]. В обзорных статьях по данной проблематике мало затрагиваются вопросы влияния пожаров на состав и структуру населения пауков [7] или же рассматриваются последствия их воздействия на население пауков в других типах лесов, в частности в сосняках [8].

Целью проведенного исследования было изучение состава и структуры населения пауков и сенокосцев в лиственничниках Тигирекского заповедника.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в охранной зоне и на Ханхаринском участке Тигирекского заповедника, расположенного в юго-западной части Алтайского края. Для сбора напочвенных паукообразных использовались почвенные ловушки с фиксатором (тосол разбавленный водой в соотношении 1:5). Дополнительно проведены ручной сбор и кошение в травостое, а также сбор в лесной подстилке. Материал собран в 2011 и 2012 гг. В послепожарном редкостойном лиственничнике почвенные ловушки были установлены в 2011 г. с 25 июня по 5 июля (12 шт.) и в 2012 г. с 22 по 30 августа (10 шт.). В лиственничнике кустарниковом разнотравно-злаковом почвенными ловушками материал был собран в 2012 г. с 21 по 30 августа. Работало 12 ловушек. Всего отработано 298 ловушко-суток, собрано 126 экземпляров напочвенных пауков и 150 экземпляров сенокосцев. Ловушки устанавливались на расстоянии около 3 м друг от друга. Основные синэкологические характеристики населения рассчитаны с учетом рекомендаций Ю.И. Чернова [9]. Виды с долей более 30% отнесены к супердоминантам, с долей более 5% – к доминантам. Сезонные аспекты определены в соответствии с рекомендациями С.Л. Есюнина и Л.С. Шумиловских [10], которые выделяют три сезонных аспекта населения беспозвоночных животных — поздневесенний, летний и осенний. В частности, для летнего аспекта характерны стабилизация видового состава, доминантного комплекса, снижение или полное исчезновение неполовозрелых стадий. Осенний аспект населения характеризуется исчезновением доминантных видов или их резкой сменой, уменьшением попадемости и сокращением таксономического разнообразия, часто сопровождающегося появлением супердоминантного вида. В умеренной зоне фенологически смена аспектов обычно совпадает со следующими событиями: летний аспект — с момента формирования сомкнутого травостоя до начала листопада; осенний аспект наиболее ярко выражен в лесах с момента появления сплошного слоя листового опада.

Краткая характеристика местообитаний.

Лиственничник редкостойный кустарниково-разнотравный (далее – лиственничник послепожарный). Координаты: 51° 09′ с.ш., 83° 01′ в.д. Склон восточной экспозиции горы Козырь, охранная зона Тигирекского заповедника. Высота над уровнем моря 556 м. Уклон 35°. Древостой образован лиственницей сибирской (Larix sibirica Ledeb.). Сомкнутость крон 0,45; высота 14 м. Кустарниковый ярус образован караганой древовидной (Caragana arborescens Lam.). Сомкнутость крон 0,95; высота 1,8 м. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 80%) образован Millium effusum L. и другими злаками, а также Artemisia sp., Galium boreale L., Chamerion angustifolium (L.) Holub. Высота 0,9 м. Мохово-лишайниковый ярус не развит. В 2001 г. участок пройден низовым пожаром, который уничтожил подстилку, травостой и в значительной степени кустарниковый ярус. Травостой и кустарниковый ярус за прошедшие 11 лет успели сформироваться, хотя кустарниковый ярус не достиг развития, предшествовавшего пожару. В подстилке – обгоревшие остатки побегов кустарников, угли и опад, преимущественно хвои лиственницы и караганы.

Лиственничник кустарниковый разнотравно-злаковый (далее – лиственничник кустарниковый). Координаты: 51° 12′ с.ш., 83° 00′ в.д. Ханхаринский участок заповедника. Склон западной экспозиции. Высота над уровнем моря 942 м. Уклон 15°. Древостой образован лиственницей сибирской. Сомкнутость крон 0,60. Высота 16 м. Кустарниковый ярус образован *Caragana arborescens*, *Rubus sachalinensis* Levl. in Fedde Ropert., *Spirea media* Franz Schmidt. Сомкнутость крон 0,95; высота 2,2 м. Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие 90%) образован *Millium effusum*, *Thalictrum minus* L. и другими видами. Мохово-лишайниковый ярус не развит.

Результаты исследования и обсуждение

Проведенные исследования позволили получить как количественные данные о населении двух очень важных групп паукообразных в лиственничных лесах Тигирекского заповедника, так и дополнить опубликованные в [4] дан-

ные о видовом составе пауков и сенокосцев этой особо охраняемой природной территории. Так, в кустарниковом лиственничнике впервые в заповеднике отмечен сенокосец *Homolophus nordenskioeldi* (L. Koch, 1879). Список видов пауков Тигирекского заповедника пополнился 8 видами, один из которых (*Stemonyphantes taiganoides* Tanasevitch, Esyunin et Stepina, 2012) ранее был известен только на территории Казахстана и Тюменской области [11]. Информация о других видах, ранее не отмечавшихся в заповеднике, приведена ниже. С учетом новых данных список пауков заповедника насчитывает 157 видов, сенокосцев – 5 видов.

В таблице 1 представлены результаты количественного учета пауков и сенокосцев почвенными ловушками в герпетобии послепожарного лиственничника (летний аспект). Список насчитывает 20 видов пауков из 9 семейств и 18 родов и два вида сенокосцев. Среди пауков нет супердоминантов, однако доминантами являются 10 из 20 учтенных видов. Это представители 5 семейств. Более половины населения герпетобия, учтенного почвенными ловушками составляют пауки-волки. Динамическая плотность пауков в целом низкая. Самые высокие ее значения характерны для одного из видов бродячих пауков-волков – Alopecosa pulverulenta (7 экземпляров на 100 ловушкосуток). Среднее число особей в ловушках ни для одного из видов пауков не достигает единицы. Для подавляющего большинства видов характерно агрегированное распределение. Мелкие подстилочные тенетники Anguliphantes cerinus, Lasiargus hirsutus и Neriene clathrata, согласно полученным данным, распределены в данном местообитании случайным образом. Близким к случайному оказалось и распределение двух видов бродячих пауковволков – Pardosa cf. lugubris и Xerolycosa nemoralis, а также паука-бокохода Xysticus robustus. Наиболее значительно отклоняются от среднего отдельные значения числа особей в ловушках у Agyneta olivacea и Trochosa terricola. Динамическая плотность сенокосцев оказалась значительно выше, чем у лидирующих по этому показателю видов пауков. Более мелкий вид сенокосцев Oligolophus tridens, представленный в летнем аспекте исключительно ювенильными особями, составил более половины всего населения этой группы. Его пространственное распределение было более агрегированным по сравнению с Phalangium opilio, который заметно крупнее его и более подвижен.

При ручном сборе в герпетобии исследованного лиственничника были собраны также *Phrurolithus festivus* (C.L. Koch, 1837) и *Pardosa fulvipes* (Collet, 1875). В подстилке обнаружены три вида мелких тенетников: *Oedothorax sp., Erigone dentipalpis* (Wider, 1834) и *Dicymbium nigrum* (Blackwall, 1834). В травостое в летнем аспекте представлены три вида пауков-кругопрядов – *Araniella displicata* (Hentz, 1847), *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802) и *Singa nitidula* C.L. Koch, 1844, три вида пауков-бокоходов – *Misumena vatia* (Clerck, 1757), *Synaema ornatum* (Thorell, 1875) и *Philodromus cespitum* (Walckenaer, 1802), а также бродячий охотник *Oxyopes ramosus* (Martini et Goeze, 1778).

Таблица 1/Таble 1

Вариационно-статистические и количественные характеристики пауков и сенокосцев в герпетобии послепожарного лиственничника (летний аспект) / Variation statistics and quantitative indexes of ground-living spiders and harvestmen in the post-fire larch forest (summer aspect)

Agelenidae Agelena labyrinthica (Clerck, 1758) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Clubionidae 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Clubiona sp.1 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Gnaphosidae 2 2,50 0,25±0,19 5 0,6519 1,30 Hahnidae Hahnidae 4 2 0,33±0,24 7 0,8165 1,43 Linyphiidae 4 3,30 0,33±0,24 7 0,8165 1,43 Linyphiidae 4 20 0,42±0,27 8 0,9443 1,45 Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Ivosidae	Таксоны / Taxons	D (кол-во экз. на 100 ловушко-суток) / D (specimens per 100 trap-nights)	M±m	Доля/ Share (%)	S _x	λ
Agelena labyrinthica (Clerck, 1758) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08	ARANEI					
Clubionidae 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Gnaphosidae Zelotes fratris Chamberlin, 1920 2,50 0,25±0,19 5 0,6519 1,30 Hahnidae 3,30 0,33±0,24 7 0,8165 1,43 Linyphiidae 4 20 0,42±0,27 8 0,9443 1,45 Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae 1		2.22	0.00.000		0.000	1.00
Clubiona sp. 1 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Gnaphosidae Zelotes fratris Chamberlin, 1920 2,50 0,25±0,19 5 0,6519 1,30 Hahnidae Hahnia ononidum Simon, 1875 3,30 0,33±0,24 7 0,8165 1,43 Linyphiidae Agyneta olivacea (Emerton, 1882) 4,20 0,42±0,27 8 0,9443 1,45 Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,12 3 0,6055 1,48 Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758) 6,70 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 <td></td> <td>0,80</td> <td>$0,08\pm0,09$</td> <td>2</td> <td>0,3028</td> <td>1,08</td>		0,80	$0,08\pm0,09$	2	0,3028	1,08
Caphosidae Zelotes fratris Chamberlin, 1920 2,50 0,25±0,19 5 0,6519 1,30		2.22	0.00.000		0.000	1.00
Zelotes fratris Chamberlin, 1920 2,50 0,25±0,19 5 0,6519 1,30 Hahnidae Hahnida ononidum Simon, 1875 3,30 0,33±0,24 7 0,8165 1,43 Linyphiidae Agyneta olivacea (Emerton, 1882) 4,20 0,42±0,27 8 0,9443 1,45 Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,18 3 0,6055 1,48 Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758) 6,70 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 0,50±0,24 10 0,8367 1,18 Alopecosa ef. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,20		0,80	$0,08\pm0,09$	2	0,3028	1,08
Hahnidae Jagyneta olivacea (Emerton, 1882) 4,20 0,42±0,27 8 0,9443 1,45 Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,18 3 0,6055 1,48 Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758) 6,70 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 0,50±0,24 10 0,8367 1,18 Alopecosa sp. 1 3,30 0,33±0,20 7 0,6831 1,20 Pardosa cf. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,15 7 0,5164 0,91	Gnaphosidae			_	0.6510	1.00
Hahnia ononidum Simon, 1875 3,30 0,33±0,24 7 0,8165 1,43 Linyphiidae Agyneta olivacea (Emerton, 1882) 4,20 0,42±0,27 8 0,9443 1,45 Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,18 3 0,6055 1,48 Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae 4 4 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758) 6,70 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 0,50±0,24 10 0,8367 1,18 Alopecosa ef. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,20 7 0,6831		2,50	$0,25\pm0,19$	5	0,6519	1,30
Linyphiidae 4,20 0,42±0,27 8 0,9443 1,45 Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,18 3 0,6055 1,48 Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758) 6,70 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 0,50±0,24 10 0,8367 1,18 Alopecosa sp. 1 3,30 0,33±0,20 7 0,6831 1,20 Pardosa cf. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,15 7 0,5164 0,91						
Agyneta olivacea (Emerton, 1882) 4,20 0,42±0,27 8 0,9443 1,45 Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,18 3 0,6055 1,48 Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae 4 4 0 0,67±0,20 13 0,6831 1,78 Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758) 6,70 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 0,50±0,24 10 0,8367 1,18 Alopecosa sp. I 3,30 0,33±0,20 7 0,6831 1,20 Pardosa cf. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,15 7 0,5164 0,91		3,30	$0,33\pm0,24$	7	0,8165	1,43
Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,18 3 0,6055 1,48 Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae						
Centromerus clarus (L. Koch, 1879) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08 Ivielum sibiricum Eskov, 1988 1,70 0,17±0,18 3 0,6055 1,48 Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae 1 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758) 6,70 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 0,50±0,24 10 0,8367 1,18 Alopecosa sp. 1 3,30 0,33±0,20 7 0,6831 1,20 Pardosa cf. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,15 7 0,5164 0,91					_	\perp
Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae	Anguliphantes cerinus (L. Koch, 1879)		$0,17\pm0,12$			
Lasiargus hirsutus (Menge, 1869) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae				2		
Neriene clathrata (Sundevall, 1830) 1,70 0,17±0,12 3 0,4083 1,00 Lycosidae Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758) 6,70 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 0,50±0,24 10 0,8367 1,18 Alopecosa sp. 1 3,30 0,33±0,20 7 0,6831 1,20 Pardosa cf. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,15 7 0,5164 0,91				3	0,6055	1,48
Lycosidae Interpretation of the content o	Lasiargus hirsutus (Menge, 1869)				0,4083	1,00
Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758) 6,70 0,67±0,20 13 0,6831 0,78 Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 0,50±0,24 10 0,8367 1,18 Alopecosa sp. 1 3,30 0,33±0,20 7 0,6831 1,20 Pardosa cf. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,15 7 0,5164 0,91		1,70	$0,17\pm0,12$	3	0,4083	1,00
Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873 5,00 0,50±0,24 10 0,8367 1,18 Alopecosa sp. 1 3,30 0,33±0,20 7 0,6831 1,20 Pardosa cf. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,15 7 0,5164 0,91	Lycosidae					
Alopecosa sp. 1 3.30 0.33±0.20 7 0.6831 1.20 Pardosa cf. lugubris (Walckenaer, 1802) 3.30 0.33±0.15 7 0.5164 0.91	Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1758)		$0,67\pm0,20$	13	0,6831	0,78
Pardosa cf. lugubris (Walckenaer, 1802) 3,30 0,33±0,15 7 0,5164 0,91	Alopecosa sulzeri Pavesi, 1873	5,00	$0,50\pm0,24$	10	0,8367	1,18
	Alopecosa sp. 1	3,30	$0,33\pm0,20$	7	0,6831	1,20
Trochosa terricola Thorell 1856 5.00 0.50 ± 0.30 10 1 0488 1 48		3,30	$0,33\pm0,15$	7	0,5164	0,91
	Trochosa terricola Thorell, 1856	5,00	$0,50\pm0,30$	10	1,0488	1,48
Xerolycosa nemoralis (Westring, 1861) 3,30 0,33±0,15 7 0,5164 0,91		3,30	$0,33\pm0,15$	7	0,5164	0,91
Theridiidae	Theridiidae					
Episinus angulatus (Blackwall, 1836) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08	Episinus angulatus (Blackwall, 1836)	0,80	0.08 ± 0.09	2	0,3028	1,08
Thomisidae						
Ozyptila praticola (C.L. Koch, 1837)* 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08	Ozyptila praticola (C.L. Koch, 1837)*	0,80	0.08 ± 0.09	2	0,3028	1,08
<i>Xysticus robustus</i> (Hahn, 1832) 2,50 0,25±0,14 5 0,4743 0,95	Xysticus robustus (Hahn, 1832)	2,50	0.25 ± 0.14	5	0,4743	0,95
Zoridae		,				
Zora spinimana (Sundevall, 1830) 0,80 0,08±0,09 2 0,3028 1,08	Zora spinimana (Sundevall, 1830)	0,80	0.08 ± 0.09	2	0,3028	1,08
OPILIONES		·				
Phalangiidae	Phalangiidae					
Phalangium opilio (Fabricius, 1779) 11,70 1,17±0,57 44 1,9567 1,81	Phalangium opilio (Fabricius, 1779)	11,70	1,17±0,57	44	1,9567	1,81
Oligolophus tridens (C.L. Koch, 1836) 15,00 1,50±0,85 56 2,9462 2,41	Oligolophus tridens (C.L. Koch, 1836)	15,00	$1,50\pm0,85$	56	2,9462	2,41

Примечание [Notes]: здесь и далее в таблицах звездочкой (*) отмечены виды, новые для фауны Тигирекского заповедника [* Hereafter in the tables, species new to the Tigirekski Reserve are marked with an asterisk]; S_x – среднее квадратичное отклонение [Standard deviation]; λ – коэффициент агрегации [The aggregation coefficient].

Ловчие сети на побегах травянистых растений и среди ветвей невысоких кустов размещает тенетник *Neriene emphana* (Walckenaer, 1841), доминирующий среди хортобионтов. В списке хортобионтов также паук-мешкопряд *Clubiona lutescens* Westring, 1851 и тенетник *Parasteatoda tabulata* (Levi, 1980), которые в сборах редки и представлены исключительно самцами. Таким образом, в летнем аспекте населения послепожарного лиственничника

представлены 34 вида пауков и 2 вида сенокосцев. Сравнение видового состава данного лиственничника с населением пауков расположенного рядом участка ковыльной разнотравно-луговой степи показало, что общими для этих местообитаний являются только два вида — Agelena labyrinthica и Xysticus robustus. Население пауков послепожарного лиственничника в данном местообитании состоит из видов, обитающих в различных типах лесов. Низовой пожар, последствия которого не были катастрофическими, не привел к заселению сгоревшего участка видами из соседних местообитаний. Значительная часть видов смогла пережить воздействие огня.

Таблица 2/Таble 2
Вариационно-статистические и количественные характеристики пауков
и сенокосцев в герпетобии послепожарного лиственничника (осенний аспект) /
Variation statistics and quantitative indexes of ground-living spiders and harvestmen
in the post-fire larch forest (autumn aspect)

Таксоны / Taxons	D (кол-во экз. на 100 ловушко-суток) / D (specimens per 100 trap-nights)	M±m	Доля / Share (%)	S _x	λ
ARANEI					
Lycosidae					
Alopecosa inquilina (Clerck, 1758)*	1,30	$0,10\pm0,11$	4	0,3354	1,06
Trochosa terricola Thorell, 1856	20,00	$1,60\pm0,32$	64	1,0247	0,81
Liocranidae					
Agroeca proxima (O. Pickard-Cambridge, 1871)	6,30	0,50±0,33	20	1,0308	1,46
Thomisidae					
Ozyptila praticola (C.L. Koch, 1837)	3,80	$0,30\pm0,16$	12	0,5123	0,94
OPILIONES					
Oligolophus tridens (C.L. Koch, 1836)	17,50	1,40±0,50	100	1,5969	1,35

В табл. 2 представлены результаты количественного учета пауков и сенокосцев почвенными ловушками в герпетобии послепожарного лиственничника в осением аспекте. Полученные результаты свидетельствуют о резком обеднении к осени таксономического состава пауков в герпетобии этого лиственничника, а также росте динамической плотности некоторых видов, отмеченных ранее в летнем аспекте. Сенокосцы представлены единственным видом, динамическая плотность которого существенно не отличается от показателя прошлого сезона в летнем аспекте, однако в конце лета и осенью этот вид представлен уже исключительно взрослыми особями. Осенью его динамическая плотность, как правило, выше, чем летом, так как именно осенью наблюдается пик его активности. Однако лето 2012 г. оказалось засушливым, а обилие на поверхности почвы обгоревших остатков кустарников и углей только усиливало эффект перегрева и высыхания почвы с формирующейся подстилкой, создавая для *Oligolophus tridens* крайне неблагоприятные условия. Есть основания полагать, что в отсутствие засухи этот вид осенью был бы более многочисленным.

В начале осени пауки оказались представлены лишь тремя семействами, при этом семейство Liocranidae отсутствовало в списке таксонов летнего

аспекта населения. Абсолютным доминантом становится паук-волк Trochosa terricola. У этого вида ликозид на протяжении сезона наблюдаются 2 пика активности – в начале лета и осенью [12–14]. Особи Trochosa terricola составили более половины всего аранеонаселения в герпетобии. Отклонение от среднего значения числа особей в ловушках практически не отличалось от данных по летнему аспекту, а вот пространственное распределение стало более равномерным. Это объясняется появлением самцов, которые более активно перемещаются. Летом трохозы были представлены в ловушках исключительно самками. Рыхлый слой обгоревших растительных остатков и углей – благоприятная среда для вида, самки которого вынашивают коконы в неглубоких норках. Совершенно отсутствуют в ловушках представители семейства Linyphiidae, которые, как правило, являются неотъемлемой частью осеннего аспекта населения в лесах умеренных широт с развитой подстилкой. При ручном сборе удалось обнаружить лишь немногочисленных Helophora insignis (Blackwall, 1841). Этот вид впервые отмечен в Тигирекском заповеднике. Отсутствие хорошо развитой подстилки, 11 лет назад уничтоженной низовым пожаром, как необходимое условие для зимовки подстилочных форм, вероятно, и является причиной выпадения линифиид из осеннего аспекта населения в этом лиственничнике и, как следствие, бедности населения пауков в целом. В пользу этого предположения говорит и анализ результатов изучения осеннего аспекта населения пауков и сенокосцев в кустарниковом лиственничнике (табл. 3).

Таблица 3 / Table 3
Вариационно-статистические и количественные характеристики пауков и сенокосцев в лиственничнике кустарниковом высокотравном (осенний аспект) /
Variation statistics and quantitative indexes of ground-living spiders and harvestmen in the shrub larch forest (autumn aspect)

	D (кол-во экз. на				
	100 ловушко-		Доля /		
Таксоны /	суток) /	Share	S _x	$ \lambda $	
Taxons	D (specimens per	M±m	(%)	×	
	100 trap-nights)				
ARANEI					
Linyphiidae					
Allomengea scopigera (Grube, 1889)*	17,30	$1,42\pm0,27$	43	0,9443	0,79
Centromerus sylvaticus (Blackwall, 1841)	3,10	$0,25\pm0,19$	8	0,6519	1,30
Micrargus herbigradus (Blackwall, 1841)*	3,10	$0,25\pm0,14$	8	0,4743	0,95
Stemonyphantes taiganoides *	3,10	$0,25\pm0,19$	8	0,6519	1,30
Lycosidae					
Alopecosa sp.2	2,00	$0,17\pm0,12$	5	0,4083	0,99
Liocranidae					
Agroeca proxima (O. Pickard-Cambridge,	12,20	1,00±0,56	30	1,9235	1 02
1871)*	12,20	1,00±0,50	30	1,7233	1,72
OPILIONES					
Homolophus nordenskioeldi *	7,10	$0,58\pm0,24$	7	0,8317	1,09
Mitopus morio (Fabricius, 1779)	2,00	$0,17\pm0,12$	2	0,4083	0,99
Oligolophus tridens (C.L. Koch, 1836)	91,00	$7,58\pm1,05$	88	3,6458	1,32
Sabacon sergeidedicatum Martens, 1989	4,10	$0,33\pm0,20$	4	0,6832	1,19

В этом местообитании отсутствуют следы воздействия пожара, травяной и кустарниковый ярус хорошо развиты и имеют более высокие показатели сомкнутости крон, проективного покрытия и высоты. На почве имеются развитый слой листовой подстилки и дерновина злаков.

При учете ловушками выявлено 4 вида подстилочных тенетников-линифиид, один из которых был супердоминантом (Allomengea scopigera). Пространственное распределение этого вида было наиболее равномерным среди всех отмеченных здесь видов пауков. Коэффициент агрегации для другого супердоминанта (Agroeca proxima), напротив, оказался самым высоким среди всех видов пауков и сенокосцев и близок к 2. Еще три вида Linyphiidae – Linyphia triangularis (Clerck, 1758), Hypselistes jacksoni (O. Pickard-Cambridge, 1902), Bolyphantes alticeps (Sundevall, 1832) – собраны при ручном разборе подстилки. Среди них наиболее многочисленными были Hypselistes jacksoni и Bolyphantes alticeps. Первый вид в заповеднике отмечается впервые. В герпетобии кустарникового лиственничника в осеннем аспекте отсутствовали пауки-крабы, а пауки-волки были представлены лишь небольшим числом ювенильных экземпляров неустановленного вида рода Alopecosa. Однако в целом динамическая плотность и пауков, и сенокосцев здесь значительно выше, чем в послепожарном лиственничнике. Пространственное распределение Адгоеса ргохіта более агрегированное. При разборе подстилки собраны неполовозрелые экземпляры неустановленного вида рода Clubiona. В травостое и на кустарниках обычен Phylloneta impressa (L. Koch, 1881) с расселяющейся молодью. В целом в осеннем аспекте отмечены 11 видов пауков.

Население сенокосцев в кустарниковом лиственничнике осенью оказалось более разнообразным в таксономическом плане при абсолютном доминировании Oligolophus tridens, доля которого составила почти 90% от всего населения сенокосцев. Его динамическая плотность оказалась более чем в 5 раз выше, чем в послепожарном лиственнинчике. Три других вида, попавшие в ловушки, составляют основу населения этой группы в летний период, и присутствие их в герпетобии осенью носит остаточный характер. Основная масса имаго этих видов к осени погибает. Однако сам факт наличия четырех видов сенокосцев в данном местообитании говорит о том, что условия жизни здесь благоприятны для представителей этого отряда, и в летний период население сенокосцев разнообразно и многочисленно. Имаго Mitopus morio в летнее время держатся преимущественно в травостое, на кустах и даже на нижних ветвях деревьев, а в подстилке встречаются в основном неполовозрелые особи. Сабаконы и хомолефусы связаны исключительно с подстилкой. Различия в составе населения сенокосцев послепожарного и данного лиственничника объясняются именно структурой подстилки в этих лесах. Даже низовые пожары, разрушающие подстилку, на длительный период обедняют население сенокосцев и пауков на границе теплого и холодного сезонов года. Представленный в летнем аспекте послепожарного лиственичника Phalangium opilio на стадии имаго сравнительно слабо связан с подстилкой.

Заключение

Таким образом, имеющийся на почве развитый слой листовой подстилки и дерновина злаков представляют собой принципиально иную среду жизни в сравнении с рыхлым слоем обгоревших растительных остатков и углей в послепожарном лиственничнике. Воздействие низового пожара хотя и позволяет отдельным видам его пережить, значительно изменяет среду жизни герпетобионтов и обитателей почвы и оказывает существенное влияние на структуру населения пауков и сенокосцев на границе теплого и холодного сезонов года.

Всего в летнем аспекте представлено не менее 34 видов пауков (герпетобионтов и хортобионтов) и 2 вида сенокосцев. Преобладание лесных видов указывает на то, что они пережили низовой пожар, а не мигрировали из соседних (степных) местообитаний. Для осеннего аспекта населения на этом участке характерно бедное в таксономическом плане и малочисленное аранеонаселение вследствие почти полного отсутствия подстилочных тенетников семейства Linyphiidae, нуждающихся для зимовки в лесной подстилке, разрушенной пожаром. Сенокосцы представлены осенью единственным видом, динамическая плотность которого может снижаться в засушливые годы из-за перегрева и пересыхания обгоревшего слоя растительных остатков.

Осенний аспект населения пауков и сенокосцев в кустарниковом лиственничнике отличается большим таксономическим разнообразием обоих групп и более высокими показателями динамической плотности представленных видов.

В результате проведенных исследований в лиственничниках Тигирекского заповедника выявлены 46 видов пауков и 5 видов сенокосцев. Восемь видов пауков и 1 вид сенокосцев впервые обнаружены в фауне заповедника. Stemonyphantes taiganoides впервые отмечен в российской части Горного Аптая

Литература

- Триликаускас Л.А., Пономарева С.М. О населении пауков окрестностей Телецкого озера (Северо-Восточный Алтай) // Сибирский экологический журнал. 2013. № 6. С. 867–876. doi: 10.1134/S1995425513060139
- Trilikauskas L.A. On the fauna of spiders and harvestmen (Arachnida: Aranei et Opiliones) of Gornaya Shoriya, South Siberia // Eurasian entomological journal. Vol. 12, № 5. P. 438–450.
- 3. *Снеговая Н.Ю., Чумаченко Ю.А.* Сезонные изменения структуры популяций сенокосцев (Arachnida, Opiliones) в тисо-самшитовой роще Кавказского государственного природного биосферного заповедника // Сибирский экологический журнал. 2013. № 6. С. 855–865. doi: 10.1134/S1995425513060115
- 4. Волынкин А.В., Триликаускас Л.А., Багиров Р. Т-О., Бурмистров М.В., Бывальцев А.М., Василенко С.В., Вишневская М.С., Данилов Ю.Н., Дудко А.Ю., Дудко Р.Ю., Кнышов А.А., Косова О.В., Костров Д.В., Кругова Т.М., Кузнецова Р.О., Кузменкин Д.В., Легалов А.А., Львовский А.Л., Намятова А.А., Недошивина С.В., Перунов Ю.Е., Рещиков

- А.В., Синев С.Ю., Соловаров В.В., Тюмасева З.И., Удалов И.А., Устюжанин П.Я., Филимонов Р.В., Чернышев С.Э., Чеснокова С.В., Шейкин С.Д., Щербаков М.В., Яныгина Л.В. Беспозвоночные животные Тигирекского заповедника // Биота Тигирекского заповедника: Труды Тигирекского заповедника. Барнаул, 2011. Вып. 4. С. 165–226.
- 5. Потапова Н.А. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) 20 лет наблюдений в Окском заповеднике // Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках. М.: ВНИИ Природа, 2002. С.57—65.
- 6. *Есюнин С.Л., Козьминых В.О., Ухова Н.Л.* Структура и разнообразие первичнопирогенных сообществ на месте коренных пихто-ельников Среднего Урала. 2. Герпетобионтные членистоногие // Вестник Пермского университета. Биология. 2001. Вып. 4. С. 44–153.
- 7. *Гонгальский К.Б.* Лесные пожары как фактор формирования сообществ почвенных животных // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67, № 1. С. 54–65.
- 8. Мордкович В.Г., Любечанский И.И., Березина О.Г. Проблема лесных пожаров и пирогенных сукцессий сообществ почвенных членистоногих // Сибирский экологический журнал. 2007. Вып. 2. С. 169–181.
- 9. *Чернов Ю.И.* Экология и биогеография. Избранные работы. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 580 с.
- Есюнин С.Л., Шумиловских Л.С. Аспектность населения беспозвоночных (замечания к проблемам мониторинга) // Экологические проблемы заповедных территорий России. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 183–187.
- 11. *Tanasevitch A.V., Esyunin S.L., Stepina A.S.* Two new *Stemonyphantes* Menge, 1866 from Kazakhstan (Aranei: Linyphiidae: Stemonyphantinae) // Arthropoda selecta. 2012. Vol. 21, № 4. P. 363–368.
- 12. *Триликаускас Л.А.* Жизненные циклы и динамика некоторых видов пауков-волков (Aranei, Lycosidae) в верховьях р. Буреи (Хабаровский край) // Евразиатский энтомологический журнал. 2007. Т. 6, вып. 4. С. 365–372.
- 13. *Huhta V.* Ecology of spiders in the soil and litter of Finnish forests // Ann. Zool. Fenn. 1965. № 2. P. 260–308.
- Toft S. Life-histories of spiders in a Danish beech wood // Natura Jutlandica. 1976. № 19.
 P. 5–40.

Поступила 29.04.2014 г.; повторно 10.07.2014 г.; принята 27.08.2014 г.

Триликаускас Лаймонас Альбертович — канд. биол. наук; м.н.с. лаборатории систематики беспозвоночных животных института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: <u>laimont@mail.ru</u>

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 123–135

Laimonas A. Trilikauskas

Laboratory of Systematics of Invertebrates, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation.

E-mail: laimont@mail.ru

On some seasonal aspects of spiders and harvestmen population (Arachnida: Aranei, Opiliones) in larch forests of the Tigirekski Reserve (North-Western Altai)

The aim of our study was to investigate the composition and structure of spiders and harvestmen population in larch forests of the Tigirekski Reserve. Seasonal changes in the spider and harvestmen communities of larch forests of the Tigirekski Reserve (the Altai, Russia) were studied for the first time: viz., the summer and autumn aspects in the postfire sparse larch-forest and the autumn aspect in the larch-shrub forb-grass forest. We calculated and compared the main variation-statistical and quantitative characteristics of spider and harvestmen communities of the studied habitats.

We showed that the summer community of the postfire larch-forest was represented by not less than 34 spider and two harvestmen species. The ground dwelling fauna consists of 20 species; of which 10 belong to five dominant families (Gnaphosidae, Hahnidae, Linyphiidae, Lycosidae and Thomisidae). A half of the spider community is represented by wolf-spiders. The majority of studied species are characterized by aggregated distribution. A dynamic density of harvestmen is much higher than that of spiders. The predominance of forest species (Zelotes fratris, Trochosa terricola and others) indicates that the spiders seem to have survived the ground fire rather than migrated from neighbouring (steppe) habitats. The autumn spider and harvestmen community of the postfire larch-forest is characterized by low density and poor taxonomic diversity. The litter-dwelling Linyphiidae were quite small in numbers. The absence of well-developed litter, which was destroyed by the ground fire 11 years ago and which would normally harbour litter dwellers during the winter, seems to be the main reason for the low density of linyphiids and other spiders. The super-dominant in this community was the diplochtonous wolf-spider Trochosa terricola. Harvestmen were represented by the single species (Oligolophus tridens), of which the dynamic density may decrease in dry years due to over-heating and drying of the burnt layer of plant residues. The autumn spider and harvestmen community of the larch-shrub forbgrass forest differs in a higher taxonomic diversity and dynamic density of both groups (the dynamic density of harvestmen was particularly higher). The webbuilder Allomengea scopigera predominated among spiders; its spatial distribution was the most even among all the recorded spider species. The coefficient of aggregation of another super-dominant (Agroeca proxima) was, on the contrary, the highest among all the spiders and harvestmen, close to 2. An absolute dominant of the harvestmen was Oligolophus tridens, amounting to 90%.

Thus, our research has shown that the ground fire significantly changes the environment of ground- and soil-dwellers and affects the structure of the spider and harvestmen communities on the borderline between warm and cold seasons. A list of

arachnids of the Tigireksky Reserve has been supplemented by eight species of spiders and one species of harvestmen.

Acknowledgments: this work was supported by the Russian Federal Fundamental Scientific Research Programme for 2013-2020 (#VI.51.1.7.30.4).

The arcticle contains 3 tables, 14 ref.

Key words: spiders; harvestmen; synecologycal characteristics; larch forests; Tigirekski Reserve.

References

- Trilikauskas LA, Ponomareva SM. On the spider population of the area agjacent to Teletskoe Lake (Northeast Altai). Contemporary Problems of Ecology. 2013;6(6):647-655. doi: 10.1134/S1995425513060139
- Trilikauskas LA. On the fauna of spiders and harvestmen (Arachnida: Aranei et Opiliones) of Gornaya Shoriya, South Siberia. Eurasian Entomological Journal. 2013;12(5):438-450.
- Snegovaya NYu, Chumachenko YuA. Seasonal changes of the opiliones (Arachnida Opiliones) population structure in the yew and box tree grove of the Caucasian State Nature Biosphere Reserve (Russia). Contemporary Problems of Ecology. 2013;6(6):634-646. doi: 10.1134/S1995425513060115
- 4. Volynkin AV, Trilikauskas LA, Bagirov RT-O, Burmistrov MV, Byvaltsev AM, Vasilenko SV, Vishnevskaya MS, Danilov YuN, Dudko AYu, Dudko RYu, Knyshov AA, Kosova OV, Kostrov DV, Krugova TM, Kuznetsova RO, Kuzmenkin DV, Legalov AA, Lvovskij AL, Namyatova AA, Nedoshivina SV, Perunov YuYe, Reshchikov AV, Sinev SYu, Solovarov VV, Tyumaseva ZI, Udalov IA, Ustyuzhanin PYa, Filimonov RV, Tchernyshov SE, Tchesnokova SV, Sheikin SD, Shcherbakov MV, Yanygina LV. Invertabrate animals of the Tigirekski Reserve. Biota of the Strict Reserve. Proceeding of the Tigirek State Natural Reserve. 2011;4:165-226. In Russian
- 5. Potapova NA. Pochvennyje bespozvonochnyje (mezofauna) 20 let nablyudenij v Okskom zapovednike [Soil invertebrates (mesofauna) 20 years of observations in the Okski Reserve]. In: *Monitoring soobshchestv na garyakh I upravlenije lesnymi pozharami v zapovednikakh* [Monitoring of communities on burnt areas and forest fire management in reserves]. Moscow: NII Priroda Publ.; 2002. pp. 57-65. In Russian
- 6. Esyunin SL, Kozminykh VO, Ukhova NL. The structure and diversity of primary pyrogenic communities on a place radical firry foretss of Middle Ural. 2. The herpetobium arthropods. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija.* 2001;4:44-153. In Russian
- 7. Gongalsky KB. The role of forest fires as a factor of formation of soil animal communities. *Journal of General Biology.* 2006;67(1):54-65. In Russian
- Mordkovich VG, Lyubechanskii II, Berezina OG. Forest fire problem and pyrogenic successions of the communities of soil arthropoda in Siberia. Sibirskiy Ecologicheskiy Zhurnal. 2007;2:169-181. In Russian
- Chernov YuI. Ecology and biogeography. Selected works. Moscow: KMK Scientific Press Ltd; 2008. 580 p. In Russian
- 10. Esyunin SL, Sumilovskikh LS. Aspektnost' naseleniya bespozvonochnykh (zamechaniya k problemam monitoringa) [Aspects of invertebrates population (comments to monitoring problems]. In: *Ekologicheskiye problemy zapovednykh territorij* [Ecological problems of protected territories of Russia]. Toljatti: Institute of the Volga basin ecology Publ.; 2003. pp.183-187. In Russian
- 11. Tanasevitch AV, Esyunin SL, Stepina AS. Two new *Stemonyphantes* Menge, 1866 from Kazakhstan (Aranei: Linyphiidae: Stemonyphantinae). *Arthropoda selecta*. 2012;21(4):363-368.

- 12. Trilikauskas LA. Life cycles and dynamics of some wolf-spider species (Aranei, Lycosidae) in the upper reaches of Bureya River (Khabarovsk Province). *Eurasian Entomological Journal*. 2007;6(4):36-372. In Russian
- 13. Huhta V. Ecology of spiders in the soil and litter of Finnish forests. *Ann. Zool. Fenn.* 1965;2:260-308.
- 14. Toft S. Life-histories of spiders in a Danish beech wood. Natura Jutlandica. 1976;19:5-40.

Received 29 April 2014; Revised 10 July 2014; Accepted 27 August 2014

Trilikauskas LA. On some seasonal aspects of spiders and harvestmen population (Arachnida: Aranei, Opiliones) in larch forests of the Tigirekski Reserve (North-Western Altai). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):123-135. In Russian, English summary

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 575.125:547.963.3

А.Д. Мамедова, Р.Т. Алиев

Институт Генетических Ресурсов НАНА, г. Баку, Азербайджан

Изучение активности синтеза генетического материала в клеточных ядрах и цитоплазматических органеллах сельскохозяйственных культур в связи с гетерозисом

Изучение цитофотометрическим методом содержания ДНК гибридов пшеницы и томата показало увеличение содержания ДНК-фуксина в ядрах листьев гетерозисных гибридов. Повышение среднего содержания ДНК у гибридов томата происходит в основном за счет образования новых полиплоидных клеток с содержанием ДНК 4с-8с. У гибридов пшеницы такой плоидности ядер почти не обнаружено; среднее содержание ДНК увеличивалось благодаря клеткам с содержанием ДНК 2с-4с. Вероятно, увеличение среднего содержания ДНК в ядрах клеток листьев гетерозисных гибридов томата, имеющих относительно малые размеры генома и склонность к полиплоидизации, происходит в основном за счет эндополиплоидии, а гибридов пшеницы — за счет роста доли клеток, находящихся в постсинтетическом периоде. У гетерозисных гибридов томата по сравнению с родителями отмечается активация синтеза генетического материала в митохондриях, у гибридов пшеницы — и в митохондриях, и в хлоропластах, что, вероятно, повышает активность пластических и энергообразующих процессов.

Ключевые слова: гетерозис; Triticum aestivum L.; Triticum durum Desf.; Lycopersicon esculentum L.; цитофотометрический метод; полиплоидизация.

Ввеление

Проблема продуктивности тесно связана с феноменом гибридной силы, который проявляется в усилении степени развития отдельных признаков [1, 2], иногда в развитии комплекса признаков и, возможно, никогда прямо не затрагивает организацию растения в целом. Использование гетерозисных семян позволяет увеличить урожайность в среднем на 20–50% по сравнению с исходными сортами или линиями, улучшает качество продукции, повышает устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. Так, супергибриды риса, полученные в последние годы в Китае, имеют потенциал урожайности 12–15 т/га [3].

Гетерозис проявляется уже на ранних этапах развития гибридного организма [4, 5]. Меристематическая ткань гибридов обладает способностью к

активному делению, что и обеспечивает более мощное вегетативное развитие гибридных растений [6]. На 6-е сутки гибридный эмбрион кукурузы уже превосходит по размерам негибридные [7]. У гибридов отмечается усиление степени развития отдельных признаков: высоты растений, массы корней, поверхности листьев и т.д. Так, гетерозис у кукурузы проявляется уже при развитии первичных корней в виде интенсификации роста как первичных, так и боковых корней [8, 9]. Гибриды ячменя проявляют гетерозис по общей массе, при этом выявлена положительная связь урожайности с сухой биомассой растений [10, 11]. Высокая корреляция между числом зерен в метелке и скоростью роста зародышевого корня у риса, а также между числом зерен в метелке и скоростью роста зародышевого стебля позволяет рекомендовать отбор гибридных комбинаций с высокой скоростью роста на ранних стадиях развития как метод селекции на урожайность [5].

Быстрое развитие корневой системы обеспечивает гибридам преимущество перед сортовыми растениями по интенсивности поглощения минеральных веществ, скорости формирования фотосинтетического аппарата. Для многих сельскохозяйственных культур отмечено наличие корреляции между продуктивностью растений и интенсивностью фотосинтеза [12–14].

Исследование связи нуклеиновых кислот с гетерозисом проводилось на различных сельскохозяйственных культурах [15–18]. Анализируя литературные данные, можно заключить, что при гетерозисе у гибридов не возникают новые признаки, а происходит изменение тех или иных характеристик родительских линий. В связи с этим принято считать, что в явлении гибридной силы ведущую роль играют гены количественных признаков – QTL, многие из которых идентифицированы молекулярно-генетическими методами [19, 20].

Настоящая работа посвящена изучению содержания ДНК в ядрах гетерозисных гибридов пшеницы, томата и их родительских форм цитофотометрическим методом, а также выявлению изменений в функциональной активности генетического аппарата в цитоплазматических органеллах клетки — митохондриях, хлоропластах.

Материалы и методики исследования

В качестве объекта исследований были выбраны хозяйственно ценные культуры: пшеница (*Triticum aestivum* L., *Triticum durum* Desf.) и томат (*Lycopersicon esculentum* L.). Использованы сорта пшеницы к-47091, к-51647, к-53215, к-51549, полученные из Венгрии, Румынии, Краснодарского края РФ, Югославии соответственно, сорта Гюргяна, Зардаби Азербайджана разновидности *erythrospermum*, сорт Карабах разновидности *provinciale*, а также их гибриды, полученные в Институте генетики и селекции АН Азербайджана (Д.А. Мамедов). В отличие от изученных внутривидовых гибридных комбинации, гибрид *erythrospermum* Зардаби × *provinciale* Карабах и его обратная комбинация скрещивания являются межвидовыми.

Исследования на томатах были выполнены на сортах Киевский 139, Ленинградский скороспелый, Cavalier, Fanal, Белый налив, Resista, Valiant, гетерозисные гибриды которых были получены в Азербайджанском НИИ овощеводства (З.К. Алиева).

Пробы для анализа растений пшеницы брались в фазе колошения, томата — в фазе цветения (2-й лист сверху).

Для цитофотометрических исследований материал фиксировали в смеси Карнуа (3 части этанола-ректификата: 1 часть ледяной уксусной кислоты). Фиксированный материал промывали 96% спиртом несколько раз по 25 мин до исчезновения запаха уксусной кислоты, а затем переводили в 70% спирт для хранения. В отличие от общепринятого объекта для цитофотометрирования — кончика корня — мы проводили опыты на листьях. Для выяснения оптимального срока гидролиза по интенсивности реакции Фельгена осуществлялись специальные методические работы. Было установлено, что оптимальное время гидролиза для интенсивной реакции Фельгена в листьях пшеницы составляет 12 мин (1 н HCI при $t = 60^{\circ}$ С), ядер листьев томата — 1 ч (5 н HCI при $t = 22^{\circ}$ С). После гидролиза листья окрашивали раствором Шиффа в течение 1,5—2 ч, промывали 3 раза сернистой кислотой, а затем проточной водой. Готовили давленые препараты в глицерин-желатине. Содержание комплекса ДНК-фуксина в ядрах определяли по длине волны $\lambda = 530$ нм.

Измерение содержания ДНК в ядрах растительных клеток на препаратах проводили таким образом, чтобы ядра вписывались в измерительный зонд. Определяли интегральную оптическую плотность ядра, пропорциональную общему количеству ДНК. В каждом варианте опыта фотометрировали 50–100 ядер. Содержание ДНК выражали в относительных единицах. В качестве эталона количества ДНК, соответствующего диплоидному хромосомному набору, использовали среднее из минимальных значений полученных показателей.

Митохондрии и хлоропласты выделяли методом дифференциального центрифугирования. Для определения содержания нуклеиновых кислот в хлоропластах и митохондриях использовали методы, описанные в работе В.Г. Конарева и С.Л. Тютерева [21].

Полученные данные представлены в виде средней арифметической с ошибкой [22].

Результаты исследования и их обсуждение

В первой серии исследований изучалось количество ДНК-фуксина у родительских форм и гибридов ${\rm F_1}$ пшеницы и томата, после чего были рассчитаны частоты распределения интерфазных ядер (табл. 1).

Гибриды пшеницы отличались по содержанию ДНК-фуксина от родительских форм. Так, если у гибридов к-47091 \times к-51647 и к-47091 \times к-53215 содержание ДНК в ядрах заметно увеличивалось, то у гибрида к-47091 \times

 κ -51549 этот прирост был незначительным. Эти данные согласуются с величиной гетерозисного эффекта. Например, у гибрида κ -47091 \times κ -53215 масса зерна с одного растения превышала средние показатели родительских форм на 16,7%, соответственно, содержание ДНК-фуксина в клеточном ядре этого же гибрида увеличивалось на 21,6%.

Таблица 1 / Table 1 Содержание ДНК в листьях гетерозисных гибридов пшеницы и томата и их родительских форм (X±x) / DNA content in the leaves of wheat and tomato heterotic hybrids and their parental forms (X±x)

	Сред ДНК-фукси Average de	Увеличение количества ДНК у гибридов по сравнению с		
Комбинация скрещивания / Crossing combinaion	P ₁	F ₁	P_2	родительскими сортами, % / Increasing the amout of DNA in the hybrids compared to the parental varieties, %
1	2	3	4	5
Пшеница (Wheat) Triticum	L. (Triticum a	estivum L., 7	riticum duru	um Desf.)
к-47091 × к-51647	0,356±0,010			19,5
к-47091 × к-53215	0,356±0,010	0,473±0,009		21,6
к-47091 × к-51549	0,356±0,010	0,369±0,010	$0,338\pm0,010$	6,3
erythrospermum Гюргяна × erythrospermum Зардаби / erythrospermum Gyurgyan × erythrospermum Zardabi	0,500±0,009	0,548±0,012	0,457±0,013	14,5
erythrospermum Зардаби × erythrospermum Гюргяна / erythrospermum Zardabi × erythrospermum Gyurgyan	0,457±0,013	0,527±0,015	0,500±0,009	10,1
erythrospermum Зардаби × lutescens 10 / erythrospermum Zardabi × lutescens 10	0,457±0,013	0,543±0,011	0,523±0,010	10,8
lutescens 10 × erythrospermum Зардаби / lutescens 10 × erythrospermum Zardabi	0,523±0,010	0,528±0,014	0,457±0,013	7,8
erythrospermum Зардаби × erythrospermum 9 / erythrospermum Zardabi× erythrospermum 9	0,457±0,013	0,542±0,010	0,480±0,012	15,7
erythrospermum 9 × erythrospermum Зардаби / erythrospermum 9 × erythrospermum Zardabi	0,480±0,012	0,528±0,012	0,457±0,013	12,7

Окончание табл. 1 / Table 1 (end)

1	2	3	4	5
erythrospermum Зардаби ×				
provinciale Kapaбax /	0.457+0.012	0.524+0.000	0.524+0.010	(0
erythrospermum Zardabi ×	0,457±0,013	0,524±0,009	0,524±0,010	6,8
provinciale Karabakh				
provinciale Карабах ×				
erythrospermum Зардаби /	0.524+0.010	0.520+0.010	0.457+0.012	7.6
provinciale Karabakh ×	0,524±0,010	0,528±0,010	0,457±0,013	7,6
erythrospermum Zardabi				
lutescens Бирлик × lutescens ФРГ /	0,411±0,009	0,563±0,012	0.470+0.015	27,7
lutescens Birlik × lutescens FRG	0,411±0,009	0,303±0,012	0,470±0,013	21,1
Томат (Том	ato) Lycopers	icon esculeti	ım L.	
Киевский 139 ×				
Ленинградский скороспелый /	0,077±0,005	0.125+0.000	0.075+0.005	64,5
Kievsky 139 × Leningradskiy	0,077±0,003	0,123±0,009	0,075±0,005	04,3
Skorospelyi				
Valiant × Ленинградский				
скороспелый /	0,106±0,010	0,151±0,009	0,075±0,005	67,8
Valiant × Leningradskiy Skorospelyi				
Белый налив × Resista /	0,098±0,005	0.191+0.010	0,148±0,009	56,1
Belyi Naliv × Resista	0,090±0,003	0,191±0,010	0,140±0,009	30,1
Cavalier × Fanal	0,092±0,005	$0,150\pm0,009$	$0,102\pm0,005$	55,7

У гибрида к-47091 \times к-51647 гетерозисный эффект был несколько ниже. Такая же закономерность наблюдалась и по количеству ДНК-фуксина в клеточном ядре этого гибрида. Содержание ДНК-фуксина в клеточных ядрах гибрида к-47091 \times к-51647 увеличивалось на 19,5% от среднего показателя родительских форм. Эффект гетерозиса по продуктивности зерна составил 14,6%. Гибрид к-47091 \times к-51549 по продуктивности зерна занимал промежуточное положение между родительскими формами. В ядрах этого гибрида количество ДНК-фуксина увеличивалось незначительно — на 6,6%. Увеличение количества ДНК-фуксина по сравнению с родительскими образцами отмечается и у остальных гибридных комбинаций пшеницы.

Гибриды томата резко отличались от своих исходных форм по степени гетерозисного эффекта и увеличению содержания ДНК-фуксина в ядрах. Все гибриды томата по продуктивности плодов с одного куста превосходили родительские формы на 38–64%. Содержание ДНК-фуксина в ядрах гибридов было также выше, чем у исходных форм: если в клеточном ядре сорта Киевский 139 содержалось 0,077 у.е. ДНК-фуксина, сорта Ленинградский скороспелый – 0,075 у.е., то у их гибрида – 0,125 у.е., т.е. гибрид отличался по среднему показателю от родительских форм на 65%. Такое же резкое отличие между гибридами и родительскими формами наблюдалось и в остальных гибридных комбинациях.

Наряду со средним содержанием ДНК цитофотометрические исследования дают возможность проанализировать синтетическую активность ДНК и охарактеризовать материал по эндомитотической активности клеток и онтогенетической изменчивости дозы генов. Практически у всех сортов томата

наблюдаются классы ядер только с содержанием ДНК 2c и 4c. Лишь у сортов Resista и Valiant отмечается незначительное количество ядер с повышенным содержанием ДНК. У гибридов томата отчетливо прослеживается появление новых классов ядер, характеризующихся высокой степенью эндополиплоидии, особенно ярко это проявляется у гибрида (Valiant \times Ленинградский скороспелый), у которого появляются ядра с содержанием ДНК около 12c. В то же время у всех гибридов томата количество ядер с содержанием ДНК 2c и 4c (ДНК находится в постсинтетической фазе репликации) меньше, чем у родительских сортов.

Высокое среднее содержание ДНК на ядро у гетерозисных гибридов томата было связано с появлением новых классов ядер, в которых количество ДНК составляет 4c-8c. У гибридов пшеницы такой плоидности ядер почти не обнаружено и среднее содержание ДНК увеличивалось благодаря клеткам с содержанием ДНК 2c-4c.

Во второй серии исследований изучалась активность синтеза нуклеиновых кислот в цитоплазматических органеллах гибридов пшеницы и томата в связи с гетерозисом (табл. 2).

Таблица 2 / Table 2 Содержание нуклеиновых кислот (на сухое вещество цитоплазматических органелл, мг%) в митохондриях и хлоропластах гибридов пшеницы и их родительских форм $(X\pm x)$ / Content of nucleic acids (per dry matter of cytoplasmic organells, mg%) in mitochondria and chloroplasts of wheat hybrids and their parental forms $(X\pm x)$

Разновидности,		охондрии / ochondria		Хлоропласты / Chloroplasts			
сорта, гибриды / Species, varieties, hybrids	PHK / RNA	ДНК / DNA	РНК/ДНК RNA/DNA	PHK / RNA	ДНК / DNA	РНК/ДНК/ RNA/DNA	
1	2	3	4	5	6	7	
lutescens ΦPΓ / lutescens FRG	1070,4±7,8	509,7±6,0	2,1	1426,2±6,9	306,9±1,2	4,7	
lutescens Бирлик / lutescens Birlik	1009,8±8,9	556,3±5,8	1,8	910,5±7,5	267,2±1,7	3,4	
lutescens ФРГ × lutescens Бирлик / lutescens FRG × lutescens Birlik	1948,3±14,2	750,1±4,1	2,6	2495,2±5,0	416,4±3,0	3,6	
lutescens Бирлик × lutescens ФРГ / lutescens Birlik × lutescens FRG	1617,3±8,7	910,9±6,8	1,8	1146,1±8,8	371,4±5,6	3,1	
lutescens КСИ / lutescens KSI	1324,4±9,7	318,9±1,2	4,2	1297,5±13,1	138,9±1,8	9,3	
lutescens ΦΡΓ × lutescens KCH / lutescens FRG × lutescens KSI	1134,1±8,1	779,6±5,8	1,5	1856,8±12,9	529,1±2,5	3,5	

		_				- ()
1	2	3	4	5	6	7
lutescens КСИ ×						
lutescens ΦPΓ /	1565 2 10 4	5541.70	2.0	1410 2 14 1	215 0 1 1 6	4.5
lutescens KSI ×	1565,2±10,4	554,1±7,0	2,8	1419,2±14,1	315,8±1,6	4,5
lutescens FRG						
Безостая 1 /	880,6±6,2	662,9±3,1	1,3	1149.5±6.8	246.3±1.2	4,7
Besostaya 1	000,0±0,2	002,9±3,1	1,5	1149,5±0,6	240,3±1,2	4,/
lutescens Бирлик ×						
Безостая 1 /	1415,0±11,5	900 0 1 9 7	10	1120 0 5 6	205 1 1 5	2.7
lutescens Birlik ×	1413,0±11,3	800,0±8,7	1,8	1138,8±5,6	305,1±1,5	3,7
Besostaya 1						
Безостая 1 ×						
lutescens Бирлик /	1245 0 0 1	(04.2).7.2	2.1	970 7 1 7 3	200 212 6	2.0
Besostaya 1 ×	1245,9±9,1	604,2±7,3	2,1	870,7±7,2	289,3±3,6	3,0
lutescens Birlik						

Окончание табл. 2 / Table 2 (end)

Изучение активности синтеза нуклеиновых кислот в связи с гетерозисом в цитоплазматических органеллах пшеницы показало, что в большинстве случаев гибриды характеризовались увеличением содержания РНК и ДНК в сравнении с исходными сортами. Так, гибриды lutescens ФРГ × lutescens Бирлик на 87%, lutescens Бирлик × lutescens ФРГ на 55%, lutescens КСИ × lutescens ФРГ на 31% по синтезу РНК превосходили средний показатель родителей. Такое же резкое различие между гибридами (lutescens ФРГ × lutescens Бирлик, lutescens Бирлик × lutescens ФРГ, lutescens ФРГ × lutescens КСИ, lutescens Бирлик × Безостая 1 и др.) и родительскими формами наблюдалось и по содержанию митохондриальной ДНК. Исключение составил лишь гибрид Безостая 1 × Бирлик, который занимал по этому показателю среднее положение в сравнении с исходными формами.

Активация синтеза нуклеиновых кислот митохондрий свидетельствует о том, что энергообеспечение за счет митохондриальной системы у гетерозисных гибридов пшеницы более высокое, чем у родительских сортов. Определенной закономерности по содержанию хлоропластной РНК у гибридов пшеницы не отмечено. В одних случаях гибриды характеризовались активацией синтеза (lutescens ФРГ × lutescens Бирлик, lutescens ФРГ × lutescens КСИ), в других – уступали исходным компонентам (lutescens Бирлик × lutescens ФРГ, lutescens КСИ × lutescens ФРГ, lutescens Бирлик × Безостая 1, Безостая 1 × lutescens Бирлик). Однако все изученные гибридные комбинации пшеницы по количеству хлоропластной ДНК превосходили родительские сорта.

Содержание РНК в митохондриях у всех гибридных форм томата, за исключением Valiant × Ленинградский скороспелый, было несколько выше, чем у их родителей (табл. 3). Лучшим гибридом по этому показателю оказался Белый налив × Resista. Самый высокий уровень ДНК был у сортов Белый налив и Valiant, самый низкий – у сорта Cavalier. Характерно, что все гибридные комбинации превосходили своих родителей по содержанию

митохондриальной ДНК: Valiant \times Ленинградский скороспелый и Cavalier \times Fanal примерно на 30-35%, а Киевский $139\times$ Лениградский скороспелый и Белый налив \times Resista почти на 10%.

По содержанию ДНК в митохондриях выделяется гибрид Valiant × Ленинградский скороспелый. Затем величина этого показателя убывает в ряду: Белый налив × Resista, Cavalier × Fanal, Киевский 139 × Лениградский скороспелый. Однако соотношение РНК/ДНК у последнего гибрида было самым высоким и убывало в обратной последовательности по сравнению с содержанием ДНК в митохондриях. Такой характер содержания РНК и ДНК и их соотношение могут указывать на высокий синтез функциональных компонентов митохондрий у гибридов Киевский 139 × Ленинградский скороспелый и Cavalier × Fanal. Очевидно, у этих форм существенный вклад в общий энергетический потенциал клетки вносит митохондриальная система энергообразования.

Таблица 3 / Table 3 Содержание нуклеиновых кислот (на сухое вещество цитоплазматических органелл, мг%) в митохондриях и хлоропластах гибридов томата и их родительских форм (X±x) / Content of nucleic acids (per dry matter of cytoplasmic organells, mg%) in mitochondria and chloroplasts of tomato hybrids and their parental forms (X±x)

		охондрии /		Хлоропласты /			
	Mito	ochondria		Cl	nloroplasts		
Сорта, гибриды / Varieties, hybrids	PHK / RNA	ДНК / DNA	РНК/ДНК RNA/DNA	PHK / RNA	ДНК / DNA	РНК/ДНК RNA/DNA	
Киевский 139 / Kievsky 139	2728,5±16,8	128,9±0,2	21,2	1174,7±5,3	233,6±1,1	5,0	
Ленинградский скороспелый / Leningradskiy Skorospelyi	2603,7±23,7	129,2±0,3	20,2	1025,6±6,3	237,6±1,2	3,7	
Киевский 139 × Ленинградский скороспелый / Kievsky 139 × Leningradskiy Skorospelyi	3186,7±81,7	142,7±2,6	22,3	1814,2±2,2	271,5±3,6	6,7	
Valiant	3181,0±7,0	171,3±1,0	18,6	1288,9±9,3	135,2±0,6	9,5	
Valiant × Ленинградский скороспелый / Valiant × Leningradskiy Skorospelyi	3132,1±113,3		13,5	1481,1±6,8		9,6	
Белый налив / Belyi Naliv	3019,9±12,2			2382,9±8,0		19,6	
Resista	3016,5±13,3	154,6±1,2	19,5	3215,5±8,9	256,4±1,5	12,5	
Белый налив × Resista / (Belyi Naliv × Resista	3337,5±23,8		16,2	2388,4±9,1	187,5±1,9	12,7	
Cavalier	1918,0±12,0	92,4±0,2	20,8	1558,5±14.9	111,1±2,5	14,0	
Fanal	1887,5±7,8		15,0	1572,0±8,7		12,1	
Cavalier × Fanal	$3210,1\pm55,4$	$166,1\pm3,1$	19,3	2052,8±17,3	$ 214,5\pm0,8 $	9,6	

Изучение генетического материала хлоропластов позволило установить, что самым высоким содержанием РНК характеризуются сорта Resista и Белый налив, у которых оно в 1,5-2 раза выше, чем у остальных сортов. Несмотря на то, что у гибрида Белый налив \times Resista самый высокий уровень РНК, лишь у этого гибрида он не превышает исходной величины родителей. У остальных гибридов происходит увеличение РНК по сравнению с родительскими сортами, причем процент этого увеличения самый высокий у гибрида Киевский $139 \times$ Ленинградский скороспелый -54,4%.

Определение содержания ДНК в хлоропластах показало, что у гибридных форм, за исключением Cavalier × Fanal, оно занимает промежуточное положение между уровнями, характерными для родительских сортов, или тяготеет к уровню лучшего по этому показателю родителя. Содержание хлоропластной ДНК было самым высоким у гибрида Киевский 139 × Ленинградский скороспелый, однако оно не превышало лучший по этому показателю родительский сорт Ленинградский скороспелый, у которого отмечено наивысшее содержание хлоропластной ДНК среди всех исследованных сортов и гибридов. По содержанию хлоропластной ДНК следует также отдать предпочтение сортам Киевский 139 и Resista, у которых оно было велико и в 1,5–2 раза превосходило уровень этого компонента у других сортов. Лишь при скрещивании сортов Cavalier и Fanal у гибрида отмечается существенное увеличение содержания хлоропластной ДНК по сравнению с родительскими сортами.

Расчет отношения хлоропластной РНК/ДНК томата показывает снижение этого показателя в хлоропластах по сравнению с митохондриальным и общеклеточным пулом. Вероятно, в хлоропластах на изученной стадии онтогенеза все активные биосинтетические процессы затухают; весь биосинтез направлен на поддержание уже существующего равновесия. Сравнение этого показателя между сортами и гибридами показывает, что у сорта Белый налив он является максимальным; это может указывать на достаточную высокую скорость биосинтетических процессов этого сорта на данном этапе онтогенетического развития.

У сортов Resista, Cavalier, Fanal и Valiant значение этих отношений близки. Самая низкая величина этого отношения, как и содержание РНК, у сорта Ленинградский скороспелый. Это свидетельствует о том, что у данного сорта наиболее активный этап биосинтеза в хлоропластах, возможно, уже пройден, и на данной фазе онтогенеза идут минимальные биосинтетические процессы. Тем не менее, судя по содержанию хлоропластной ДНК, потенциальные возможности этого сорта максимальны, но реализуются, возможно, на более ранних стадиях развития. Невысокой величиной отношения РНК/ДНК в хлоропласте характеризуется и сорт Киевский 139, а вот у гибрида Киевский 139 × Ленинградский скороспелый величина этого отношения возрастает за счет того, что у него более чем на 50% увеличивается содержание РНК в хлоропластах. Это может указывать на более активную рабо-

ту хлоропластной системы у гибрида на данном этапе развития. У гибрида Cavalier × Fanal, возможно, еще не достигнуто максимальное проявление биосинтетических процессов, так как значительно увеличивается содержание РНК и ДНК в хлоропластах по сравнению с исходными родительскими сортами, но на данном этапе онтогенеза РНК/ДНК ниже, чем у родителей.

Заключение

Цитофотометрические исследования ядер клеток молодых верхушечных листьев показали, что гетерозисные гибриды томата и пшеницы характеризуются увеличением содержания ДНК-фуксина. Высокое содержание ДНК у гетерозисных гибридов томата было связано с появлением новых классов ядер с содержанием ДНК 4с-8с, у гибридов пшеницы – благодаря клеткам с содержанием ДНК 2с-4с. Можно предположить, что увеличение среднего содержания ДНК в ядрах клеток листьев гетерозисных гибридов томата, имеющих относительно малые размеры генома и склонность к полиплоидизации, происходит в основном за счет эндополиплоидии, а гибридов пшеницы – за счет роста доли клеток, находящихся в постсинтетическом периоде. Увеличение среднего количества ДНК на ядро у гетерозисных гибридных растений происходит, по-видимому, за счет эндополиплоидии, дифференциальной репликации ДНК и амплификации отдельных генов. При этом у гетерозисных гибридов томата отмечается активация синтеза генетического материала в митохондриях, что, вероятно, способно стать предпосылкой для высокой скорости энергетических и пластических процессов в этих органеллах у гибридных комбинаций. У пшеницы отмечается активация и митохондриальной, и хлоропластной генетических систем.

Литература

- 1. *Kumar Sanjeev, Sharma J.K.* Heterosis for yield and some physiological traits of rice (*Oryza sativa* L.) under mid-hills of Himachal Pradesh // Himachal Journal of agricultural research. India. 2008. Vol. 34, № 1. P. 1–6.
- 2. Chandel K.S., Sharma V.K., Pathania N.K., Gautam A.S., Kataria R.K. Heterosis studies for root yield and quality traits of radish (Raphanus sativus L.) // Himachal Journal of agricultural research. India. 2008. Vol. 34, № 1. P. 39–42.
- 3. *Yuan L.P.* The second generation of hybrid rice in China. Sustainable rice production for food security // Proc. of the 20th Session of the International Rice Commission. Beijing, 2003. P. 117–121.
- 4. *Rhonda C. Meyer, OttóTörjék, Martina Becher, Thomas Altmann.* Heterosis of Biomass Production in Arabidopsis. Establishment during Early Development // Plant Physiol. 2004. Vol. 134, № 4. P. 1813–1823.
- 5. *Гончарова Ю.К.* Наследование признаков, определяющих физиологический базис гетерозиса у гибридов риса // Сельскохозяйственная биология. 2010. № 5. С. 72–78.
- 6. *Karlberg Anna*. Molecular Analysis of Factors Regulating Wood Formation and Seasonal Growth Cycles in Hybrid Aspen // Doctoral Thesis Swedish University of Agricultural Sciences Umeå. 2011. P. 1–70.

- 7. Hoecker N., Keller B., Piepho H.P., Hochholdinger F. Manifestation of heterosis during early maize (Zeamays L.) root development // Theor. Appl. Genet. 2005. № 12. P. 421–429.
- 8. Paschold A., Marcon C., Hoecker N., Hochholdinger F. Molecular dissection of heterosis manifestation during early maize root development // Theor Appl Genet. 2010. Vol. 120, № 2. P. 383–388.
- 9. Michael Groszmanna, Ian K. Greavesa, Zayed I. Albertynd, Graham N. Scofielda, William J. Peacocka, Elizabeth S. Dennisa. Changes in 24-nt siRNA levels in Arabidopsis hybrids suggest an epigenetic contribution to hybrid vigor // PNAS Early Edition. 2010. P. 1–6. www.pnas.org/ lookup/ suppl/ doi:10.1073/ pnas.1019217108/-/DCSupplemental.
- 10. *Бахтин Д.С.* Изменчивость и наследование площади листовой поверхности у родительских сортов и гибридов ярового ячменя в условиях Красноярской лесостепи : автореф. дис. . . . канд. с.-х. наук. Красноярск , 2012. 20 с.
- 11. *Никитина В.И., Бахтин Д.С.* Изменчивость и наследование сухой биомассы растения у родительских сортов и гибридов ярового ячменя в условиях Красноярской лесостепи // Вестник КрасГАУ. 2011. № 11. С. 92—97.
- 12. *Азизов И.В.* Особенности фотохимических реакций в хлоропластах пшеницы различной урожайности // Научные труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1988. № 3. С. 4–10.
- 13. *Вайшля О.Б.* Факторный анализ показателей фотосинтеза, дыхания и продуктивности у гетерозисных гибридов и родительских линий *Pisum sativum* L. // Исследовано в России (электронный журнал). 2004. № 15. С. 144–163. URI: http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2004/015.
- 14. *Gui Sheng Song, Hong Li Zhai, Yng Gang Peng, Lei Zhang, Gang Wei et. al.* Comparative Transcriptional Profiling and Preliminary Study on Heterosis Mechanism of Super-Hybrid Rice // Mol. Plant. 2010. Vol. 3, № 6. P. 1012–1025.
- 15. Altmann T., Ebert B., Kusterer B., Jan L., Riewe D., Schmidt R., Steinfath M. Molecular and genetic analysis of biomass-heterosis in Arabidopsis thaliana // Proc. Int. Conf. on heterosis in plant «Genetic and molecular causis and optimal exploitation in breeding». Stuttgart, 2009. P. 29.
- 16. Bao J., Lee S., Chen C., Zhang X., Yu C., Hu S. Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its parental cultivars // Plant Physiol. 2005. Vol. 138, № 3. P. 1216–1231.
- 17. Meitzel T., Radchuk R., Link W., Weber H. Molecular physiology and genetics of seed heterosis in the model Viciafaba L. // Proc. Int. Conf. on heterosis in plant «Genetic and molecular causis and optimal exploitation in breeding». Stuttgart, 2009. P. 32.
- 18. *Алиев Р.Т.* Изменение соотношения фракций повторяющихся последовательностей в геномах растений при гетерозисе // Генетика. 1993. Т. 29, № 6. С. 990–994.
- 19. *Gepts P.* A comparison between Crop Domestication, Classical Plant Breeding and Genetic Engineering // Crop Science. 2002. Vol. 42, № 6. P. 1780–1790.
- 20. Asins M.J. Present and future of quantitative trait locus analysis in plant breeding // Plant Breeding. 2002. Vol. 121, № 4. P. 281–291.
- 21. Конарев В.Г., Тютерев С.Л. Методы биохимии и цитохимии нуклеиновых кислот растений: научные труды ВИР. Л., 1970. С. 5–202.
- 22. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами стат. обработки результатов исслед.). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.

Авторский коллектив:

Мамедова Афет Дадаш – доцент, канд. биол. наук, в.н.с. отдела физиологии растений Института Генетических Ресурсов НАН Азербайджана (г. Баку, Респ. Азербайджан).

E-mail: afet.m@mail.ru

Алиев Рамиз Таги – профессор, д-р биол. наук, зав. отделом физиологии растений Института Генетических Ресурсов НАН Азербайджана (г. Баку, Респ. Азербайджан).

E-mail: aramiz@box.az

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 136–149

Afet D. Mamedova, Ramiz T. Aliyev

Department of Plant Physiology, Genetic Resources Institute of the Azerbaijan National Academy of Sciences, Baku, Azerbaijan.

E-mail: afet.m@mail.ru, aramiz@box.az

Studying the activity of genetic material synthesis in cell nuclei and cytoplasmic organells in crops due to heterosis

The aim of our research was to study the DNA content in the nuclei heterotic hybrids of wheat and tomato and their parental forms using a cytophotometry method, as well as to identify the changes in functional activity of the genetic apparatus in the cytoplasmic organelles (mitochondria, chloroplasts).

Objects of research: wheat (12 combinations) (Triticum aestivum L., Triticum durum Desf.) and tomato (*Lycopersicon esculentum* L. - 4 combinations). We took samples for analysis from wheat plants during earing phase, from tomato-during flowering (the 2nd leaf on the top). On the basis of measuring the content of nucleic acids in nuclei, mitochondria and chloroplasts, we evaluated the features of restructuring the hereditary apparatus in heterotic hybrids, in comparison with the parental forms. Cytophotometric studies of cell nuclei of young upper leaves showed that wheat (by 6.3-27.7%) and tomato (by 55.7-67.8%) heterotic hybrids were characterized by an increase in the content of DNA-fuchsin in cell nuclei. A high DNA content per nucleus in heterotic tomato hybrids was connected with the emergence of new classes of nuclei containing DNA 4c-8c and wheat hybrids- due to the cells containing DNA 2c-4c. We can assume that the increase in the average DNA content in the cell nuclei of the leaves of tomato heterotic hybrids having relatively small genome size and tendency to polyploidy occurs mainly due to endopolyploidy and of wheat hybrids-due to increasing the proportion of cells in the postsynthetic period. Increasing the average DNA amount per nucleus in heterotic hybrids occurs, apparently, due to endopolyploidy, differential DNA replication and amplification of individual genes. Additionally, heterotic tomato hybrids are marked by activation of the genetic material synthesis in mitochondria, which may become a prerequisite for a high speed of energetic and plastic processes in these organells in hybrid combinations and can result in a high heterosis effect. Wheat is characterized by activation of both mitochondrial and chloroplast genetic systems.

The article contains 3 tables, 22 ref.

Key words: heterosis; *Triticum aestivum* L.; *Triticum durum* Desf.; *Lycopersicon esculentum* L.; cytophotometric method; poliploidization.

References

- Kumar Sanjeev, Sharma JK. Heterosis for yield and some physiological traits of rice (Oryza sativa L.) under mid-hills of Himachal Pradesh. Himachal Journal of Agricultural Research. 2008;34(1):1-6.
- Chandel KS, Sharma VK, Pathania NK, Gautam AS, Kataria RK. Heterosis studies for root yield and quality traits of radish (*Raphanus sativus* L.). *Himachal Journal of agricultural* research. 2008;34(1):39-42.
- Yuan LP. The second generation of hybrid rice in China. In: Sustainable rice production for food security. Proc. of the 20th Session of the International Rice Commission. Beijing. 2003:117-121.
- Meyer RC, Ottó Törjék, Martina Becher, Thomas Altmann. Heterosis of Biomass Production in Arabidopsis. Establishment during Early Development. *Plant Physioloy*. 2004;134(4):1813-1823. doi: 10.1104/pp.103.033001
- 5. Goncharova YuK. Iheritance of determinants specific for physiological heterosis basis in rice hybrids. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya Agricultural Biology*. 2010;5:72-78.
- 6. Karlberg A. Molecular analysis of factors regulating wood formation and seasonal growth cycles in hybrid aspen [Doctoral Thesis Swedish University of Agricultural Sciences]. Umeå: Dept. of Forest Genetics and Plant Physiology, Swedish University of Agricultural Sciences; 2011. 70 p.
- 7. Hoecker N, Keller B, Piepho HP, Hochholdinger F. Manifestation of heterosis during early maize (*Zea mays* L.) root development. *Theor. Appl. Genet.* 2006;112(3):421-429.
- Paschold A, Marcon C, Hoecker N, Hochholdinger F. Molecular dissection of heterosis manifestation during early maize root development. *Theor. Appl. Genet.* 2010;120(2):383-388. doi: 10.1007/s00122-009-1082-6
- Groszmanna M, Greavesa IK, Albertynd ZI, Scofielda GN, Peacocka WJ, Dennisa ES. Changes in 24-nt siRNA levels in Arabidopsis hybrids suggest an epigenetic contributionto hybrid vigor. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2010;108(6):2617-2622. doi: 10.1073/pnas.1019217108
- 10. Bakhtin DS. Izmenchivost' i nasledovanie ploshchadi listovoy poverkhnosti u roditel'skikh sortov i gibridov yarovogo yachmenya v usloviyakh Krasnoyarskoy lesostepi [Variability and inheritance of leaf area in the parental varieties and hybrids of spring barley in the conditions of Krasnoyarsk forest] [CandSci. Dissertation Abstract, Agriculture]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Agrarian University; 2012. 20 p. In Russian
- 11. Nikitina VI, Bakhtin DS. Variability and inheritance of the dry biomass of plants at parental grades and hybrids of summer barley in the conditions of Krasnoyarsk foreststeppe. Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2011;11:92-97. In Russian
- 12. Azizov IV. Osobennosti fotokhimicheskikh reaktsiy v khloroplastakh pshenitsy razlichnoy urozhaynosti [Features of photochemical reactions in the chloroplasts of different wheat yields]. *Nauchn. Trudy po prikl. bot., gen. i selektsii* [Proceedings of Applied Botany, Genetics and Selection]. Leningrad. 1988;3:4-10. In Russian
- 13. Vaishlya OB. Faktornyy analiz pokazateley fotosinteza, dykhaniya i produktivnosti u geterozisnykh gibridov i roditel'skikh liniy *Pisum sativum* L. [Factor analysis of parameters of photosynthesis, respiration and growth of heterotic hybrids and parental lines of *Pisum sativum* L.]. *Issledovano v Rossii* (Elektronnyy zhurnal). 2004;15:144-163. Available at: http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2004/015. In Russian
- 14. Gui Sheng Song, Hong Li Zhai, Yng Gang Peng, Lei Zhang, Gang Wei et al. Comparative transcriptional profiling and preliminary study on heterosis mechanism of super-hybrid rice. *Mol. Plant.* 2010;3(6):1012-1025. doi: 10.1093/mp/ssq046
- 15. Altmann T, Ebert B, Kusterer B, Jan L, Riewe D, Schmidt R, Steinfath M. Molecular and genetic analysis of biomass-heterosis in Arabidopsis thaliana. In: Genetic and molecular

- causis and optimal exploitation in breeding. Proc. Int. Conf. on heterosis in plant. Stuttgart. 2009. p. 29.
- Bao J, Lee S, Chen C, Zhang X, Yu C, Hu S. Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its parental cultivars. *Plant Physiol.* 2005;138(3):1216-1231. doi: 10.1104/pp.105.060988
- 17. Meitzel T, Radchuk R, Link W, Weber H. Molecular physiology and genetics of seed heterosis in the model *Viciafaba* L. In: *Genetic and molecular causis and optimal exploitation in breeding*. Proc. Int. Conf. on heterosis in plant. Stuttgart. 2009. p. 32.
- 18. Aliyev R.T. The changes of repeated sequences factions in plant genomes under heterosis. *Journal of Genetics*. Moscow. 1993;29(6):990-994.
- 19. Gepts P. A comparison between Crop Domestication, Classical Plant Breeding and Genetic Engineering. *Crop Science*. 2002;42(6):1780-1790. doi: 10.2135/cropsci2002.1780
- 20. Asins MJ. Present and future of quantitative trait locus analysis in plant breeding. *Plant Breeding*. 2002;121(4):281-291. doi: 10.1046/j.1439-0523.2002.730285.x
- 21. Konarev VG, Tyuterev SL. Metody biokhimii i tsitokhimii nukleinovykh kislot rasteniy [Methods of biochemistry and cytochemistry of nucleic acids in plants]. Leningrad: Nauchnye trudy VIR Publ.; 1970. 202 p. In Russian
- 22. Dospekhov BA. Metodika polevogo opyta [Method of field experience]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1985. 351 p. In Russian

Received 14 February 2014; Revised July 5 2014; Accepted 27 August 2014

Mamedova AD, Aliyev RT Studying the activity of genetic material synthesis in cell nuclei and cytoplasmic organells in crops due to heterosis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):136-149. In Russian, English summary

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.143.6:635.21

А.Н. Дерябин, Т.И. Трунова

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

Морфофизиологические и биохимические характеристики растений картофеля, экспрессирующих ген SUC2 инвертазы Saccharomyces cerevisiae, при выращивании in vitro

Исследовано влияние экспрессии целевого гена suc2, кодирующего внеклеточную инвертазу дрожжей Saccharomyces cerevisiae (апопластный вариант локализации фермента), на морфофизиологические и биохимические показатели трансформированных растений картофеля в процессе их роста и развития в условиях in vitro. По сравнению с контрольными (нетрансформированными) растениями картофеля (Solanum tuberosum L., cv. Désirée) трансформанты в период вырашивания на среде Мурасиге и Скуга, содержавшей 2% сахарозы, более активно поглошали из питательной среды осмотически активные соединения (главным образом, сахарозу). Хроматографический анализ показал преобладание в листьях исследуемых растений метаболически активных форм сахаров: глюкозы и фруктозы, а также сахарозы. Повышенная активность кислой инвертазы у трансформантов, по сравнению с контролем, способствовала большему накоплению сахаров в апопласте (фруктозы), листьях (глюкозы, сахарозы) и особенно в корнях (глюкозы). Установлен ростингибирующий эффект сахаров – трансформанты обладали пониженными ростовыми и весовыми параметрами (длина побега, число междоузлий, свежая масса корней и листьев) и большей обводненностью тканей. Морфометрические и физиолого-биохимические различия между линиями обсуждаются с позиции физиологической роли сахаров и апопластной инвертазы в процессах роста и развития растений.

Ключевые слова: Saccharomyces cerevisiae; Solanum tuberosum L.; anonласт; ген suc2; инвертаза; культура in vitro; осмотический потенциал; сахара.

Введение

Картофель (Solanum tuberosum subsp. tuberosum) является важнейшей пищевой и технической культурой не только в нашей стране, но и во всем мире. В настоящее время его выращивают более чем в 100 странах мира, однако примерно 40% мирового производства сосредоточено в Индии, Китае и Российской Федерации. В процессе вегетации картофель способен накапливать вирусную инфекцию, резко снижающую урожайность клубней.

Однако в мире существует система безвирусного семеноводства, основанная на получении в условиях *in vitro* безвирусных растений и клубневого потомства [1–3]. Увеличение количества оздоровленного материала осуществляется через оптимизацию условий микроразмножения растений [4], в том числе углеводного состава среды выращивания [5]. При приготовлении питательных сред для микроклонального размножения растений в качестве углеводного компонента чаще всего применяют дисахарид сахарозу в концентрации 2–4%. Это связано с тем, что *in vivo* именно сахароза является преобладающей транспортной формой сахаров во флоэме. Однако в клетках растений сахароза не может быть использована непосредственно для обменных процессов. Предварительно молекула сахарозы должна вступить в необратимую реакцию гидролиза, которую катализирует, в частности, ключевой фермент углеводного метаболизма β-Фруктофуранозидаза (инвертаза, К.Ф. 3.2.1.26) с образованием двух нефосфорилированных молекул гексоз – глюкозы и фруктозы.

В растениях идентифицированы следующие формы фермента: 1) кислая растворимая инвертаза, локализованная в вакуоли (вакуолярная инвертаза); 2) кислая нерастворимая инвертаза, находящаяся в апопласте (апопластная инвертаза); 3) щелочная или нейтральная инвертаза, представленная растворимыми белками, локализованными в цитоплазме (в основном), а также в митохондриях и ядре (цитоплазматическая инвертаза) [6, 7]. Инвертаза задействована в модификации внутриклеточного состава и соотношения растворимых сахаров в различных компартментах клетки, обеспечении гексозами энергетических процессов роста и развития растений [6]. Принимая во внимание непосредственный контакт корневой системы пробирочных растений с питательной средой, можно сказать, что важное значение имеет апопластная инвертаза, катализирующая гидролиз сахарозы, находящейся в свободном пространстве клеток (апопласте) [3]. Полагают, что основными функциями апопластной инвертазы являются контроль уровня сахарозы в апопласте, транспорта сахарозы через плазмалемму, а также регуляция флоэмной разгрузки [6]. Установлено, что в условиях *in vivo* изменение активности апопластной инвертазы и, как следствие, внутриклеточной концентрации растворимых сахаров у растений оказывает влияние на экспрессию генов, задействованных в усилении/ослаблении пути биосинтеза белков, липидов, органических кислот и других метаболитов [8].

В связи с этим научный интерес представляет линия растений картофеля с модифицированным углеводным метаболизмом, вызванным интеграцией в геном целевого гена *suc2*, кодирующего инвертазу *Saccharomyces cerevisiae* и находящегося под контролем промотора пататина *B33* класса 1 (апопластный вариант локализации фермента). Использование гена *suc2* в качестве целевого обусловлено тем, что инвертаза дрожжей чужеродна для картофеля, в связи с чем ее активность не подавляется растительными ингибиторами [9]. Кроме того, по сравнению с растительными инвертазами

оптимум активности инвертазы S. cerevisiae находится в более широком диапазоне рН. Интересы ученых, работавших с этой линией картофеля, были направлены на изучение функциональной активности кодируемого геном suc2 белка инвертазы в условиях гетерологичной экспрессии и вызываемых им изменений в углеводном метаболизме и процессе клубнеобразования. Установлено, что растения, трансформированные геном инвертазы дрожжей, по сравнению с контрольными (нетрансформированными) растениями, имели сниженный порог концентрации (1–2%) сахарозы, необходимой для инициации клубнеобразования in vitro [10], повышенную активность кислых инвертаз и более высокое содержание сахаров (преимущественно глюкозы) в клубнях [11, 12]. Листья трансформантов характеризовались низкой скоростью фотосинтеза [13], высокой активностью кислых инвертаз, повышенным содержанием сахаров и пониженной чувствительностью к гипотермии [14–16] и окислительному стрессу, вызванному паракватом [17]. Мы предположили, что вызванные деятельностью дополнительной апопластной инвертазы дрожжей изменения состава внутриклеточных сахаров должны отразиться на росте и развитии трансформантов картофеля в условиях іп vitro. В связи с этим цель данного исследования состояла в изучении влияния конститутивной экспрессии целевого гена suc2 инвертазы дрожжей S. cerevisiae (апопластный вариант локализации фермента) на некоторые морфофизиологические и биохимические показатели трансформированных растений картофеля, выращиваемых в условиях in vitro.

Материалы и методики исследования

Объектом исследования служили растения картофеля среднеспелого сорта Дезире (Solanum tuberosum L. cv. Désirée) (далее обозначены как WTрастения) и созданная на их основе линия, трансформированная вектором, содержащим ген *suc2*, находящийся под контролем *B33*-промотора пататина класса 1 (далее обозначены как ВЗЗ-іпу-растения). При конструировании трансгена использовался фрагмент Asp718/SalI из PI-3-INV плазмиды, содержащий ген suc2 дрожжей S. cerevisiae, кодирующий зрелый белок инвертазы, соединенный с последовательностью сигнального пептида ингибитора протеиназы II картофеля, обеспечивающей апопластную локализацию фермента [9]. Поскольку пататин класса 1 – главный запасной белок в клубнях картофеля, то ВЗЗ промотор осуществлял преимущественно клубнеспецифичную экспрессию контролируемого им гена [18]. Определение активности В33-промотора в различных вегетативных органах трансформированных растений картофеля подтвердило его высокую тканеспецифичность, но также выявило ограниченную активность пататинового промотора в корнях и листьях [14, 19].

Растения-регенеранты были селектированы на среде Мурасиге и Скуга [20], содержащей канамицин, и проверены на экспрессию трансгена мето-

дом Northern блот-гибридизации в Max Planck Institute of Molecular Plant Physiology (Potsdam-Golm, Германия) [12, 21]. Наши последующие эксперименты подтвердили активную экспрессию целевого гена *suc2* в геноме *B33-inv*-растений и показали, что синтезируемый им белок инвертазы дрожжей *S. cerevisiae*, благодаря наличию лидерного пептида ингибитора протеиназы II картофеля, транспортируется в апопласт, присутствует в этом компартменте в растворимой форме, слабо адсорбируясь на клеточной стенке, и проявляет высокую ферментативную активность [13–16, 22].

Растения картофеля размножали микрочеренкованием на стеблевые черенки с одной пазушной почкой и листом и выращивали в жидкой питательной среде на фильтровальных мостиках в пробирках (диаметр 13 мм), уплотненных ватно-марлевыми пробками, в камере Фитотрона ИФР РАН при температуре 22°С и 16-часовом световом дне при освещённости 100 µмоль квантов/м²·с (лампы L80W OSRAM, Россия) в течение 4–5 недель. Каждая пробирка содержала один стеблевой черенок и 9,0 мл питательной среды. Для размножения растений использовали безгормональную питательную среду на минеральной основе по прописи Мурасиге и Скуга (далее МСсреда), дополненную 2% сахарозы и витаминами B_1 , B_6 (по 0,5 мг/л) и инозитом (60 мг/л), рН 5,8. Для скрининга питательных сред, оптимальных для роста и развития B33-inv-растений, также использовали МС-среду, дополненную 2% глюкозы или 2% фруктозы. Материалом для биохимических исследований служили жидкая питательная среда, корни растений и листья из среднего яруса побега.

Осмоляльность питательной среды измеряли криоскопическим методом, используя осмометр Osmomat 030 «Gonotec» (Германия). Метод основан на понижении точки замерзания растворов по сравнению с точкой замерзания чистого растворителя. Объем одной пробы питательной среды составлял 50 мкл, биологическая повторность 4-кратная. Полученные значения переводили в осмотический потенциал ($\Psi_{\text{осм}}$, МПа) согласно уравнению регрессии: $\Psi_{\text{осм}} = 0,0024 \times x + 0,0105$, где x -осмоляльность, мОсмоль/кг [23].

Выделение различных фракций инвертаз из корней и листьев проводили, как описано ранее [14]. Об активности фермента судили по количеству глюкозы, образовавшейся при гидролизе сахарозы в инкубационной среде, содержавшей 0,2 мл фракции фермента и 0,3 мл буфера с сахарозой (конечная концентрация сахарозы составляла 150 мМ). Для определения активности кислой (вакуолярной или апопластной) инвертазы инкубационная среда включала ацетатный буфер (рН 4,7), а для определения активности щелочной/нейтральной (цитоплазматической) инвертазы — фосфатно-цитратную буферную смесь (рН 7,5). Активность фермента выражали в мкмоль глюкозы, образовавшейся при гидролизе сахарозы в инкубационной среде за 1 час в расчете на объём навески, взятой для анализа.

Апопластную жидкость из листьев получали по методу Hon et al. [24]. Для этого навеску листьев без черешков массой 0,8–1,0 г отделяли от 10–16 рас-

тений и помещали в пробирку с 30 мл 20 мМ фосфатного буфера (рН 4,94), дополненного 1 мМ EDTA, 1 мМ дитиотреитола и 0,1 мМ фенилметилсульфонил флуорида. С помощью вакуумного насоса проводили инфильтрацию. Под действием создаваемого насосом вакуума воздух удалялся из внутренних полостей листьев, а после выравнивания атмосферного давления межклетники заполнялись буферным раствором. После инфильтрации листья подсушивали, располагая между листами фильтровальной бумаги, и помещали в пробирку с отверстием на дне, которую, в свою очередь, размещали внутри цетрифужной пробирки большего диаметра. Центрифугирование проводили при 1500g в течение 15 мин. Режим центрифугирования был подобран в предварительных опытах и гарантировал отсутствие цитоплазматического загрязнения в апопластной жидкости.

Качественный состав углеводов в листьях определяли методом газожид-костной хроматографии на хроматографе Кристалл 5000.1 фирмы «Хроматек» (Россия), получая из лиофильно высушенного экстракта триметилсилильные производные сахаров [25]. В качестве внутреннего стандарта использовали α-метил-D-маннозид («Метск», Германия). В работе применяли капиллярную колонку ZВ-5, 30 м, 0,32 мм, 0,25 мкм фирмы «Рhenomenex» (США) и температурную программу от 130 до 270°С со скоростью 5–6 град/мин. В качестве метчиков использовали D-фруктозу, D-глюкозу, D-инозит, D-сахарозу, D-раффинозу фирмы «Sigma» (США).

Содержание фруктозы определяли по методу Рое, основанному на реакции кетоз с резорцином, с последующим пересчётом содержания сахарозы [26]. Содержание глюкозы определяли глюкозооксидазным методом, используя набор реагентов «Агат-глюкоза» (ООО «Агат-Мед», Россия).

Статистическую обработку данных проводили в программе T-tests («ISI», США) и визуализировали при помощи графического математического пакета Microcal Origin («Microcal Software Inc.», США). На рисунках и в таблицах представлены среднеарифметические значения типичного опыта и их стандартные ошибки. В работе обсуждаются различия, статистически значимые при 95%-ном уровне.

Результаты исследования и обсуждение

Культивируемые *in vitro* растения картофеля находятся в строго контролируемых по параметрам внешней среды условиях и представляют удобную модель для научных исследований, в силу возможности направленной модификации факторов выращивания. Установлено, что качественный и количественный состав компонентов, входящих в питательную среду, напрямую влияет на рост и развитие растений *in vitro* [27]. Учитывая у пробирочных растений лимитирование автотрофного типа питания из-за низкого уровня СО₂ вследствие ограничения газообмена, заметим, что одним из главных лимитирующих факторов для их оптимального роста и развития становится

качественный состав углеводов питательной среды. В связи с этим необходимо было выявить углеводный источник, оптимальный для роста и развития *В33-inv*-растений в условиях *in vitro*. Для этого стеблевые черенки были помещены на фильтровальные мостики с МС-средой либо без углеводов (автотрофный тип питания), либо содержавшей 2% сахарозы, или глюкозы, или фруктозы (преимущественно гетеротрофный тип питания). Анализ длины побегов, проведенный на 28-е сутки культивирования, показал, что оптимальной для роста и развития обеих линий растений является МС-среда, дополненная 2% сахарозы (табл. 1). Средняя длина побега у WT-растений при выращивании на этой среде составила 10,6±0,6 см, а у *В33-inv*-растений 8,1±0,7 см. Использование питательных сред с другими углеводами (2% глюкозы или 2% фруктозы) или без сахаров приводило к визуальному снижению ростовых показателей, в большей мере у ВЗЗ-іпу-растений. У обеих линий торможение роста и развития наблюдали при использовании МСсреды без углеводов: длина побега у WT-растений составила 4,5±0,5 см, а у *В33-іп*у растений 3,2±0,4 см.

Таблица 1 / Table 1 Длина побега растений, выращенных *in vitro* на MC-среде с различным составом углеводов (на 28-е сутки после черенкования) / The length of the shoot of the plants grown *in vitro* in MS-medium of different composition of carbohydrates (on the 28-th day after cuttings)

	Длина побега, см /		
Состав питательной среды /	The length of the shoot, cm		
Composition of culture medium	WT-растения /	В33-іпу-растения /	
•	WT-plants	B33-inv-plants	
МС-среда без углеводов /	4,5±0,5	3,2±0,4	
MS-medium without carbohydrates	4,5±0,5		
МС-среда + 2% сахарозы /	10,6±0,6	8,1±0,7	
MS-medium + 2% sucrose	10,0±0,0		
МС-среда + 2% глюкозы /	6,8±0,2	5,3±0,3	
MS-medium + 2% glucose	0,8=0,2		
МС-среда + 2% фруктозы /	6,3±0,7	4,0±0,7	
MS-medium + 2% fructose	0,5±0,7		

Примечание. Данные представлены в виде средней арифметической со стандартной ошибкой по 30 растениям. /

Note. The mean values and their standard errors for 30 plants.

Полученные результаты свидетельствовали, что в условиях *in vitro* ростовые процессы у трансформантов и WT-растений осуществляются преимущественно гетеротрофно, при этом сахароза в составе МС-среды являлась оптимальным источником углеводов для их роста и развития. Основываясь на этих данных, все последующие эксперименты были проведены с растениями, выросшими на МС-среде с 2% сахарозы.

Учитывая, что объектом нашего исследования являются растения со встроенным геном дрожжевой инвертазы, а субстратом для инвертазы яв-

ляется сахароза, которая гидролизуется до глюкозы и фруктозы, необходимо было в период роста растений *in vitro* проведение анализа изменений в содержании осмотически активных соединений в среде выращивания. Для определения величины осмотического потенциала еженедельно на протяжении 5 недель выращивания растений брали пробы из питательной среды. Расчеты показали, что осмотический потенциал МС-среды, содержавшей 2% сахарозы, в процессе роста и развития растений снижался, свидетельствуя об активном потреблении минеральных и органических соединений, в том числе сахаров (рис. 1). Важно отметить, что на протяжении всего периода выращивания WT-растений величина осмотического потенциала питательной среды была ниже, чем у трансформантов. Можно предположить, что трансформанты, в отличие от WT-растений, поглощали из питательной среды больше осмотически активных соединений.

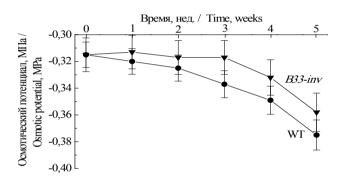


Рис. 1. Динамика изменения значений осмотического потенциала жидкой МС-среды с 2% сахарозы при выращивании WT-растений и трансформантов, экспрессирующих ген suc2 инвертазы дрожжей (B33-inv-растения) / Fig. 1. Dynamics of changes in osmotic potential of the liquid MS-medium with 2% sucrose while growing WT-plants and transformants expressing the yeast invertase gene suc2 (B33-inv-plants)

Для подтверждения данного предположения проведен сравнительный анализ величин осмотического потенциала МС-среды с 2% сахарозы и МС-среды без углеводов. Из данных табл. 2 можно видеть, что основной вклад в осмотическую составляющую питательной среды вносила сахароза, а не минеральные компоненты. Различия по величине осмотического потенциала МС-среды без сахарозы и МС-среды с 2% сахарозы составляли около 70%: –0,178 и –0,301 МПа соответственно. Можно заметить, что автоклавирование приводило к частичному распаду сахарозы до глюкозы и фруктозы, однако это несущественно влияло на величину осмотического потенциала.

Принимая во внимание, что основной вклад в изменение осмотического потенциала питательной среды принадлежит сахарам (см. табл. 2), был

проведен их количественный анализ. Согласно полученным данным через 5 недель выращивания растений в питательной среде содержание фруктозы и глюкозы резко возросло, а сахарозы уменьшилось (рис. 2). По сравнению с данными табл. 2 (значения после автоклавирования) концентрация фруктозы в МС-среде возросла в 5-7 раз, глюкозы - в 10 раз по сравнению с исходной (до автоклавирования) величиной. Увеличение содержания моносахаров свидетельствовало об активной работе апопластной инвертазы, находящейся на клеточной стенке клеток корня растений. Важно, что питательная среда, на которой выращивали трансформанты, содержала почти на 30% меньше сахарозы по сравнению со средой выращивания WT-растений. Следовательно, в условиях *in vitro* растения не только поглощали сахарозу из питательной среды, но интенсивно ее гидролизовали с помощью апопластной инвертазы. При этом ВЗЗ-іпу-растения, по сравнению с контрольными (нетрансформированными) растениями, более активно потребляли сахарозу из среды выращивания. В литературе имеются сведения [3], что при культивировании растений-регенерантов картофеля в биореакторе концентрация сахарозы в питательной среде к концу второй недели после индукции клубнеобразования снижалась почти до нуля, а концентрация глюкозы и фруктозы повышалась до 4%. Авторы считают, что большая часть сахарозы в питательной среде распадается на глюкозу и фруктозу с помощью апопластной инвертазы растений. Следовательно, при культивировании растительных клеток, тканей и органов in vitro в жидкой питательной среде важным фактором (которым нельзя пренебречь!) в изменении углеводного состава питательной среды (наряду с автоклавированием, приводящим к частичному гидролизу сахарозы) является активность апопластной инвертазы.

Полученные результаты, демонстрирующие различие в содержании сахаров в питательной среде при выращивании *in vitro* различных линий растений картофеля, обусловили необходимость определения качественного состава сахаров в их листьях. Хроматографический анализ показал преобладание в листьях обеих линий глюкозы, фруктозы, сахарозы и инозита (рис. 3). Наличие в листьях метаболически неактивного углевода – инозита, видимо, обусловлено его поступлением из питательной среды, обязательным компонентом которой он является. Таким образом, из растворимых форм сахаров в листьях преобладали сахароза, глюкоза и фруктоза, поэтому на изменение содержания именно этих форм растворимых сахаров было ориентировано наше дальнейшее внимание.

Сравнительный анализ содержания глюкозы, фруктозы и сахарозы в вегетативных органах растений выявил бо́льшую их концентрацию в корнях, чем в листьях. Спустя 5 недель выращивания корни трансформантов содержали на 33% больше сахаров, чем у WT-растений (13,8 и 10,3 мг/г сырой массы соответственно) (рис. 4, *a*). Это превышение было связано с более высоким содержанием глюкозы, при этом содержание сахарозы в корнях было в 5 раз ниже, чем у контрольных растений. Листья *В33-inv*-растений,

по сравнению с контролем, содержали сахарозы и глюкозы больше на 20% и 11%, соответственно (рис. 4, b). Важно отметить, что содержание фруктозы в органах обеих линий было минорным. Есть основания полагать, что низкому содержанию фруктозы способствует фруктокиназа (КФ. 2.7.1.4), высокая активность которой обеспечивает максимальное использование свободной фруктозы в гликолитическом пути [28].

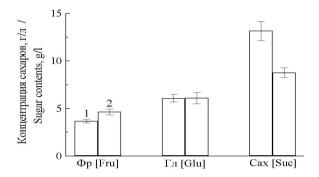


Рис. 2. Изменения концентрации фруктозы (Фр), глюкозы (Гл), и сахарозы (Сах) в МС-среде с 2% сахарозы спустя 5 недель выращивания WT-растений (1) и трансформантов, экспрессирующих ген *suc2* инвертазы дрожжей (2) / Fig. 2. Changes in the fructose (Fru), glucose (Glu) and sucrose (Suc) concentration in the MS-medium containing 2% sucrose after 5 week cultivation of WT-plants (1) and transformants expressing the gene of the yeast invertase *suc2* (2)

Таблица 2 / Таble 2 Влияние режима (0,7–0,8 ати, 15 мин) автоклавирования питательной среды на содержание сахаров и осмотический потенциал / Influence of (0,7 to 0,8 excess at, 15 min) autoclaving regime of the culture medium on sugar content and osmotic potential*

Состав питательной среды / Соmposition of culture medium	Содержание сахаров, г/л / Sugar contents, g/l сахароза / фруктоза / глюкоза /		Осмотический потенциал, МПа / Osmotic potential, MPa	
MC-среда + 2% сахарозы / MS-medium + 2% sucrose	20,0** 18,7	<u>0,0</u> 0,6	glucose <u>0,0</u> 0,6	- <u>0,301</u> -0,315
MC-среда без сахаров / MS-medium without carbohydrates	0	0	0	- <u>0,178</u> -0,188

^{*} Осмотический потенциал дистиллированной воды равен нулю / [osmotic potential of distilled water is equal to zero].

^{**} В числителе значения до автоклавирования, в знаменателе после автоклавирования / [in the numerator the values are before autoclaving, in the denominator they are after autoclaving].

Известно, что представители рода *Solanum* относятся к группе растений, использующих апопласт в качестве промежуточного накопителя ассимилятов, в частности сахаров [29].

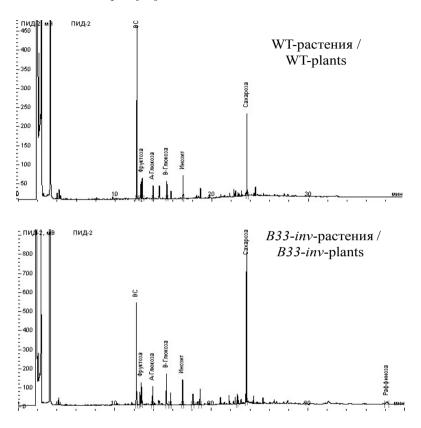


Рис. 3. Хроматограмма состава сахаров листьев WT-растений и трансформантов, экспрессирующих ген *suc2* инвертазы дрожжей (*B33-inv*-растения), выращенных на MC-среде с 2% сахарозы. В качестве метчиков для газожидкостной хроматографии использовали сахарозу, фруктозу, глюкозу, инозит и раффинозу /

Fig. 3. Chromatogram of sugars in leaf tissue of the WT-plants and transformants expressing the gene of the yeast invertase of *suc2* (*B33-inv*-plants) grown in the MS-medium containing 2% sucrose. Sucrose, fructose, glucose, inositol and raffinose were used as markers for gas-liquid chromatography

Учитывая апопластную локализацию инвертазы дрожжей у B33-invрастений, а также тот факт, что условия среды (pH 4,5–4,7) в апопласте соответствуют максимальной активности внеклеточной инвертазы S. cerevisiae (оптимум pH 3,5–5,0) [30], у исследуемых линий был проведен анализ содержания сахаров в этом компартменте. Согласно полученным данным, в

апопласте B33-inv-растений, в отличие от WT-растений, концентрации глюкозы и фруктозы — продуктов гидролиза сахарозы (субстрат апопластной инвертазы) — были выше на 55 и 40%, соответственно (рис. 4, c). Общее содержание сахаров в апопласте трансформантов также было больше на 40% по сравнению с WT-растениями. Таким образом, данные по содержанию глюкозы, фруктозы и сахарозы в различных органах свидетельствуют, что корни и листья, включая апопласт, у растений, трансформированных геном инвертазы дрожжей, более обогащены сахарами, чем у контроля. Накопление сахарозы в листьях B33-inv-растений, видимо, происходит вследствие того, что апопластная инвертаза гидролизует сахарозу, находящуюся во внеклеточном пространстве, а образующиеся свободные фруктоза и глюкоза, поступая в клетки мезофилла, фосфорилируются гексокиназами (К.Ф. 2.7.1.1) и фруктокиназами и включаются в метаболизм, в том числе в путь синтеза сахарозы.

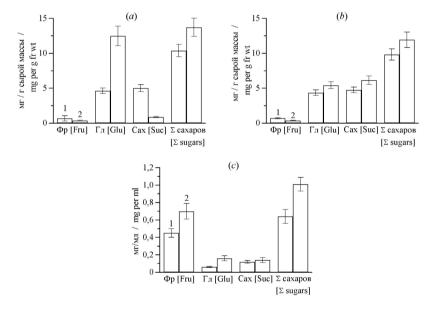


Рис. 4. Содержание фруктозы (Фр), глюкозы (Гл), сахарозы (Сах) и суммы сахаров в корнях (а), листьях (b) и апопласте (c) WT-растений (1) и трансформантов, экспрессирующих ген suc2 инвертазы дрожжей (2). Растения выращены на MC-среде с 2% сахарозы в течение 5 недель / Fig. 4. The content of fructose (Fru), glucose (Glu), sucrose (Suc) in the roots (a), leaves (b) and the apoplast (c) in the WT-plants (1) and transformants expressing the gene of the yeast invertase suc2 (2). Plants were grown in the MS-medium containg 2% sucrose for five weeks

Изменение содержания сахаров в органах *В33-inv*-растений, связанное с экспрессией встроенного целевого гена *suc2* и, как следствие, активностью

дополнительной инвертазы дрожжей апопластной локализации, обусловило необходимость проведения сравнительного анализа активности различных форм инвертаз в корнях и листьях линий растений. Данные показали, что активность инвертазы в корнях и листьях у трансформантов была, чем у WT-растений (рис. 5). В корнях трансформантов активность кислой нерастворимой инвертазы (апопластная инвертаза) была выше более чем в 1,5 раза, а кислой растворимой инвертазы (вакуолярная инвертаза) – более чем в 2 раза, чем у WT-растений. В листьях ВЗЗ-іпу растений активность кислой растворимой инвертазы почти в 1,5 раза превышала таковую у WT-растений. Наблюдаемое нами у трансформантов увеличение активности кислой растворимой инвертазы, наряду с увеличением активности кислой нерастворимой инвертазы, указывает на частичную адсорбцию чужеродной инвертазы дрожжей на клеточной стенке растений и свидетельствует об ее нахождении в апопласте ВЗЗ-іпу растений в растворимой форме, что было показано нами ранее [22].

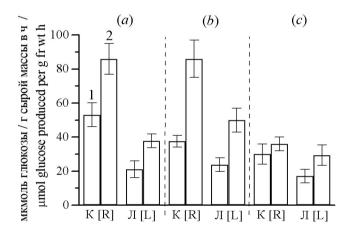


Рис. 5. Активность кислой нерастворимой (a), кислой растворимой (b) и щелочной (c) форм инвертазы в листьях (Π) и корнях (K) WT-растений (1) и трансформантов, экспрессирующих ген suc2 инвертазы дрожжей (2), выращенных $in\ vitro$ на MC-среде с 2% сахарозы в течение 5 недель /

Fig. 5. Activities of various forms of invertase in leaves (L) and roots (R) in the WT-plants (1), and transformants expressing the gene of the yeast invertase *suc2* (2) grown *in vitro* on MS-medium containg 2% sucrose for five weeks: acid insoluble invertase (a), acid soluble invertase (b), alkaline invertase (c)

Анализ литературных данных свидетельствует о важной роли сахарозы и продуктов её гидролиза (глюкоза, фруктоза) в изменении гормонального баланса растений [31] и регуляции экспрессии генов, ответственных за рост и развитие растений [5, 8], что находит свое подтверждение в их ростингибирующем действии. Выращивание растений на МС-среде, содержавшей

2% сахарозы, выявило существенные морфометрические различия между линиями (табл. 3).

Таблица 3 / Table 3 Морфофизиологические показатели растений картофеля (возраст растений 5 недель) / Morphometric parameters of the potato plants (5 weeks old)

Показатель / Parameter	WT-растения / WT-plants	B33-inv-растения / B33-inv-plants
Высота побега, см / Shoot length, cm	13,8±0,3	10,6±0,3
Число междоузлий, <i>n</i> / The number of internodes, <i>n</i>	13,0±0,2	11,8±0,3
Свежая масса корней, мг/раст. / Fresh weight of roots, mg/plant	26,2±5,2	10,6±2,1
Свежая масса листьев, мг/раст. / Fresh weight of leaves, mg/plant	80,2±6,4	59,1±8,4
Содержание сухого вещества, % от свежей массы растений / Contents of dry weight, % of the fresh plants	9,61	8,98

Примечание. Данные представлены в виде средней арифметической со стандартной ошибкой по 30 растениям. /

Note. the mean values and their standard errors for 30 plants.

Средняя длина побега у трансформантов была меньше, чем у WT-растений. Определение числа междоузлий показало достоверное снижение этого показателя у трансформантов. Кроме того, *B33-inv* растения характеризовались менее развитой, по сравнению с контролем, корневой системой, имели меньшую массу надземной части и большую обводненность тканей.

Учитывая, что рост является интегральным показателем, отражающим степень адаптации растения к окружающей среде, а также тот факт, что торможение роста сопровождается кардинальной перестройкой метаболизма, связанной с ингибированием энергоёмких анаболических процессов и неспецифическим повышением устойчивости организма к экологическим стрессорам [8], трансформанты, как свидетельствовали наши предыдущие исследования [13, 14], обладали более высоким уровнем конститутивной и индуцируемой пониженной температурой устойчивостью к гипотермии.

Таким образом, управляя синтезом, транспортом и распадом сахарозы, растения регулировали свой рост, развитие и физиолого-биохимические процессы. Следовательно, установленные нами морфометрические и физиолого-биохимические различия между линиями были связаны со встраиванием и экспрессией гена *suc2* инвертазы дрожжей в *B33-inv*-растениях.

Заключение

Принципиально новые возможности для решения фундаментальных задач предоставляют генно-инженерные подходы, в частности, использование в работе трансформированных растений, экспрессирующих гены гетерологичных организмов, кодирующие функциональные гомологи растительных белков с известными функциями. Результаты исследования, проведенного с трансформантами картофеля, экспрессирующими ген suc2 инвертазы дрожжей (апопластный вариант локализации фермента), расширили наши представления о роли апопластной инвертазы и продуктов ее деятельности в процессах роста и развития растений. Установлено, что изменения в активности только одного фермента углеводного метаболизма – апопластной инвертазы – привели к существенной перестройке всего метаболизма растений. Трансформация картофеля геном suc2 инвертазы дрожжей модифицировало их углеводный метаболизм, что выразилось в увеличении активности кислой инвертазы и повышении содержания сахаров в корнях, листьях и межклеточном пространстве (апопласте). Исследования показали, что в условиях in vitro растения картофеля не только поглощали сахарозу из питательной среды, но также интенсивно её гидролизовали с помощью апопластной инвертазы. При этом трансформанты (ВЗЗ-іпу-растения), по сравнению с WT-растениями, более активно расходовали экзогенную сахарозу. На примере *В33-іпу*-растений показан ростингибирующий эффект повышенной концентрации внутриклеточных сахаров, проявившийся в снижении у трансформантов величин морфофизиологических показателей, как линейных, так и весовых.

Авторы выражают благодарность сотрудникам каборатории сигнальных систем контроля онтогенеза им. акад. М.Х. Чайлахяна ИФР РАН и группе доктора Л. Вилльмитцера (Max Planck Institute of Molecular Plant Physiology, Potsdam-Golm, Германия) за предоставленные для исследований растения картофеля.

Литература

- 1. *Трофимец Л.Н., Остапенко Д.П., Бойко В.В., Зейрук С.В., Донец Н.В.* Оздоровление и ускоренное размножение семенного картофеля (Методические рекомендации). М. : ВАСХНИЛ, 1985. 35 с.
- 2. *Tovar P., Estrada R., Schilde-Rentschler L., Dodds J.H.* Induction and use of *in vitro* potato tuber // CIP Circular. 1985. Vol. 13, № 4. P. 1–5.
- 3. Yu W.-C., Joyce P.J., Cameron D.C., McCown B.H. Sucrose utilization during potato microtuber growth in bioreactors // Plant Cell Rep. 2000. Vol. 19. P. 407–413.
- 4. Головацкая И.Ф., Дорофеев В.Ю., Медведева Ю.В., Никифоров П.Е., Карначук Р.А. Оптимизация условий освещения при культивировании микроклонов Solanum tuberosum L. сорта Луговской // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 133–144.
- 5. Smeekens S., Ma J., Hanson J., Rolland F. Sugar signals and molecular networks controlling plant growth // Current Opinion in Plant Biology. 2010. Vol. 3. P. 273–278.

- 6. Fotopoulos V. Plant invertases: structure, function and regulation of a diverse enzyme family // J. Biol. Res. 2005. Vol. 4. P. 127–137.
- 7. *Vargas W.A.*, *Salerno G.L.* The Cinderella story of sucrose hydrolysis: alkaline/neutral invertases, from cyanobacteria to unforeseen roles in plant cytosol and organelles // Plant Science. 2010. Vol. 178, № 1. P. 1–8.
- 8. *Gupta A.K.*, *Kaur N*. Sugar signaling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants // J. BioSci. 2005. Vol. 30. P. 761–776.
- 9. Von Schaewen A., Stitt M., Schmidt R., Sonnewald U., Willmitzer L. Expression of a yeast-derived invertase in the cell wall of tobacco and arabidopsis plants leads to accumulation of carbohydrate and inhibition of photosynthesis and strongly influences growth and phenotype of transgenic tobacco plants // EMBO J. 1990. Vol. 9. P. 3033–3044.
- Аксенова Н.П., Константинова Т.Н., Голяновская С.А., Коссманн Й., Вилльмитцер Л., Романов Г.А. Генетические трансформанты картофеля как модель для изучения гормональной и углеводной регуляции клубнеобразования // Физиология растений. 2000. Т. 47. С. 420–430.
- 11. Frommer W., Sonnewald U. Molecular analysis of carbon partitioning in solanaceous species // J. Exp. Bot. 1995. Vol. 46. P. 587–607.
- 12. Sonnewald U., Hajlrezaei M.-R., Kossmann J., Heyer A., Thethewey R.N., Willmitzer L. Increased potato tuber size resulting from apoplastic expression of a yeast invertase // Nature Biotech. 1997. Vol. 15. P. 794–797.
- 13. Дерябин А.Н., Синькевич М.С., Климов С.В., Астахова Н.В., Трунова Т.И. Особенности CO₂-газообмена и структурной организации хлоропластов растений картофеля, трансформированных геном дрожжевой инвертазы, в условиях гипотермии // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 4. С. 511–516.
- 14. Дерябин А.Н., Трунова Т.И., Дубинина И.М., Бураханова Е.А., Сабельникова Е.П., Крылова Е.М., Романов Г.А. Устойчивость к гипотермии растений картофеля, трансформированных геном дрожжевой инвертазы, находящимся под контролем промотора пататина B33 // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 4. С. 505—510.
- 15. Deryabin A.N., Dubinina I.M., Burakhanova E.A., Astakhova N.V., Sabel`nikova E.P., Sinkevich M.S., Trunova T.I. Tolerance to low temperature of potato plants transformed with yeast invertase gene // Acta Agrobotanica. 2004. Vol. 57, № 1–2. P. 31–39.
- 16. Deryabin A.N., Dubinina I.M., Burakhanova E.A., Astakhova N.V., Sabel `nikova E.P., Trunova T.I. Influence expressing yeast-derived invertase gene in potato plants on membranes lipid peroxidation at low temperature // J. Therm. Biol. 2005. Vol. 30, № 1. P. 73–77.
- 17. *Синькевич М.С., Нарайкина Н.В., Трунова Т.И.* Участие сахаров в системе антиоксидантной защиты от индуцированного паракватом окислительного стресса у картофеля, трансформированного геном инвертазы дрожжей // Доклады АН. 2010. Т. 34, № 4. С. 501–506.
- 18. *Mignery G.A., Pikaard C.S., Park W.D.* Molecular characterization of the patatin multigene family of potato // Gene. 1988. Vol. 62. P. 27–41.
- 19. *Наумкина Е.М., Болякина Ю.П., Романов Г.А.* Органоспецифичность и индуцибельность функционирования промотора пататина класса I картофеля в трансгенном арабидопсисе // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 3. С. 397–408.
- 20. *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15, № 3. P. 473–497.
- Rocha-Sosa M., Sonnewald U., Frommer W., Stratmann M., Schell J., Willmeitzer L. Both developmental and metabolic signals activate the promoter of a class 1 patatin gene // EMBO J. 1989. Vol. 8. P. 23–29.
- 22. Дерябин А.Н., Бердичевец И.Н., Бураханова Е.А., Трунова Т.И. Характеристика внеклеточной инвертазы Saccharomyces cerevisiae в условиях гетерологичной экспрессии гена suc2 в растениях Solanum tuberosum // Известия РАН. Серия биологическая. 2014. № 1. С. 22–29.

- 23. Wyn Jones R.G., Gorham J. Osmoregulation. In: Encyclopaedia of plant physiology. N.S. Physiological plant ecology. Vol. 12C / eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Zeigler. Springer Verlag, Heidelberg. 1983. P. 35-58.
- 24. Hon W.-Ch., Griffith M., Chong P., Yang D.S.C. Extraction and isolation of antifreeze proteins from winter rye (Secale cereale L.) leaves // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. P. 971– 980.
- 25. Бробст К.М. Газожидкостная хроматография триметилсилильных производных сахаров // Методы исследования углеводов. Под. ред. Ф.Я. Хорлина. М.: Мир, 1975. C. 9–13.
- 26. Туркина Н.В., Соколова С.В. Методы определения моносахаридов и олигосахаридов // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 7–34.
- 27. Nguyen Q. Th., Kozai T. Environmental effects on the growth of plantlets in micropropagation // Environ. Control in Biol. 1998. Vol. 36 (2). P. 59-75.
- 28. Соколова С.В., Бурмистрова Н.А., Дубинина И.М., Бураханова Е.А., Кузовкина И.Н., Красавина М.С. Внутриклеточная сахароза и активность некоторых ферментов её метаболизации // Доклады АН. 1999. Т. 368, № 1. С. 139–141.
- 29. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. Происхождение, структура, функции, развитие, анализ разнообразия типов по таксономическим и эколого-географическим группам растений, эволюция и экологическая специализация транспортной системы. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2004. 424 с.
- 30. Andjelković U., Pićurić S., Vujčić Z. Purification and characterisation of Saccharomyces cerevisiae external invertase isoforms // Food Chem. 2010. Vol. 120. P. 799-804.
- 31. Rook F., Bevan M.W. Genetic approaches to understanding sugar-response pathways // J. Exp. Bot. 2003. Vol. 54. P. 495-501.
- 32. Ryan C.A., Farmer E.E. Oligosaccharide signals in plants: a current assessment // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1991. Vol. 42. P. 651-674.

Поступила в редакцию 15.09.2014 г.; повторно 17.10.2014 г.; принята 27.10.2014 г.

Сведения об авторах:

Дерябин Александр Николаевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории зимостойкости Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия).

E-mail: anderyabin@mail.ru

Трунова Тамара Ильинична – д-р биол. наук, профессор, зам. директора Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия).

E-mail: trunova@ippras.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 150–168

Alexander N. Deryabin, Tamara I. Trunova

Laboratory of Cold Resistance, Timiryazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

E-mail: anderyabin@mail.ru, trunova@ippras.ru

Morphological and biochemical characteristics of potato plants expressing the invertase gene SUC2 from Saccharomyces cerevisiae, under cultivation in vitro

According to the main heterotrophy of the plants grown in vitro, disaccharide of sucrose as a carbohydrate source is used the most often. However, in the plant cells sucrose can't be utilized for metabolism. Before using it must be split into gexoses by, for example, the key enzyme of carbohydrate metabolism-invertase. Assuming the direct contact of the root system with the nutrition medium, the apoplast invertase catalyzing hydrolysis of sucrose in the unoccupied cellular space (apoplast) is of a special interest. In this study, we assessed the influence of the constitutive expression of target-oriented gene of *suc2*, encoding extracellular invertase of the *Saccharomyces cerevisiae* yeasts (apoplastic version of enzyme localization) on morphological, physiological and biochemical traits of transformed potato grown in vitro in non-hormone nutritive medium of Murashige-Skooge (MS-medium). The comparison of various sugars (glucose, fructose and sucrose) showed that 2% sucrose in the medium is the best carbohydrate source for potato growth.

We found out that during growth and development of the plants in MS-medium containing 2% sucrose the osmotic potential decreased, which indicated active assimilation of mineral and organic compounds. Meanwhile, the transformants compared to the control (non-transformed) plants utilized osmoticly active compounds (mainly, sucrose) more intensively. Sugar chromatographic assay in the leaves of both plants revealed dominant content of sucrose and glucose whereas fructose content was minor.

The increased activity of the apoplastic invertase in transformants compared to that in the control plants promoted more active accumulation of metabolically active sugars: fructose in the apoplast, glucose and sucrose in the leaves; and especially, glucose in the roots. The inhibition of the growth by an increased glucose concentration in the transformants tissues was recorded. Morphological and metric analysis showed that the transformants had some decreased growth parameters (shoot length, the number of internodes, fresh biomass of the roots and leaves) and more watered tissues compared to those of the control plants. Morphological and biochemical difference between the plant lines is under discussion from the point of physiological role of the sugars and apoplastic invertase in plant life.

Acknowledgments: The authors express their gratitude to the staff of M.Kh. Chailakhyan Laboratory of signal systems of ontogeny control IPP RAS and the group of Dr. Willmitzer (Max Planck Institute of Molecular Plant Physiology, Potsdam-Golm, Germany) for providing potato plants for research.

The article contains 5 Fig., 3 Tables, 32 Ref.

Key words: Saccharomyces cerevisiae; Solanum tuberosum L.; apoplastic fluid; gene suc2; invertase; culture in vitro; osmotic potential; sugars.

References

- Trofimets LN, Ostapenko DP, Boyko VV, Zeyruk SV, Donets NV. Ozdorovlenie i uskorennoe razmnozhenie semennogo kartofelya (Metodicheskie rekomendatsii) [Improvement and rapid multiplication of seed potatoes (Methodical recommendations)]. Moscow: VASKhNIL Publ.; 1985. 35 p. In Russian
- 2. Tovar P, Estrada R, Schilde-Rentschler L, Dodds JH. Induction and use of *in vitro* potato tuber. *CIP Circular*. 1985;13(4):1-5.
- Yu W-C, Joyce PJ, Cameron DC, McCown BH. Sucrose utilization during potato microtuber growth in bioreactors. *Plant Cell Reports*. 2000;19:407-413. doi: 10.1007/s002990050748
- 4. Golovatskaya IF, Dorofeev VYu, Medvedeva YuV, Nikiforov PE, Karnachuk RA. Optimization of illumination conditions in cultivation process of Solanum tuberosum L. cv. Lugovskoy microcuttings in vitro. Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya Tomsk State University Journal of Biology. 2013;4(24):133-144. In Russian, English summary

- 5. Smeekens S, Ma J, Hanson J, Rolland F. Sugar signals and molecular networks controlling plant growth. *Current Opinion in Plant Biology*. 2010;3:273-278. doi: 10.1016/j. pbi.2009.12.002
- 6. Fotopoulos V. Plant invertases: structure, function and regulation of a diverse enzyme family. *J. Biol. Res.* 2005;4:127-137.
- 7. Vargas WA, Salerno GL. The Cinderella story of sucrose hydrolysis: alkaline/neutral invertases, from cyanobacteria to unforeseen roles in plant cytosol and organelles. *Plant Science*. 2010;178(1):1-8. doi: 10.1016/j.plantsci.2009.09.015
- Gupta AK, Kaur N. Sugar signaling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants. *Journal of biosciences*. 2005;30:761-776. doi: 10.1007/BF02703574
- 9. Von Schaewen A, Stitt M, Schmidt R, Sonnewald U, Willmitzer L. Expression of a yeast-derived invertase in the cell wall of tobacco and Arabidopsis plants leads to accumulation of carbohydrate and inhibition of photosynthesis and strongly influences growth and phenotype of transgenic tobacco plants. *EMBO J.* 1990;9(10):3033-3044.
- AksenovaNP, KonstantinovaTN, GolyanovskayaSA, RomanovGA, Kossmann J, Willmitzer L. Transformed potato plants as a model for studying the hormonal and carbohydrate regulation of tuberization. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2000;47(3):370-379.
- 11. Frommer W, Sonnewald U. Molecular analysis of carbon partitioning in solanaceous species. *J. Exp. Bot.* 1995;46:587-607. doi: 10.1093/jxb/46.6.587
- Sonnewald U, Hajlrezaei M-R, Kossmann J, Heyer A, Thethewey RN, Willmitzer L. Increased potato tuber size resulting from apoplastic expression of a yeast invertase. *Nature Biotechnology*. 1997;15(8):794-797. doi: http://10.1038/nbt0897-794
- Deryabin AN, Sin'kevich MS, Klimov SV, Astakhova NV, Trunova TI. CO2 exchange and structural organization of chloroplasts under hypothermia in potato plants transformed with a gene for yeast invertase. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2007;54(4):450-455. doi: 10.1134/S1021443707040036
- 14. Deryabin AN, Trunova TI, Dubinina IM, Burakhanova EA, Sabel'nikova EP, Krylova EM, Romanov GA. Chilling tolerance of potato plants transformed with a yeast-derived invertase gene under the control of the *B33* patatin promoter. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2003;50(4):449-454. doi: 10.1023/A:1024756320245
- Deryabin AN, Dubinina IM, Burakhanova EA, Astakhova NV, Sabel'nikova EP, Sinkevich MS, Trunova TI. Tolerance to low temperature of potato plants transformed with yeast invertase gene. *Acta Agrobotanica*. 2004;57(1–2):31-39. doi: http://dx.doi.org/10.5586/aa.2004.003
- Deryabin AN, Dubinina IM, Burakhanova EA, Astakhova NV, Sabel'nikova EP, Trunova TI. Influence of yeast-derived invertase gene expression in potato plants on membrane lipid peroxidation at low temperature. *Journal of Thermal Biology*. 2005;30(1):73-77. doi: 10.1016/j.jtherbio.2004.07.002
- 17. Sinkevich MS, Naraykina NV, Trunova TI. Involvement of sugars in the antioxidant defense against paraquat-induced oxidative stress in potato transformed with yeast invertase gene. *Doklady Biological Sciences*. 2010;434(1):338-340. doi: 10.1134/S0012496610050133
- 18. Mignery GA, Pikaard CS, Park WD. Molecular characterization of the patatin multigene family of potato. *Gene*. 1988;62:27-41. doi: 10.1016/0378-1119(88)90577-X
- 19. Naumkina EM, Bolyakina YP, Romanov GA. Organ-specificity and inducibility of patatin class I promoter from potato in transgenic arabidopsis plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2007;54(3):350-359. doi: 10.1134/S1021443707030090
- Murashige T, Skoog F. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia plantarum*. 1962;15(3):473-497. doi: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x
- 21. Rocha-Sosa M, Sonnewald U, Frommer W, Stratmann M, Schell J, Willmitzer L. Both developmental and metabolic signals activate the promoter of a class I patatin gene. *EMBO J.* 1989;8(1):23-29.

- 22. Deryabin AN, Berdichevets IN, Burakhanova EA, Trunova TI. Characteristics of extracellular invertase of *Saccharomyces cerevisiae* in heterologous expression of the *suc2* gene in *Solanum tuberosum* plants. *Biology Bulletin*. 2014;41(1):24-30. doi: 10.1134/S1062359014010038
- Wyn Jones RG, Gorham J. Osmoregulation. In: *Physiological Plant Ecology III. Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol.12 / C. Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Zeigler H, editors. Springer Verlag: Heidelberg; 1983. pp. 35-58. doi: 10.1007/978-3-642-68153-0-3
- 24. Hon W-Ch, Griffith M, Chong P, Yang DSC. Extraction and isolation of antifreeze proteins from winter rye (*Secale cereale* L.) leaves. Plant Physiology. 1994;104:971-980. doi: http://dx.doi.org/10.1104/pp.104.3.971
- 25. Brobst KM. Gazozhidkostnaya khromatografiya trimetilsilil'nykh proizvodnykh sakharov. *Metody issledovaniya uglevodov* [Gas-liquid chromatography of trimethylsilyl derivatives of sugars. *Methods of study of carbohydrate*]. Khorlina FYa, editor. Moscow: Mir Publ.; 1975. pp. 9-13. In Russian
- 26. Turkina NV, Sokolova SV. Metody opredeleniya monosakharidov i oligosakharidov. Biokhimicheskie metody v fiziologii rasteniy [Methods for the determination of monosaccharides and oligosaccharides. Biochemical Methods in Plant Physiology]. Moscow: Nauka Publ.; 1971. pp. 7-34. In Russian
- 27. Nguyen QTh, Kozai T. Environmental effects on the growth of plantlets in micropropagation. *Environ. Control Biol.* 1998;36(2):59-75.
- 28. Sokolova SV, Burmistrova NA, Dubinina IM, Burakhanova EA, Kuzovkina IN, Krasavina MS. Intracellular sucrose and activity of some enzymes of its metabolism. *Doklady Akademii Nauk.* 1999;368(1):139-141.
- 29. Gamaley YuV. Transportnaya sistema sosudistykh rasteniy. Proiskhozhdenie, struktura, funktsii, razvitie, analiz raznoobraziya tipov po taksonomicheskim i ekologogeograficheskim gruppam rasteniy, evolyutsiya i ekologicheskaya spetsializatsiya transportnoy sistemy [The transport system of vascular plants. Origin, structure, functions, development, analysis of the variety of types of taxonomic and ecological-geographical groups of plants, and the evolution of ecological specialization of the transport system]. St. Petersburg: St. Petersburg State University Publ.; 2004. 424 p. In Russian
- 30. Andjelković U, Pićurić S, Vujčić Z. Purification and characterisation of *Saccharomyces cerevisiae* external invertase isoforms. *Food Chemistry*. 2010;120(3):799-804. doi: 10.1016/j.foodchem.2009.11.013
- 31. Rook F, Bevan MW. Genetic approaches to understanding sugar-response pathways. *J. Exp. Bot.* 2003;54:495-501. doi: 10.1093/jxb/erg054
- 32. Ryan CA, Farmer EE. Oligosaccharide signals in plants: a current assessment. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol.Biol.* 1991;42:651-674. doi: 10.1146/annurev.pp.42.060191.003251

Received 15 September 2014 Revised 17 October 2014 Accepted 27 October 2014

Deryabin AN, Trunova TI. Morphological and biochemical characteristics of potato plants expressing the invertase gene *SUC2* from *Saccharomyces cerevisiae*, under cultivation *in vitro*. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):150-168. In Russian, English summary

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК 612.8/57.042/615.214

В.В. Шилина, Д.Р. Хусаинов, И.И. Коренюк, И.В. Черетаев

Таврический национальный университет имени В.И. Вернадского, г. Симферополь, Республика Крым, Россия

Влияние интоксикации кадмием на болевую чувствительность крыс до и после блокирования D₂-, 5HT₃- и AT₁-рецепторов

Исследованы особенности болевой чувствительности крыс в тестах «горячая пластина» и «электростимуляция» при интоксикации хлоридом кадмия до и после блокирования D_2 -, $5HT_3$ - и AT_1 -рецепторов. Интоксикация хлоридом кадмия вызывает снижение болевой чувствительности в тесте «электростимуляция». Обнаружено, что у неинтоксицированных крыс в формировании болевых порогов участвуют D_2 -рецепторы спинального и супраспинального уровней и $5HT_3$ - и AT_1 -рецепторы спинального уровня. Выявлено, что при интоксикации хлоридом кадмия снижается роль D_2 -рецепторов, однако не изменяется роль $5HT_3$ - и AT_1 -рецепторов.

Ключевые слова: болевая чувствительность; хлорид кадмия; D_2 -, $5HT_3$ -, AT_3 -рецепторы.

Ввеление

Загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами приводит к попаданию и дальнейшему накоплению их в организме человека и животных [1–5]. Исследователями обнаружена повышенная чувствительность центральной нервной системы (ЦНС) к поступлению кадмия, что провоцирует развитие психических расстройств, снижение когнитивных функций, нарушение работы сенсорных систем [6–8]. В частности, известны случаи изменения болевой чувствительности (БЧ) при острых отравлениях человека соединениями тяжелых металлов [6, 7], однако влияние на неё интоксикации кадмием остается неизученным.

Следует заметить, что БЧ играет важную роль в жизнедеятельности организма, поскольку определяет способность своевременно и адекватно реагировать на раздражители, которые могут вызывать нарушение целостности клеток, тканей, органов [9–11]. Существенную роль в модуляции и перцепции боли играют моноаминергические системы, функционирование кото-

рых нарушается под воздействием соединений кадмия [10, 11]. Одним из актуальных направлений исследований является изучение роли отдельных подтипов рецепторов, так как они оказывают различное влияние на формирование болевых реакций организма [10]. Цель данной работы — определение особенностей БЧ крыс, интоксицированных хлоридом кадмия до и после блокирования D_2 -, $5HT_3$ - и AT_1 -рецепторов.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены на белых беспородных крысах-самцах массой 230-240 г, полученных из питомника научно-исследовательского института биологии Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина. Для эксперимента отобрали 80 животных одинакового возраста, характеризующихся одинаковой двигательной активностью. Двигательную активность определяли в тесте «открытое поле» по следующим показателям: горизонтальная двигательная активность, вертикальная двигательная активность, реакция дефекации. Значения данных показателей у отобранных животных составили $29,00\pm2,01$, $5,5\pm0,56$ и $0,60\pm0,09$ соответственно. Крыс содержали в стандартных условиях вивария со сменой освещенности 12/12, свободным доступом к воде и пище, что соответствует принципам Европейской конвенции о защите позвоночных животных, которые используются для экспериментов и других научных целей (86/609/EC) [12]. Животные были разделены на группы по 10 особей в каждой (таблица).

Крысы контрольной группы не подвергались воздействию активных веществ, им вводили физиологический раствор. Хроническую интоксикацию формировали путем введения раствора 1 мг/кг $CdCl_2$ в течение семи дней, доза была выбрана исходя из $1/100~\rm{I}$ Д50, хроническая интоксикация малыми дозами [13]. Далее отдельным группам крыс (см. таблицу) вводили в течение трех дней блокаторы (антагонисты): D_2 -рецепторов, галоперидол («Здоров'я народу», Украина), SHT_3 -рецепторов, осетрон («Д-р Редди'с Лабораторис Лтс», Индия), AT_1 -рецепторов, кандесар («Ranbaxy», Индия). Инъекции проводили один раз в день внутрибрюшинно в объеме $0,2~\rm{M}$ л, дозы веществ приведены в таблице.

На десятый день через два часа после соответствующей инъекции определяли показатели БЧ крыс в двух тестах: «горячая пластина» и «электростимуляция», где изучали первые поведенческие защитные реакции, отражающие двигательный компонент боли.

Тест «горячая пластина» представляет собой закрытую площадку, пол которой нагревается до температуры 54°С. Животное помещали на равномерно разогретую поверхность. При проявлении болевой реакции (облизывание конечностей) с помощью секундомера фиксировали время, что и было измеряемым показателем – латентный период болевой реакции (ЛПБР) [14].

В тесте «электростимуляция» крысу помещали в камеру, решетчатый пол которой изготовлен из меди. На площадку подавали ток от электростимулятора, генерирующего прямоугольные одинарные импульсы. Напряжение тока плавно увеличивали; при достижении пороговых значений болевой чувствительности наблюдали флексию конечностей — болевой порог (БП). Раздражение является неспецифическим, т.е. возбуждаются болевые рецепторы всех типов [14–16].

Условные обозначения групп животных / Symbols of animal groups

Сроки проведения инъекций, Dates of injections, administration	Обозначения групп / Group symbols	
С 1-го по 7-й день /	С 8-го по 10-й день /	
From the 1st to the 7th day	From the 8th to the 10th day	
Физраствор / Saline	- Физраствор / Saline	К – контроль (control)
CdCl ₂ 1 mg/kg	Физраствор / Заппс	Cd
Физраствор / Saline	Галоперидол 2,5 мг/кг	\mathbf{D}_{2}
CdCl ₂ 1 mg/kg	[Haloperidol 2.5 mg/kg]	Cd/D ₂
Физраствор / Saline	Осетрон 2 мг/кг	5 HT ₃
CdCl ₂ 1 mg/kg	[Osetron 2 mg/kg]	Cd/5HT ₃
Физраствор / Saline	Кандесар 0,2 мг/кг	AT ₁
CdCl ₂ 1 mg/kg	[Candesar 0.2 mg/kg]	Cd/AT ₁

Эффекты оценивали по медиане значений группы. Это связано с тем, что средняя арифметическая очень подвержена влиянию крайних членов вариационного ряда, что в случае использования небольших выборок (10 особей и менее в группе) недопустимо [17]. Статистическую значимость различий между группами оценивали непосредственно по значениям вариант с использованием непараметрического критерия Манна—Уитни для независимых совокупностей ($p \le 0.05$, $p \le 0.01$). Статистическая обработка полученных данных и построение графиков выполнены в программе StatSoft STATISTICA for Windows 7.0. Данные представлены в виде медиан.

Результаты исследования и обсуждение

После хронического накопления хлорида кадмия у животных не было выявлено изменений медианы ЛПБР, а медиана БП повышалась до 46 В (p < 0.01), что на 38% превышает контрольные значения — 25 В. Из результатов следует, что интоксикация хлоридом кадмия влияет на формирование БЧ только при электрораздражении. Как известно, восприятие, проведение и обработка болевых импульсов при термо- и электрораздражении обеспечиваются различными структурами на определенных уровнях организации

нервной системы. Отличия в эффектах кадмия в выбранных тестах могут быть обусловлены неравномерным его накоплением в ЦНС. Избирательная кумуляция в тканях нервной системы объясняется тем, что проницаемость через гематоэнцефалический барьер (ГЭБ) возможна только при хронической интоксикации кадмием. Катионы кадмия вызывают нарушение структуры клеточных мембран прежде всего там, где барьерная функция снижена [2, 5, 7, 8]. Известно, что тест «горячая пластина» отражает особенности влияния веществ на супраспинальном уровне (Спр), а тест «электростимуляция» — на Спр и спинальном (Сп) [14, 16]. Отсутствие изменений ЛПБР и повышение БП при интоксикации хлоридом кадмия свидетельствуют о действии кадмия на БЧ в основном на Сп уровне.

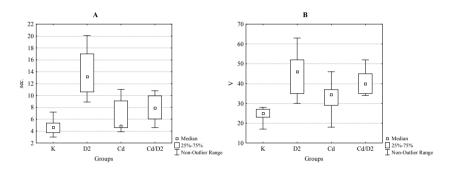


Рис. 1. Показатели болевой чувствительности неинтоксицированных и интоксицированных хлоридом кадмия крыс до и после блокирования D_2 -рецепторов: A — уровень латентного периода болевой реакции в секундах в тесте «горячая пластина», B — болевой порог в вольтах в тесте «электростимуляция». Группы обозначены согласно таблице / Fig. 1. Indicators of pain sensitivity of rats non-intoxicated and intoxicated by cadmium chloride before and after blocking D_2 -receptors: A - the level of the latent period of pain reaction in seconds in the test "hot plate", B - pain threshold in volts in the test "electrical stimulation". The groups are designated according to the table

В серии экспериментов с использованием блокатора D_2 -рецепторов у неинтоксицированных крыс наблюдалось увеличение медианы ЛПБР до 13,2 с (p < 0,01), что более чем в 2 раза превышает значения контроля – 4,7 с (рис. 1, A; D_2). Обнаружен также рост показателя БП до 46 В (p < 0,01) (см. рис. 1, B; D_2). Существенное повышение показателей в обоих тестах после введения галоперидола указывает на участие D_2 -рецепторов на Сп и Спр уровнях в формировании БЧ. Полученный результат согласуется с данными других исследователей, которые показали снижение БЧ при неизбегаемом болевом стрессе в условиях блокирования рецепторов D_1 и D_2 [10]. У интоксицированных хлоридом кадмия крыс блокирование D_2 -рецепторов вызывало увеличение уровня ЛПБР до 7,9 с (p < 0,01) (рис. 1, A; Cd/ D_2) и БП — до 40 В (p < 0,01) (рис. 1, B; Cd/ D_2). Достоверных отличий ЛПБР и

БП между группами Cd/D, и Cd выявлено не было, что говорит об отсутствии существенной роли D₂-рецепторов на формирование БЧ в условиях интоксикации. Следует также заметить, что уровень БП и ЛПБР группы Cd/ D, не достигали уровня D, поэтому можно предположить, что функции D,рецепторов в условиях интоксикации угнетаются. Подтверждением данного предположения служат также имеющиеся литературные данные, что нарушение эффекта блокатора свидетельствует об изменении функционирования нейромедиаторной системы [11, 18]. В основе выявленного негативного действия кадмия лежат изменения на клеточном уровне, которые связаны, прежде всего, с нарушением обмена катионов вследствие снижения активности кальциевых и Ca²⁺-зависимых каналов [18–20]. С другой стороны для других тяжелых металлов, например для ртути, обнаружена способность изменять связывающий центр рецепторов [21]; подобный эффект, по мнению некоторых авторов [4, 5]; можно ожидать и для кадмия. Данное предположение основано на общих физико-химических свойствах для элементов, находящихся в одной группе [4, 5].

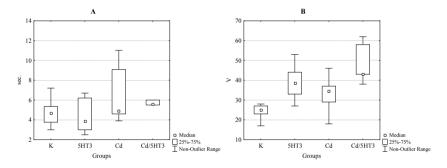


Рис. 2. Показатели болевой чувствительности неинтоксицированных и интоксицированных хлоридом кадмия крыс до и после блокирования $5\mathrm{HT_3}$ -рецепторов: A — уровень латентного периода болевой реакции (c) в тесте «горячая пластина», B — болевой порог (B) в тесте «электростимуляция». Группы обозначены согласно таблице /

Fig. 2. Indicators of pain sensitivity of rats non-intoxicated and intoxicated by cadmium chloride before and after blocking 5HT₃-receptors: *A* - the level of the latent period of pain reaction in seconds in the test "hot plate", *B* - pain threshold in volts in the test "electrical stimulation". The groups are designated according to the table

У неинтоксицированных крыс после блокирования рецепторов серотонинергической системы не было выявлено статистически значимых изменений ЛПБР (рис. 2, A; 5HT $_3$), но наблюдалось увеличение БП до 38,5 В (p < 0.01) (см. рис. 2, B; 5HT $_3$). Полученные данные свидетельствуют, что 5HT $_3$ -рецепторы принимают участие в формировании БЧ только при электрораздражении. С другой стороны, введение осетрона неинтоксицированным крысам вызывало изменения только БП, поэтому мы полагаем, что

 $5\mathrm{HT_3}$ -рецепторы в большей степени регулируют БЧ на Сп уровне. У интоксицированных крыс группы Cd/5HT $_3$ ЛПБР не отличался от контроля, а также от группы Cd (рис. 2, *A*). Однако БП повышался до 43 В (p < 0.05) в группе Cd/5HT $_3$ (рис. 2, *B*), что статистически значимо превышает уровень этого показателя относительно Cd. Следовательно, интоксикация хлоридом кадмия не изменяет роль $5\mathrm{HT}_3$ -рецепторов в формировании БЧ; так, отмечено влияние $5\mathrm{HT}_3$ -рецепторов на Сп уровне, как у неинтоксицированных крыс.

В серии с использованием блокатора AT_1 -рецепторов у неинтоксицированных крыс достоверных изменений ЛПБР отмечено не было (рис. 3, A), но показатель повышался на уровне тенденции. Происходило также повышение БП до 42 В (p < 0,01) (см. рис. 3, B). Полученные результаты показывают, что действие блокатора осуществляется в основном на Сп уровне.

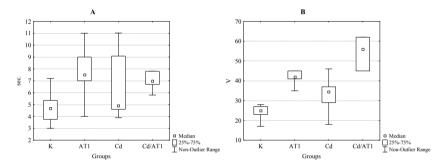


Рис. 3. Показатели болевой чувствительности неинтоксицированных и интоксицированных и хлоридом кадмия крыс до и после блокирования AT_1 -рецепторов: A — уровень латентного периода болевой реакции (с) в тесте «горячая пластина»; B — болевой порог (В) в тесте «электростимуляция». Группы обозначены согласно таблице / Fig. 3. Indicators of pain sensitivity of rats non-intoxicated and intoxicated by

Fig. 3. Indicators of pain sensitivity of rats non-intoxicated and intoxicated by cadmium chloride before and after blocking AT_1 -receptors: A - the level of the latent period of pain reaction in seconds in the test "hot plate"; B - pain threshold in volts in the test "electrical stimulation". The groups are designated according to the table

В условиях интоксикации хлоридом кадмия блокирование AT_1 -рецепторов приводило к повышению ЛПБР до 7 с (p < 0.05) (рис. 3, A; Cd/ AT_1), однако не вызывало изменений по сравнению с группой Cd. В тесте «электростимуляция» у крыс группы Cd/ AT_1 уровень БП составил 56 В (p < 0.01), также достоверно более высокий, чем в группе Cd (рис. 3, B). Результаты свидетельствуют, что на фоне интоксикации хлоридом кадмия антагонист AT_1 -рецепторов действует преимущественно на Cп уровне.

При обсуждении влияния кандесара на формирование БЧ прежде всего надо отметить, что он является антагонистом AT_1 -рецепторов и приводит к угнетению активности ангиотензина II [22, 23]. Один из эффектов данного физиологически активного пептида – это снижение выброса норадре-

налина в постсинаптическое пространство периферической и центральной нервной системы [23]. Обнаруженное влияние антагониста АТ₁-рецепторов на формирование БЧ, вероятно, связано именно с угнетением активности норадренергической системы, которая является важной составляющей ноцицептивной и антиноцицептивной систем [9, 11]. Непосредственное участие АТ₁-рецепторов в формировании БЧ в литературе не описано. Введение кандесара неинтоксицированным крысам не вызывало изменения ЛПБР, но повышало уровень показателя БП, что свидетельствует об участии норадреналина на Сп уровне в формировании БЧ. На фоне интоксикации хлоридом кадмия изменения показателей были аналогичны таковым у крыс без интоксикации, что также говорит о важной роли норадреналина на Сп уровне в регуляции БЧ и отсутствии изменений при поступлении металла.

Заключение

У неинтоксицированных крыс D_2 -рецепторы на спинальном и супраспинальном уровне играют существенную роль в формировании болевой чувствительности, однако на фоне интоксикации роль данных рецепторов ослабляется. Показано также участие $5HT_3$ - и AT_1 -рецепторов спинального уровня в регуляции болевой чувствительности у неинтоксицированных крыс; в условиях интоксикации хлоридом кадмия роль данных рецепторов не изменяется. Полученные в работе результаты продемонстрировали, что наиболее чувствительной к присутствию кадмия в организме является дофаминергическая система, активность которой угнетается.

Литература

- 1. *Трахтенберг И.М., Колесников В.С., Луковенко В.П.* Тяжелые металлы во внешней среде: Современные гигиенические и токсикологические аспекты. Минск: Наука и техника, 1994. 285 с.
- 2. *Антоняк Г.Л., Бабич Н.О., Білецька Л.П., Панас Н.С., Жиліщич Ю.В.* Кадмій в організмі людини і тварин. ІІ. Вплив на функціональну активність органів і систем // Біологічні студії. 2010. Т. 4, № 3. С. 125–136.
- 3. *Duruibe J.O., Ogwuegbu M.O., Egwurugwu J.N.* Heavy metal pollution and human biotoxic effects // Int. J. Phys Sci. 2007. Vol. 2, № 5. P. 112–118.
- 4. *Garza A., Vega R., Soto E.* Cellular mechanisms of lead neurotoxicity // Med. Sci. Monit. 2006. Vol. 12, № 3. P. 57–65.
- 5. *Bridges C.C., Zalups R.K.* Molecular and ionic mimicry and the transport of toxic metal // Toxicol Appl Pharmacol. 2005. Vol. 204, № 3. P. 274–308.
- 6. Fix A.S., Ross J.F. Mercury neurotoxicity in rats and humans emphasizes current trends in neurotoxicology // Toxicol. Pathol. 1997. Vol. 25, № 6. P. 632–634.
- 7. Kaoud H.A., Kamel M.M., Abdel-Razek A.H., Kamel G.M., Ahmed K.A. Neurobehavioural, neurochemical and neuromorphological effects of cadmium in male rats // Journal of American Science. 2010. Vol. 6, № 5. P. 189–202.
- 8. Viaene M.K., Masschelein R., Leenders J., De Groof M., Swerts L.J.V.C., Roels H.A. Neurobehavioural effects of occupational exposure to cadmium: a cross sectional epidemiological study // Occup Environ Med. 2000. Vol. 57, № 1. P. 19–27.

- 9. Владыка А.С., Шандра А.А., Хома Р.Е., Воронцов В.М. Ноцицепция и антиноцицепция: теория и практика. Винница: Каштелянов, 2012. 176 с.
- 10. *Брагин Е.Р.* Нейрохимические механизмы регуляции болевой чувствительности. М.: Издательство Университета дружбы народов, 1991. 247 с.
- Hawthorn J., Redmond K. Pain causes and management. London: Blackwell Science Ltd., 1998. 256 p.
- 12. *Руководство* по лабораторным животным и альтернативным моделям в биомедицинских исследованиях : учеб. пособие / под ред. Н.Н. Каркищенко, С.В. Грачева. М. : Профиль-2C, 2010. 358 с.
- 13. *Yamano T., Shimizu M., Noda T.* Comparative effects of repeated administration of cadmium on kidney, spleen, thymus, and bone marrow in 2-, 4-, and 8-month-old male wistar rats // Toxicological sciences. 1998. Vol. 46, № 2. P. 393–402.
- 14. Le Bars D., Gozariu M., Cadden S.W. Animal models of nociception // Pharmacol. Rev. 2001. Vol. 53, № 4. P. 597–652.
- 15. *Мулик А.Б., Шатыр Ю.А.* Универсальный метод определения порога болевой чувствительности у традиционных видов лабораторных животных // Российский журнал боли. 2012. № 2. С. 7–10.
- 16. *Бутылин А.Г., Звонкова М.Б., Хомутов А.Е., Пурсанов К.А., Слободянюк В.С.* Влияние гепарина на антиноцицептивные свойства пчелиного яда // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2010. Т. 2, № 2. С. 607–610.
- 17. *Гланц С.* Медико-биологическая статистика / пер. с англ. Ю.А. Данилова ; под ред. Н.Е. Бузикашвили, Д.В. Самойлова. М. : Практика, 1998. 459 с.
- 18. Das K.P., Das P.C., Dasgupta S., Dey C.D. Serotonergic-cholinergic neurotransmitters' function in brain during cadmium exposure in protein restricted rat // Biol Trace Elem Res. 1993. Vol. 36, № 2. P. 119–127.
- 19. Hinkle P.M., Kinsella P.A., Osterhoudt K.C. Cadmium uptake and toxicity via voltagesensitive calcium channels // J. Biol. Chem. 1987. Vol. 262, № 34. P. 16333–16337.
- 20. *Minami A., Takeda A., Nishibaba D., Takefuta S., Oku N.* Cadmium toxicity in synaptic neurotransmission in the brain // Brain Res. 2001. Vol. 894, № 2. P. 336–339.
- 21. Castoldi A.F., Candura S,M., Costa P., Manzo L., Costa L.G. Interaction of mercury compounds with muscarinic receptor subtypes in the rat brain // Neurotoxicology. 1996. Vol. 17, № 3-4. P. 735–741.
- 22. Li N.-C., Lee A., Whitmer R.A., Kivipelto M., Lawler E., Kazis L.E., Wolozin B. Use of angiotensin receptor blockers and risk of dementia in a predominantly male population: prospective cohort analysis // BMJ. 2010. Vol. 340. P. b54–65.
- 23. Pelisch N., Hosomi N., Ueno M., Masugata H., Murao K., Hitomi H., Nakano D., Kobori H., Nishiyama A., Kohno M. Systemic candesartan reduces brain angiotensin II via down regulation of brain renin-angiotensin system // Hypertens Res. 2010. Vol. 33, № 2. P. 161–164.

Поступила 20.06.2014 г.; повторно 15.07.2014 г.; принята 27.08.2014 г.

Авторский коллектив:

Шилина Виктория Викторовна – аспирант кафедры физиологии человека и животных и биофизики Таврического национального университета им. В.И. Вернадского (г. Симферополь, Россия).

E-mail: langrevik@gmail.com

Хусаинов Денис Рашидович — канд. биол. наук, доцент кафедры физиологии человека и животных и биофизики Таврического национального университета им. В.И. Вернадского (г. Симферополь, Россия).

E-mail: gangliu@yandex.ru

Коренюк Иван Иванович — д-р биол. наук, профессор кафедры физиологии человека и животных и биофизики Таврического национального университета им. В.И. Вернадского (г. Симферополь, Россия).

E-mail: ikoreniuk@yandex.ru

Черетаев Игорь Владимирович — канд. биол. наук, старший научный сотрудник кафедры физиологии человека и животных и биофизики Таврического национального университета им. В.И. Вернадского (г. Симферополь, Россия).

E-mail: 5612178@ukr.net

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 169–179

Victoria V. Shylina*, Denis R. Khusainov, Ivan I. Koreniuk, Igor V. Cheretaev

Department of Human and Animal Physiology and Biophysics, Taurida National V.I. Vernadsky University, Simferopol, Republic of Crimea, Russian Federation E-mail: langrevik@gmail.com

Influence of cadmium intoxication on rats' pain sensitivity before and after blocking D₂-, 5HT₃-and AT₁-receptors

During our experiments, the rats' pain thresholds were determined against a background of cadmium chloride intoxication before and after blocking D₂-, 5HT₃- and AT₁-receptors. We studied eight groups (10 animals in each group) of albino male rats weighing 230-240 g with an average locomotive activity. During seven days, four groups obtained CdCl, (1 mg/kg) and saline was injected to four other groups of rats. Later, for three days, two groups (one with and another without intoxication) received injection of one of the antagonists: D₂-receptors, haloperidol 2.5 mg/kg or 5HT₂-receptors, osetron 2 mg/kg or AT,-receptor kandesar 0.2 mg/kg. One group was the control group, that received only saline. We gave each injection once a day intraperitoneally in a volume of 0.2 ml. On the tenth day an hour after appropriate injection the indicators of pain sensitivity were determined in rats in two tests: the "hot plate" (latent period of pain reaction - LP); and "electrical stimulation" (the pain threshold - PT). The significance of differences between parameters was determined by criterion of Mann-Whitney (U-test). Statistical procedures were performed with the help of StatSoft STATISTICA 6.0, and charting was made in EXEL. We did not identify LP changes after chronic accumulation of cadmium chloride in animals, but PT increased by 138%, so cadmium chloride influenced the formation of pain sensitivity only by electrical stimuli. It is known that in the case of a substance ability to pass the blood brain barrier test, "hot plate" reflects the peculiarities of their influence on supraspinal (SSp), and the test "electrical stimulation" - the SSp and spinal (Sp) levels. The absence of changes of LP parameter and increased PT after cadmium chloride intoxication indicated the action of cadmium on pain sensitivity mainly on Sp level. After blocking D₂-receptor in unintoxicated rats LP increased by 227% and PT by 200%, i.e. D2-receptors on SSp and Sp levels were involved in the formation of pain sensitivity. The level of LP increased by 225% and PT by up to 133% in rats intoxicated by cadmium chloride after blocking D₂-receptors against control. But comparing against parameters of intoxicated rats, significant differences of LP and BP were not detected; therefore there is a nonsignificant role of the D₂-receptors in the formation of pain sensitivity. After blocking the 5HT, receptors and AT, receptors, no significant changes of LP were detected, but there was an increase in PT by up to 137% and 168%, respectively. Obviously, 5HT₃and AT,-receptors regulate pain sensitivity on Sp level. The cadmium chloride did not change the role of these receptors in the formation of pain sensitivity. Comparative analysis of the effects of blockers before and after intoxication of cadmium chloride in rats showed that against a background of cadmium chloride intoxication, the effect of antagonist D_2 -receptor was different, and the effects of antagonists $5HT_3$ -and AT_1 -receptors did not change. According to the data in the literature, the main reason for the changes of the antagonist's effects is impaired functioning of the neurotransmitter systems. Our results demonstrate that the dopamine system is the most sensitive system to the presence of cadmium in the body.

The article contains 3 figures, 1 table, 23 ref.

Key words: pain sensitivity; cadmium chloride; D₂-; 5HT₂- and AT₁-receptors.

References

- Trahtenberg IM, Kolesnikov VS, Lukovenko VP. Tjazhelye metally vo vneshnej srede: Sovremennye gigienicheskie i toksikologicheskie aspekty [Heavy metals in the environment: Modern hygienic and toxicological aspects]. Minsk: Nauka i tehnika Publ.; 1994. 285 p. In Russian
- Antonyak HL, Babych NO, Biletska LP, Panas NE, Zhylishchych YV. Cadmium in human and animal organism. II. Effect on functional activity of organs and systems. *Studia Biologica*. 2010;4(3):125-136. In Ukrainian
- Duruibe JO, Ogwuegbu MO, Egwurugwu JN. Heavy metal pollution and human biotoxic effects. *Int. J. Phys Sci.* 2007;2(5):112-118.
- Garza A, Vega R, Soto E. Cellular mechanisms of lead neurotoxicity. *Med. Sci. Monit.* 2006;12(3):57-65. PMID: <u>16501435</u>
- 5. Bridges CC, Zalups RK. Molecular and ionic mimicry and the transport of toxic metal. *Toxicol Appl Pharmacol*. 2005;204(3):274-308.
- Fix AS, Ross JF. Mercury neurotoxicity in rats and humans emphasizes current trends in neurotoxicology. *Toxicol. Pathol.* 1997;25(6):632-634. doi: 10.1177/019262339702500614
- Kaoud HA, Kamel MM, Abdel-Razek AH, Kamel GM, Ahmed KA. Neurobehavioural, neurochemical and neuromorphological effects of cadmium in male rats. *Journal of American Science*. 2010;6(5):189-202.
- 8. Viaene MK, Masschelein R, Leenders J, De Groof M, Swerts LJVC, Roels HA. Neurobehavioural effects of occupational exposure to cadmium: a cross sectional epidemiological study. *Occup Environ Med.* 2000;57(1):19-27.
- Vladyka AS, Shandra AA, Homa RE, Voroncov VM. Nocicepcija i antinocicepcija: teorija i praktika [Nociception and antinociception: theory and practice]. Vinnica: Kashteljanov Publ.; 2012. 176 p. In Russian
- Bragin ER Nejrohimicheskie mehanizmy reguljacii bolevoj chuvstvitel'nosti [Neurochemical mechanisms of regulation of pain sensitivity]. Moskva: Universitet druzhby narodov Publ.; 1991. 247 p. In Russian
- Hawthorn J, Redmond K. Pain causes and management London: Blackwell Science Ltd.;
 1998. 256 p.
- 12. Rukovodstvo po laboratornym zhivotnym i al'ternativnym modelyam v biomeditsinskikh issledovaniyakh: ucheb. posobie [Guidelines on laboratory animals and alternative models in biomedical research: a Training manual]. Karkishchenko NN, Gracheva SV, editors. Moscow: Profile-2C Publ.; 2010. 358 p. In Russian
- 13. Yamano T, Shimizu M, Noda T. Comparative effects of repeated administration of cadmium on kidney, spleen, thymus, and bone marrow in 2-, 4-, and 8-month-old male wistar rats. *Toxicological sciences*. 1998;46(2):393-402. doi: 10.1093/toxsci/46.2.393
- 14. Le Bars D, Gozariu M, Cadden SW. Animal models of nociception. *Pharmacol. Rev.* 2001;53(4):597-652.

- 15. Mulik AB, Shatyr UA. A universal method for determining the pain sensitivity treshold in traditianal laboratory animals. *Russian Journal of Pain*. 2012;2:7-10. In Russian
- Butylin AG, Zvonkova MB, Khomutov AE, Pursanov KA, Slobodyanyuk VS. Heparin action on the antinociceptive properties of apitoxin. *Vestnik of Lobachevsky State University* of Nizhni Novgorod. 2010;2(2):607-610. In Russian
- Glanc S. Mediko-biologicheskaja statistika [Biomedical Statistics]. Danilova JuA. translated from English. Buzikashvili NE, Samojlova DV, editors. Moscow: Praktika Publ.; 1998. 459 p. In Russian
- Das KP, Das PC, Dasgupta S, Dey CD. Serotonergic-cholinergic neurotransmitters' function in brain during cadmium exposure in protein restricted rat. *Biol Trace Elem Res.* 1993;36(2):119-127. doi: 10.1007/BF02783170
- 19. Hinkle PM, Kinsella PA, Osterhoudt KC. Cadmium uptake and toxicity via voltage-sensitive calcium channels. *J. Biol. Chem.* 1987;262(34):16333-16337.
- Minami A, Takeda A, Nishibaba D, Takefuta S, Oku N. Cadmium toxicity in synaptic neurotransmission in the brain. *Brain Res.* 2001;894(2):336-339.
- 21. Castoldi AF, Candura SM, Costa P, Manzo L, Costa LG Interaction of mercury compounds with muscarinic receptor subtypes in the rat brain. *Neurotoxicology*. 1996;17(3-4):735-741.
- 22. Li N-C, Lee A, Whitmer RA, Kivipelto M, Lawler E, Kazis LE, Wolozin B Use of angiotensin receptor blockers and risk of dementia in a predominantly male population: prospective cohort analysis. *BMJ*. 2010;340:b54-65. doi: 10.1136/bmj.b5465
- 23. Pelisch N, Hosomi N, Ueno M, Masugata H, Murao K, Hitomi H, Nakano D, Kobori H, Nishiyama A, Kohno M. Systemic candesartan reduces brain angiotensin II via downregulation of brain renin-angiotensin system. *Hypertens Res.* 2010;33(2):161-164.

Received 20 June 2014; Revised 15 July 2014; Accepted 27 August 2014.

Shylina VV, KhusainovDR, Koreniuk II, Cheretaev IV. Influence of cadmium intoxication on rats' pain sensitivity before and after blocking D₂-, 5HT₃-and AT₁-receptors. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;4(28):169-179. In Russian, English summary