

---

---

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 1, 2021

---

---

## ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

Математическое моделирование популяционной динамики на основе рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Ч. I

*Е. Я. Фрисман, О. Л. Жданова, М. П. Кулаков, Г. П. Неверова, О. Л. Ревуцкая* 3

---

## ГЕНЕТИКА

Изменчивость хлоропластной ДНК видов *Oxytropis* секции *Polyadena* (Fabaceae) Азиатской России: популяционный анализ и филогенетические связи

*А. Б. Холина, М. М. Козыренко, Е. В. Артюкова, Т. Э. Позднякова* 19

---

## МИКРОБИОЛОГИЯ

Коронавирусные инфекции животных: будущие риски для человека

*И. М. Донник, Иг. В. Попов, С. В. Серeda, Ил. В. Попов, М. Л. Чикиндас, А. М. Ермаков* 30

---

## БОТАНИКА

Модульная структура соцветий двух видов рода *Hydrangea* L.

*И. М. Кокшеева, Д. В. Нехайченко* 44

---

## ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Фотосинтетическая активность *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Phaeophyta: Fucales) Баренцева моря в период приливно-отливного цикла

*И. В. Рыжик, А. А. Кособрюхов, Е. Ф. Марковская, М. В. Макаров* 55

Особенности функционирования сукцинатдегидрогеназы и малатдегидрогеназы в листьях шпината *Chenopodium foliosum* L. и амаранта *Amaranthus caudatus* L. при солевом стрессе

*А. Т. Епринцев, Д. Н. Федорин, О. С. Федорина* 65

---

## ЗООЛОГИЯ

Структура и формирование капсулы вокруг скребня *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 в естественном паразитическом хозяине – рыбе *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904. Ч. I. Структура капсулы из рыб, инвазированных естественным образом

*Е. М. Скоробрехова, В. П. Никишин* 73

Грибовидные тела палочников (Phasmatodea: Insecta): структура и источники формирования

*А. А. Панов* 83

---

## ЭКОЛОГИЯ

Распределение запасов фитомассы и биогенных элементов в древостоях лиственницы Гмелина в Центральной Эвенкии (на примере малого водосборного бассейна)

*С. Г. Прокушкин, О. А. Зырянова, А. С. Прокушкин* 93

Пространственное распределение беспозвоночных животных в почвах юго-восточной части Большеземельской тундры

*А. А. Таскаева, Т. Н. Конакова, А. А. Колесникова, А. А. Кудрин, А. Н. Панюков, Е. М. Лаптева* 103

---

---

# Contents

---

---

No. 1, 2021

---

---

## Theoretical and Evolutionary Biology

Mathematical Modeling of Population Dynamics Based on Recurrent Equations:  
Results and Prospects. H. I

*E. Ya. Frisman, O. L. Zhdanova, M. P. Kulakov, G. P. Neverova, and O. L. Revutskaya* 3

---

## Genetics

Chloroplast DNA Variability in *Oxytropis* Section *Polyadena* (Fabaceae) from Asian Russia:  
Population Analysis and Phylogenetic Relationships

*A. B. Kholina, M. M. Kozyrenko, E. V. Artyukova, and T. E. Pozdnyakova* 19

---

## Microbiology

Coronavirus Infections of Animals: Future Risks to Human

*I. M. Donnik, Ig. V. Popov, S. V. Sereda, Il. V. Popov, M. L. Chikindas, and A. M. Ermakov* 30

---

## Botany

Modular Inflorescences Structure Two Species Genus of *Hydrangea* L.

*I. M. Koksheeva and D. V. Nekhaychenko* 44

---

## Plant Physiology

Photosynthetic Capacity of the Barents Sea *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753  
(Phaeophyta: Fucales) During the Tidal Cycle

*I. V. Ryzhik, A. A. Kosobryukhov, E. F. Markovskaya, and M. V. Makarov* 55

Features of Functioning of Succinate Dehydrogenase and Malate Dehydrogenase in Spinat Leaves  
*Chenopodium foliosum* L. and *Amaranta Amaranthus caudatus* L. in Salt Stress

*A. T. Eprintsev, D. N. Fedorin, and O. S. Fedorina* 65

---

## Zoology

Structure and Formation of Capsule Around Acanthocephalan *Corynosoma strumosum*  
(Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 in Natural Paratenic Host – a Fish *Hadropareia middendorffii*  
Schmidt, 1904. H. 1. Structure of Capsule from the Naturally Invaded Fish

*E. M. Skorobrekhova and V. P. Nikishin* 73

Mushroom Bodies of Stick and Leaf Insects (Phasmatodea: Insecta):  
Structure and Sources of Formation

*A. A. Panov* 83

---

## Ecology

Phytomass Stock and Biogenic Elements Distribution in Gmelin Larch Stands in Central  
Evenkia (on the Example of Small Watershed)

*S. G. Prokushkin, O. A. Zyryanova, and A. S. Prokushkin* 93

Spacial Distribution of Invertebrates in the Soils of Southeastern Part  
of the Bolshezemelskaya Tundra

*A. A. Taskaeva, T. N. Konakova, A. A. Kolesnikova, A. A. Kudrin,  
A. N. Panjukov, and E. M. Lapteva* 103

---

---

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ  
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 51–76:574.34

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ  
ДИНАМИКИ НА ОСНОВЕ РЕКУРРЕНТНЫХ УРАВНЕНИЙ:  
РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ. Ч. I

© 2021 г. Е. Я. Фрисман\*, О. Л. Жданова\*, \*\*, М. П. Кулаков\*,  
Г. П. Неверова\*, \*\*., @, О. Л. Ревуцкая\*

\*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
ул. Шолом-Алейхема, 4, Биробиджан, 679016 Россия

\*\*Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, ул. Радио, 5, Владивосток, 690041 Россия

@E-mail: galina.nev@gmail.com

Поступила в редакцию 16.06.2020 г.

После доработки 27.07.2020 г.

Принята к публикации 27.07.2020 г.

В обзоре, состоящем из двух частей, описаны подходы к моделированию динамики популяций с использованием дискретных во времени моделей. Представлена эволюция научных идей по пути усложнения дискретных во времени моделей — от модели Мальтуса до современных моделей, учитывающих множество факторов, влияющих на популяционную структуру и динамику и отражающих большой спектр возможных динамических режимов. Приведены наиболее важные и интересные результаты, полученные авторским коллективом в ходе применения рекуррентных уравнений к анализу биологических систем. В первой части обзора рассмотрены динамические эффекты, к которым приводят плотностно-зависимая регуляция, усложнение возрастной структуры, учет половой структуры и влияние внешних факторов.

DOI: 10.31857/S0002332921010069

“Золотой век” математической биологии начался в первой половине XX в. феерическим “всплеском” работ, надолго определивших развитие теоретической экологии и математической популяционной генетики, основы синтетической теории эволюции (Haldane, 1924; Lotka, 1925; Fisher, 1930; Volterra, 1931; Wright, 1931; Kostitzin, 1937; и др.). Математической базой этих работ были модели, построенные с помощью дифференциальных уравнений и удачно описывающие многие феномены, наблюдающиеся в биологических сообществах: колебания численностей, конкурентное вытеснение, полиморфное разнообразие и многое другое.

В начале 1970-х гг. в основном благодаря базовым работам Р. Мэя (May, 1975) и А.П. Шапиро (Шапиро, 1972; Шапиро, Луппов, 1983) математическая популяционная биология пополнилась достаточно простыми, но весьма эффективными моделями, основанными на рекуррентных уравнениях, известных также как модели с дискретным временем или отображения. Эти модели представлялись достаточно адекватными для описания динамики видов, характеризующихся сезонным периодом размножения и стадийностью развития. Если для математиков рекуррент-

ные уравнения служат подспорьем или одним из методов изучения динамики сложных моделей с непрерывным временем, то для математических биологов и системных экологов они выступают самостоятельным объектом исследования, удобным для моделирования динамики популяций. Популярность рекуррентных уравнений связана с довольно простой техникой их построения (например, представление жизненного цикла в виде графа), доступными методами исследования (фазовый портрет, лестница Ламерея и др.), а также несложной интерпретацией модельных уравнений и результатов моделирования. Оказалось, что эти “простенькие” модели даже в одномерном случае, обладают колоссальным разнообразием динамических режимов, сложно эволюционирующих при изменении параметров модели, вплоть до хаотической динамики. Важно, что аналогичное динамическое поведение в моделях с непрерывным временем отмечается в автономных (с постоянными коэффициентами) системах обыкновенных уравнений размерностью не менее 3 или неавтономных с размерностью не менее 2.

Проведены обзор и систематизация основных результатов исследования рекуррентных уравнений в контексте изучения причин и механизмов

изменений общей численности или структуры популяций. Данный обзор не претендует на всесторонний охват большинства результатов. Значительная часть приведенных здесь результатов получена либо коллективом авторов этой статьи, либо совместно с другими исследователями. Многие результаты известны в области динамических систем, а также биофизики и экологии. Однако статья содержит ряд довольно свежих результатов, связанных с развитием классических моделей и использованием современных методов исследования динамических систем применительно к популяционной экологии.

#### ХАРАКТЕР ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ С НЕПЕРЕКРЫВАЮЩИМИСЯ ПОКОЛЕНИЯМИ

Для однолетних растений, многих видов насекомых, некоторых видов рыб, земноводных и пресмыкающихся каждая отдельная популяция представляет собой один возрастной класс, и смежные поколения такой популяции не перекрываются. Если условия среды практически не меняются во времени, то численность некоторого поколения будет определяться только численностью предыдущего поколения. Обозначив через  $N_n$  численность  $n$ -го поколения, можно записать следующее детерминированное уравнение, описывающее динамику численности такой популяции:

$$N_{n+1} = F(N_n),$$

где  $F$  — функция воспроизводства. Простейший вид этого уравнения для

$$F(N_n) = rN_n$$

является моделью Мальтуса, где  $r$  — некоторая постоянная. При этом предполагается, что каждая особь оставляет в следующем поколении в среднем  $r$  потомков независимо от численности родительской популяции:

$$N_{n+1} = rN_n. \quad (1)$$

Решение этого уравнения — геометрическая прогрессия со знаменателем  $r$  и начальным членом  $N_0$ , что фактически идентично экспоненциальному росту численности популяции в отсутствие лимитирующих факторов.

Хорошо известно, что долгий экспоненциальный рост численности в природе никогда не наблюдается. Рано или поздно сказывается действие лимитирующих факторов, поэтому  $r$  в уравнении (1) оказывается функцией численности. Положим  $r = af(N)$ , где  $f(N)$  — функция, описывающая лимитирование,  $a$  — параметр, называемый репродуктивным потенциалом популяции и характеризующий скорость роста популяции в пустоту (т.е.

$a$  выбирается так, чтобы выполнялось равенство  $f(0) = 1$ ). Теперь вместо уравнения (1) получаем

$$N_{n+1} = aN_n f(N_n). \quad (2)$$

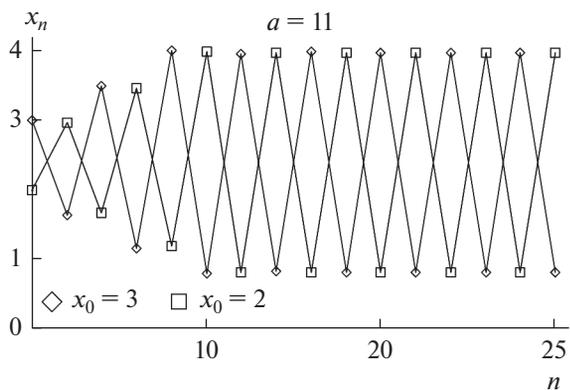
Такие модели исследовали А.П. Шапиро (Шапиро, 1972; Шапиро, Луппов, 1983) и Р. Мэй (May, 1975). Они показали, что динамика численности популяции, описываемая уравнением (2), может быть весьма сложной, если функция  $F(N) = aNf(N)$  убывает при больших значениях  $N$  достаточно быстро (например, быстрее, чем  $1/N^2$ ). Особенность этих моделей заключается в том, что при увеличении репродуктивного потенциала популяции происходит потеря устойчивости равновесия, которая сопровождается возникновением двухлетних колебаний.

Конкретизируя вид функции  $f(N)$ , для уравнения (2) численно можно построить траектории при различных начальных условиях. Хорошо изучены дискретный аналог модели Ферхюльста, для которого  $f(N) = 1 - kN$ , и модель, предложенная ихтиологом У. Рикером (Ricker, 1954), для которой  $f(N) = \exp(-kN)$ . При исследовании уравнения (2) обычно исключают масштабный параметр  $k$  и переходят к безразмерным переменным: “относительным” численностям  $x = kN$ . В этом случае дискретный аналог модели Ферхюльста и модель Рикера соответственно имеют вид

$$x_{n+1} = ax_n(1 - x_n), \quad x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n).$$

На рис. 1 приведены решения модели Рикера при различных начальных условиях: два 2-летних цикла с различными фазами колебаний. Соответственно, такая система оказывается бистабильной: согласно одним начальным условиям решения сходятся к одному 2-летнему циклу, а согласно другим — к другому (рис. 1). О такой бистабильности свидетельствуют результаты лабораторных экспериментов (Henson *et al.*, 1998), показывающие, что при одной и той же начальной численности и схожих, но не идентичных условиях в популяциях мучного хрущака *Tribolium castaneum* могут наблюдаться два разных противофазных периодических режима, т.е. наблюдается фазовая мультистабильность.

При дальнейшем увеличении репродуктивного потенциала решения уравнения сходятся к устойчивым 4-летним циклам, затем к 8-летним циклам и т.д. Описанные изменения характера динамики численности принято называть первой серией бифуркаций, а сценарий образования этих циклов — сценарием удвоения периода, универсальным для любого унимодального отображения (универсальность Фейгенбаума) (Feigenbaum, 1983). Он приводит и к соответствующему усложнению фазовой мультистабильности. При еще больших значениях параметра  $a$  поведение численности популяции теряет сколько-нибудь регулярный характер и становится хаотическим.



**Рис. 1.** Траектории модели Рикера при различных начальных условиях (значениях  $x_0$ ): 2-летние циклы разных фаз.  $x$  — относительные значения численности популяции,  $n$  — номер поколения,  $a$  — репродуктивный потенциал.

Зоны хаотического поведения перемежаются с “окнами” периодического, т.е. регулярного поведения.

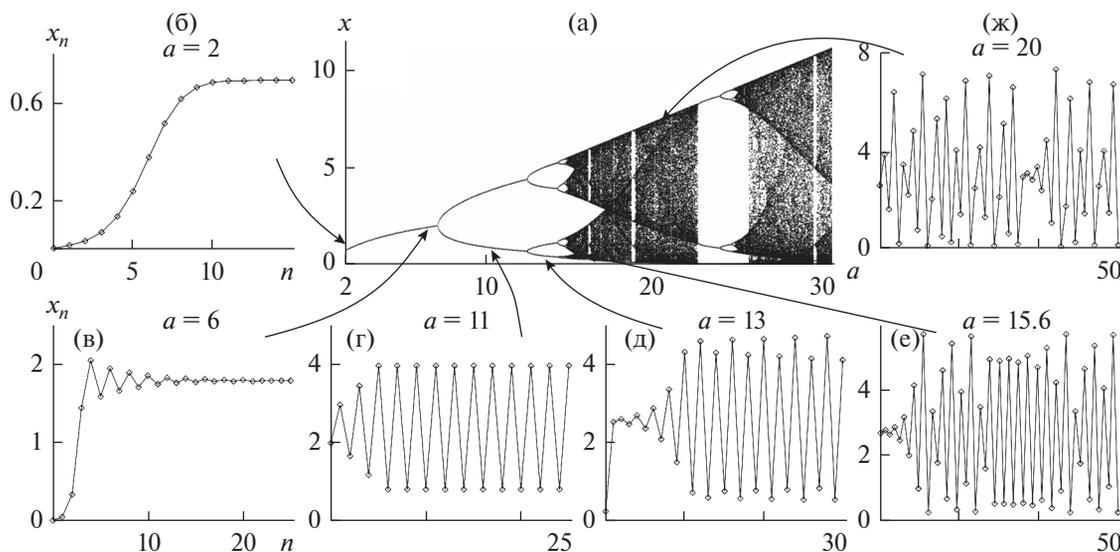
Для любого конкретного вида функции  $f(N)$  в уравнении (2) численно можно построить бифуркационную диаграмму, характеризующую предельные траектории в зависимости от коэффициента  $a$  (рис. 2а). На рис. 2б–ж приведены решения уравнения Рикера (последовательности, порождаемые рекуррентным уравнением при разных значениях  $a$  и различных начальных значениях  $x_n$ ).

Частный случай, обобщающий уравнения Ферхюльста и Рикера, — трехпараметрическая модель Хассела (Hassell, 1975):

$$N_{n+1} = aN_n / (1 + kN_n)^\beta.$$

Эта модель позволяет исследовать динамику численности популяции при различной интенсивности экологического лимитирования, характеризующегося параметром  $\beta$ , увеличение которого приводит к росту скорости убывания  $f(x) = 1/(1+x)^\beta$  при больших значениях  $x$ . Так, при малых значениях  $\beta$  ( $\beta < 2$ ), т.е. при слабом лимитировании, немонотонных режимов динамики численности не наблюдается ни при каких значениях  $a$ , характеризующего скорость размножения вида. Это справедливо, например, при  $\beta = 1$ , т.е. для случая, когда модель Хассела переходит в модель Бивертон–Холта. Однако при больших значениях  $\beta$  ( $\beta > 3$ ) монотонное увеличение параметра  $a$  приводит к осуществлению первой серии бифуркаций, а затем и к возникновению хаотического режима динамики, т.е. к бифуркациям, аналогичным в модели Рикера.

При больших фиксированных значениях  $a$  ( $a \geq 30$ ) рост параметра  $\beta$  приводит к таким же изменениям режима динамики численности популяции, что и рост параметра  $a$  при фиксированных значениях  $\beta$ . Различие заключается в том, что при росте  $\beta$  бифуркации происходят на фоне снижения равновесного уровня численности, тогда как при росте  $a$  — на фоне его увеличения. Таким образом, пространство параметров  $a$  и  $\beta$  разбивается на ряд областей, каждая из которых характеризуется своим типом динамического поведения.



**Рис. 2.** Бифуркационная диаграмма (а) и решения (б–ж) уравнения Рикера при разных значениях репродуктивного потенциала — параметра  $a$ . б — монотонное схождение к равновесию, в — затухающие колебания, г — 2-летний цикл, д — 4-летний цикл, е и ж — нерегулярная динамика.

Исследование режимов динамического поведения в моделях Рикера, Хасселла и других позволяет обнаружить некоторые общие закономерности, проявляющиеся при достаточно больших значениях репродуктивного потенциала и степени экологического лимитирования, когда динамика численности может оказаться хаотической или близкой к ней (интервально-периодической). Если начальное значение численности невелико, то достаточно продолжительное время будет наблюдаться ее медленный рост (который может сопровождаться в отдельных поколениях даже небольшими спадами), после чего произойдет резкое увеличение численности, сопровождающееся в следующей генерации значительным уменьшением ее до значения, близкого к начальному. Эти периодические “переломы” не будут, однако, возвращать популяцию точно на начальный уровень. Следовательно, несмотря на явный периодический характер изменения численности, не будет обнаружено полных совпадений ни значений численности, ни числа генераций в фазе возрастания (Шлюфман и др., 2013). Подобное нестрогое периодическое поведение численности характерно для многих естественных популяций высших организмов, особенно насекомых (например, саранчи, кузнечиков, ночных мотыльков).

Часто попытки применения одномерных моделей с дискретным временем к описанию и прогнозу динамики конкретных природных популяций оказывались малопродуктивными: модельные кривые, отлавливая тенденции изменения численности, статистически плохо описывали наблюдаемую динамику реальных популяций (Шапино, Луппов, 1983; Dennis, Taper, 1994; Myers *et al.*, 1999; Фрисман и др., 2007, 2015a; Nedorezov, Sadykova, 2008; Недорезов, 2010; Тарасов и др., 2012). В ряде случаев модельное описание удавалось улучшить при введении в уравнения запаздывания (Недорезов, 1986; Turchin, 1990, 2003; Исаев и др., 2001; Berryman, Turchin, 2001; Nedorezov, 2012; Sadykova, Nedorezov, 2013; Nedorezov, Sadykova, 2015). Регуляция с запаздыванием возникает в природных популяциях в результате межвидового взаимодействия или в случаях, когда высокая плотность популяции негативно сказывается на воспроизводстве следующего поколения (Prout, McChesney, 1985; Turchin, 1990; Williams, Liebhold, 1995). Наиболее убедительные результаты были получены для модели Рикера (Морана–Рикера) и ее модификации с запаздыванием (Kendall *et al.*, 1999; Turchin, 2003; Turchin *et al.*, 2003; Bechtol, Kruse, 2009; Sadykova, Nedorezov, 2013; Nedorezov, Sadykova, 2015). В частности, была предпринята попытка описания и анализа динамики *Zeiraphera diniana* Gn. на основе модели Рикера при различных значениях лага (Sadykova, Nedorezov, 2013; Nedorezov, Sadykova, 2015).

## ХАРАКТЕР ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ С НЕПЕРЕКРЫВАЮЩИМИСЯ ПОКОЛЕНИЯМИ С УЧЕТОМ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ (СТАДИЙНОСТИ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ)

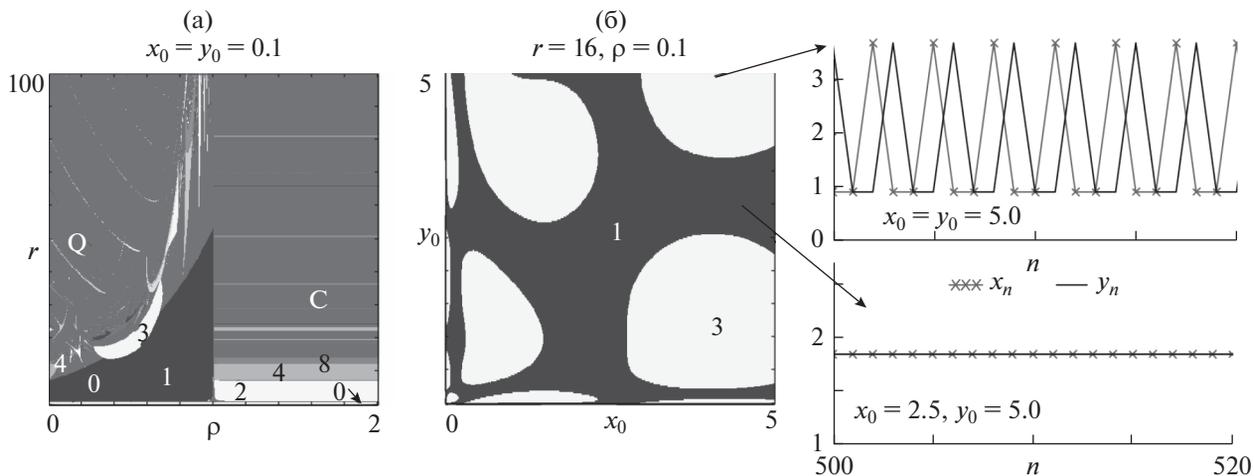
При моделировании динамики популяции помимо сезонности размножения необходимо учитывать ее возрастную структуру, поскольку выживаемость и степень участия в размножении особей разного возраста различаются. Действительно, в жизненном цикле любого организма можно выделить несколько возрастных ступеней, определяемых в некоторых единицах времени, например в годах (Leslie, 1945; Caswell, 2001). В случае когда возраст особей неизвестен, классификация особей в структурированной популяции происходит не по их хронологическому возрасту, а по стадии развития (Lefkovitch, 1965; Caswell, 2001; Логофет, Клочкова, 2002; Logofet, 2008). Тогда популяция распадается на некоторое число групп, способ разбиения на которые, как правило, определяется биологическими особенностями организмов. Так, модель динамики популяции с неперекрывающимися поколениями  $x_{n+1} = ax_n \exp(-x_n)$  с учетом стадийности развития особей принимает вид

$$\begin{aligned} X_{n+1} &= BY_n \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n), \\ Y_{n+1} &= sX_n, \end{aligned} \quad (3)$$

где  $X_n$  – численность годовалых особей,  $Y_n$  – численность половозрелых особей в  $n$ -м периоде размножения (точнее, к началу периода размножения в  $n$ -м году),  $B$  – репродуктивный потенциал половозрелых особей,  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты, характеризующие степени воздействия численностей особей ювенильной и зрелой групп на уменьшение рождаемости,  $s$  – выживаемость особей на втором году жизни. Исследование модели (3) удобно проводить в пространстве параметров  $\rho = \alpha/(s\beta)$  и  $r = sB$ , где  $\rho$  описывает относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование воспроизводства, а  $r$  характеризует репродуктивный потенциал особей с учетом выживаемости молоди.

Оказалось, что нетривиальное равновесие системы (3) может терять устойчивость как по сценарию удвоения периода, так и по сценарию Неймарка–Сакера – дискретного аналога бифуркации Пуанкаре–Андропова–Хопфа, приводящего к квазипериодической динамике (Кузнецов и др., 2012). В результате дискретные во времени модели с учетом стадийной структуры способны описывать не только длиннопериодические колебания, которые наблюдаются в моделях с непрерывным временем, но и “зашумленные колебания”.

Современные вычислительные технологии позволяют идентифицировать области различных



**Рис. 3.** а – карта динамических режимов системы (3). Числа – периоды колебаний численности, Q – квазипериодическая динамика, С – хаотическая динамика, 0 – вырождение популяции. б – бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов в области мультистабильности, дополненные траекториями модели при разных начальных условиях.

динамических режимов в пространстве параметров модели и получить карты динамических режимов. Карта динамических режимов модели (3), приведенная на рис. 3, в своей левой части демонстрирует картину, характерную для бифуркации Неймарка–Сакера, которая состоит в возникновении области квазипериодических режимов Q с погруженной в нее системой языков Арнольда, в правой части – каскад бифуркаций удвоения периода (рис. 3а). Следовательно, если уровень рождаемости лимитируется преимущественно численностью зрелых особей, тогда возникают квазипериодические колебания. Когда рождаемость уменьшается с ростом численности ювенильной группы, т.е.  $\rho > 1$ , то увеличение репродуктивных способностей особей приводит к периодическим колебаниям численности.

На рис. 3б представлены бассейны притяжения динамических режимов модели (3) в области мультистабильности, где 3-летний цикл устойчив одновременно с равновесным состоянием. При одних начальных условиях система стабилизируется, а при других демонстрирует трехлетние колебания. Отметим, что подобная мультистабильность была показана ранее, в частности, для двумерного отображения Эно и некоторых его модификаций (Saucedo-Solorio *et al.*, 2002; Shrimali *et al.*, 2008; Pisarchik, Feudel, 2014; и др.). Для отображения Эно продемонстрирован механизм рождения 3-летнего цикла и предельной инвариантной кривой на его основе, сосуществующих с неподвижной точкой (Romera *et al.*, 2001).

Мультистабильность в рамках рекуррентных моделей динамики структурированных популяций позволяет по-новому взглянуть на общебиологические проблемы и отметить существующие

фундаментальные закономерности, которые до этого оставались незамеченными. В частности, мультистабильность позволяет объяснить наблюдаемые различия в динамике численности популяций одного вида, обитающих в практически идентичных условиях. В рамках локальной популяции явление мультистабильности дает возможность объяснить как возникновение, так и исчезновение колебаний численности, а также смену периода наблюдаемых колебаний. К наиболее ярким примерам смен динамических режимов относятся исчезновения циклов в популяциях лемминга (Coulson, Malo, 2008; Kausrud *et al.*, 2008; White, 2011) и некоторых видов полевков (Henttonen, Wallgren, 2001; Cornulier *et al.*, 2013). При этом следует понимать, что изменение в модели характера динамики может произойти не только в случае существования нескольких режимов динамики при одних и тех же значениях параметров, но и вследствие фазовой мультистабильности, когда под действием возмущения переменной уравнения модельная траектория осуществляет прыжки по бассейнам притяжения разных фаз одного и того же динамического режима. При этом чем больше период наблюдаемых колебаний, тем больше фаз этого цикла со своими бассейнами притяжения может существовать, что в условиях нестационарной среды будет усложнять динамику популяции.

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ С ДВУМЯ СТАДИЯМИ РАЗВИТИЯ

Рассмотрим популяцию с возрастной структурой, которая к началу очередного сезона размножения может быть представлена совокупностью

двух классов: младшего с численностью  $X_n$  и старшего с численностью  $Y_n$  в  $n$ -й сезон размножения. Период размножения заканчивается появлением новорожденных особей следующего поколения. Будем предполагать, что времени между двумя последовательными периодами размножения достаточно для развития новорожденных до состояния младшего возраста. Допустим, что выживаемость и репродуктивная способность особей старшего возрастного класса не зависят от их хронологического возраста. Это правомерно для организмов с небольшим временем жизни, включающим в себя 2–3 периода размножения, как у многих насекомых, рыб, мелких млекопитающих, 2- и 3-летних растений и др. Можно записать следующую систему уравнений, описывающую динамику рассматриваемых возрастных групп в смежных поколениях:

$$\begin{cases} X_{n+1} = A_1(X_n, Y_n)X_n + A_2(X_n, Y_n)Y_n \\ Y_{n+1} = B(X_n, Y_n)X_n + C(X_n, Y_n)Y_n \end{cases}, \quad (4)$$

где  $A_1$  и  $A_2$  – рождаемости,  $B$  и  $C$  – выживаемости младшего и старшего возрастных классов соответственно. Если  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $B$  и  $C$  считаются константами, то система (4) – частный случай линейной матричной модели Лефковича (Lefkovich, 1965; Caswell, 2001), активно развиваемой как в теоретическом, так и в прикладном плане во многих исследованиях, например в работах Д.О. Логофета с соавт. (Logofet *et al.*, 2006; Логофет, Белова, 2007; Логофет и др., 2017; Logofet, 2019). В частности была предложена матричная модель, ориентированная на описание динамики ценопопуляции незабудочника *Eritrichium caucasicum*, а также проведена калибровка модели (Логофет и др., 2016; Logofet *et al.*, 2018).

Вместе с тем у большинства биологических видов наблюдается плотностно-зависимая регуляция роста численности популяции (Lack, 1954; Гиммельфар и др., 1974; Даждо, 1975; Одум, 1975; Уильямсон, 1975; Свирежев, Логофет, 1978; Voer, Reddingius, 1996; Gurney, Nisbet, 1998; Inchausti, Ginzburg, 1998; Ginzburg, Colyvan, 2004; Barraquand *et al.*, 2017). Основное проявление плотностно-зависимой регуляции рождаемости – стресс-синдром, приводящий к снижению половой активности и уменьшению плодовитости особей, вплоть до рассасывания части заложенных эмбрионов. В частности, это характерно для подверженных сильным колебаниям численности видов, например для леммингов и полевков (Даждо, 1975; Чернявский, Лазуткин, 2004; Фрисман и др., 2010а; Новиков и др., 2012; Krebs, 2013). При моделировании динамики популяций таких видов выживаемости можно считать константами  $B(X, Y) = b$ ,  $C(X, Y) = c$ , а рождаемость по аналогии с моделью Рикера можно записать в виде

$$A_i(X, Y) = r_i \exp(-\alpha X - \beta Y),$$

где  $r_1$  и  $r_2$  – репродуктивные потенциалы младшей и старшей возрастных групп,  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия численностей неполовозрелого и половозрелого возрастных классов на уменьшение рождаемости. С учетом этого и после перехода к безразмерным переменным  $x = b\beta X$  и  $y = \beta Y$  модель (4) может быть преобразована к виду

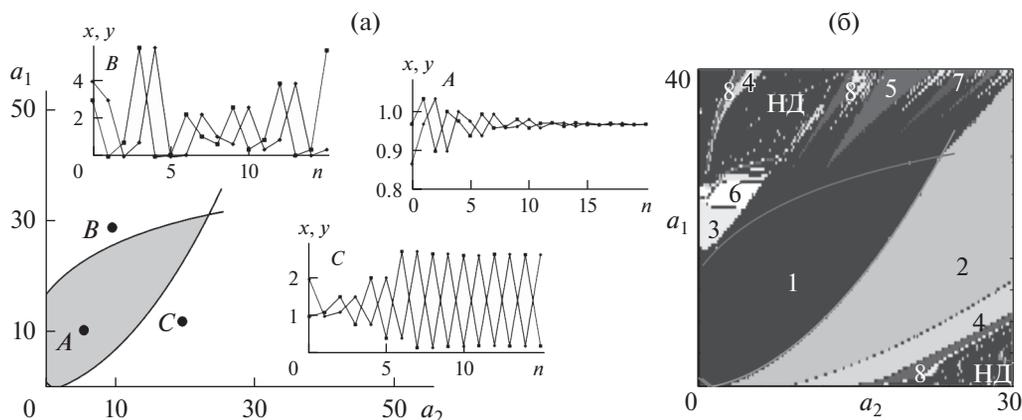
$$\begin{cases} x_{n+1} = (a_1 x_n + a_2 y_n) \exp(-\rho x_n - y_n), \\ y_{n+1} = x_n + c y_n, \end{cases} \quad (5)$$

где  $a_1 = r_1$  и  $a_2 = br_2$  – новые обозначения коэффициентов, характеризующих репродуктивные потенциалы, а  $\rho = \alpha/(b\beta)$  описывает относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование воспроизводства. Модель (5) в первую очередь ориентирована на описание динамики популяций, характеризующихся быстрой скоростью созревания молодежи. В таких популяциях зрелые особи приносят несколько пометов за сезон, а подростки сеголетки в течение этого же сезона достигают зрелости, начинают размножаться и приносить потомство.

Отметим, что частный случай модели (5) при  $a_1 = 0$  соответствует ситуации, когда молодежь достигает зрелости и начинает участвовать в размножении через год (Фрисман и др., 2010в; Frisman *et al.*, 2011; Ревуцкая и др., 2016; Neverova *et al.*, 2018).

Было также проведено исследование модели (5) и показано, что падение рождаемости с ростом численности особей оказывается эффективным механизмом регуляции роста численности (Фрисман и др., 2015б; Frisman *et al.*, 2016; Neverova *et al.*, 2019). Однако при больших репродуктивных возможностях и высокой выживаемости особей падение рождаемости с ростом численности может привести к потере устойчивости и возникновению колебаний. Так, при относительно больших значениях  $a_2$  или  $\rho$  ( $\rho \geq 1$ ), т.е. в случае когда вклад в размножение вносит в основном старший возрастной класс, а лимитирование рождаемости осуществляется преимущественно младшим возрастным классом, потеря устойчивости, как и в исходной одномерной модели Рикера, сопровождается появлением двухлетних колебаний и последующим каскадом удвоения периода. При этом чем больше значение  $\rho$ , тем при более низком значении репродуктивного потенциала возникают колебания.

При больших значениях  $a_1$  или малых значениях  $\rho$ , т.е. в случаях когда основной вклад в размножение вносят сеголетки, потеря устойчивости сопровождается появлением квазипериодических колебаний (рис. 4а). Интенсивное размножение сеголеток и уменьшение рождаемости с ростом численности размножающихся особей способны



**Рис. 4.** а – эскиз параметрического портрета в пространстве параметров  $a_1$  и  $a_2$ , характеризующих репродуктивные потенциалы младшей и старшей возрастных групп соответственно, и примеры динамических режимов модели (5). При значениях параметров, попадающих в криволинейный серый треугольник, наблюдается переход к равновесию. Пример такой динамики для значений параметров, соответствующих точке  $A$ , приведен на графиках  $A$ . При значениях параметров, лежащих над верхней кривой, наблюдаются квазипериодические колебания: точка  $B$  и соответствующие графики  $B$ . При значениях параметров, находящихся под нижней кривой, наблюдается циклическая динамика: точка  $C$  и соответствующие графики  $C$  – колебания с периодом 2.  $x, y$  – относительные численности младшего и старшего возрастных классов,  $n$  – номер поколения. б – карта динамических режимов модели (5) в пространстве параметров  $a_1$  и  $a_2$ . Числа – периоды колебаний численности, НД – нерегулярная динамика.

привести к возникновению сложноорганизованных колебаний численности. Именно этот механизм, по-видимому, определяющий в поведении численности мелких млекопитающих, таких как лемминги и некоторые полевки (Чернявский, Лазуткин, 2004; Krebs, 2013).

В параметрическом пространстве модели (5) наряду с нерегулярной динамикой существуют области с регулярной динамикой – периодическими колебаниями (рис. 4б). Важное различие в поведении систем динамики популяций с перекрывающимися поколениями и популяций с неперекрывающимися поколениями – реализация каскада бифуркаций удвоения периода не только с ростом репродуктивных потенциалов особей, но и при изменении значений параметра, характеризующего лимитирование рождаемости.

В ходе исследования моделей с возрастной структурой была обнаружена мультистабильность. Например, возможен переход к устойчивому нетривиальному равновесию или устойчивым 3- или 4-летним колебаниям. Тип динамического режима определяется в этом случае начальными условиями, небольшая вариация которых способна изменить тип динамики. Отметим, что периодические изменения численности с преобладанием 3–4-летних циклов наблюдались в популяциях леммингов и некоторых видов полевок рода *Clethrionomys*, обитающих в лесотундре и северной части лесной зоны Голарктики (Чернявский, Лазуткин, 2004).

#### МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ В МОДЕЛЯХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ С УЧЕТОМ ВОЗРАСТНОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУР

Исследованием дискретных во времени математических моделей динамики численности популяций с возрастной и половой структурой занимались многие авторы (Caswell, Weeks, 1986; Lindstrom, Kokko, 1998; Caswell, 2001; Shyu, Caswell, 2016; и др.). В результате изучения соответствующих моделей было показано (Frisman *et al.*, 1982; Caswell, Weeks, 1986; Lindstrom, Kokko, 1998; Caswell, 2001; Фрисман и др., 20106; Revutskaya *et al.*, 2012), что на характер динамики популяции влияют такие факторы, как размер гарема, плотностно-зависимая регуляция численности, конкуренция самцов за самку, особенности территориального распределения самок и самцов.

Рассмотрим популяцию с сезонным характером размножения, состоящую из трех групп: младшей, включающей в себя неполовозрелых особей ( $P$ ), и двух старших, представленных половозрелыми самками ( $F$ ) и самцами ( $M$ ) в  $n$ -й сезон размножения. Предполагается, что в времени между двумя последовательными периодами размножения достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния.

Предполагается, что рождаемость зависит от соотношения численностей половозрелых самок и самцов и может быть описана с помощью функции образования пар (Caswell, Weeks, 1986):

$$c(F_n, M_n) = 2F_n M_n / (F_n/h + M_n),$$

где  $h$  соответствует среднему размеру гарема и характеризует тип брачных отношений в популяции (при моногамии  $h = 1$ , при полигинии  $h > 1$ , при полиандрии  $h < 1$ ). Для того чтобы избежать “завышения” рождаемости для популяций, в которых самки дают потомство 1 раз за сезон размножения, функцию образования пар можно преобразовать к виду (Bessa-Gomes *et al.*, 2010)

$$c(F_n, M_n) = \min[F_n, 2F_n M_n / (F_n/h + M_n)].$$

Условие переключения функции образования пар соответствует балансу полов в популяции и имеет вид  $F = hM$ , где  $hM$  – число самок, которое может быть потенциально оплодотворено самцами численностью  $M$  со средним размером гарема  $h$ .

Модели с функцией образования пар могут применяться для анализа и описания динамики насекомых, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих (Frisman *et al.*, 1982; Molnar *et al.*, 2008; Miller, Inouye, 2011; Gerber, White, 2014).

Предположим, что выживаемости неполовозрелых самок и самцов до момента достижения половой зрелости не различаются и линейно убывают с ростом численностей возрастных классов, причем влияние половозрелых самок и самцов полагается одинаковым:

$$w_1 = w_2 = 1 - \alpha P - \beta(F + M),$$

где  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты, характеризующие интенсивность снижения выживаемости молоди, которое вызвано конкурентным взаимодействием между половозрелыми классами соответственно. Будем полагать, что при отрицательных значениях, возникающих при больших численностях, функция выживаемости молоди обнуляется. С биологической точки зрения это можно интерпретировать как гибель приплода соответствующего года в силу высокой внутривидовой конкуренции за ресурсы.

С учетом описанных предположений модель может быть записана системой трех рекуррентных уравнений:

$$\begin{cases} P_{n+1} = a \min[F_n, 2F_n M_n / (F_n/h + M_n)], \\ F_{n+1} = \delta[1 - \alpha P_n - \beta(F_n + M_n)]P_n + sF_n, \\ M_{n+1} = (1 - \delta)[1 - \alpha P_n - \beta(F_n + M_n)]P_n + vM_n, \end{cases} \quad (6)$$

где  $a$  – коэффициент рождаемости (среднее число потомков, приходящихся на одну брачную пару);  $\delta$  – доля самок среди новорожденных;  $s$  и  $v$  – выживаемости половозрелых самок и самцов соответственно.

Потеря устойчивости равновесия системы (6) может происходить по сценариям Неймарка–Сакера и удвоения периода. С дальнейшим изменением модельных параметров возможен переход к хаотической динамике. Отметим, что наблюдаемые сложные бифуркации характерны и для дру-

гих отображений, например трехмерного отображения Эно и его модификаций (Gonchenko, Gonchenko, 2016; Jiang *et al.*, 2016; и др.). В параметрическом пространстве модели (6) имеются области мультистабильности. Фазовое пространство модели дробится бассейнами притяжений сосуществующих динамических режимов. В динамике реальных популяций “перескоки” по бассейнам соответствуют смене динамического режима, которая проявляется либо как изменение периода колебаний, либо как возникновение или исчезновение флуктуаций. Сосуществующие режимы возникают как в результате бифуркаций, так и вследствие переключения функции образования пар.

Исследование модели (6) выявило сложные связи между соотношением численностей полов и характером динамического поведения популяции (Ревуцкая и др., 2017). В популяциях, динамика которых может быть описана моделью (6), переходы между разными режимами возникают не только в результате изменений популяционных параметров, определяющих процессы воспроизводства и саморегуляции, но и в силу смены принципа образования пар. Выявленная мультистабильность позволяет заключить, что вариация численности популяции, ведущая к изменению отношения численностей полов, усложняет динамику популяции. При этом возникают трудности при идентификации типа наблюдаемого динамического режима, поскольку траектория формируется под воздействием процессов саморегуляции и смены типа образования пар, вызванной различием численностей полов.

### СМЕНА РЕЖИМОВ ДИНАМИКИ В ПОПУЛЯЦИЯХ: ВЛИЯНИЕ МОДИФИЦИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

Влияние внешних факторов на циклическую динамику популяций – важное направление исследований в математической экологии. При этом анализируются не только закономерные колебания численности, но и явные переходы от одних динамических режимов к другим. Степень влияния внешних и внутривидовых факторов не одинакова для различных видов растений и животных. Более того, она может значительно изменяться даже для одного и того же вида в зависимости от того, в какой природно-климатической зоне он обитает.

В рамках данного раздела, рассматривается ситуация, когда динамика популяции определяется как процессами авторегуляции, так и влиянием внешних факторов.

*Влияние случайных факторов на динамику популяции с двумя возрастными классами.* Применение модели (5) к описанию динамики популяции ры-

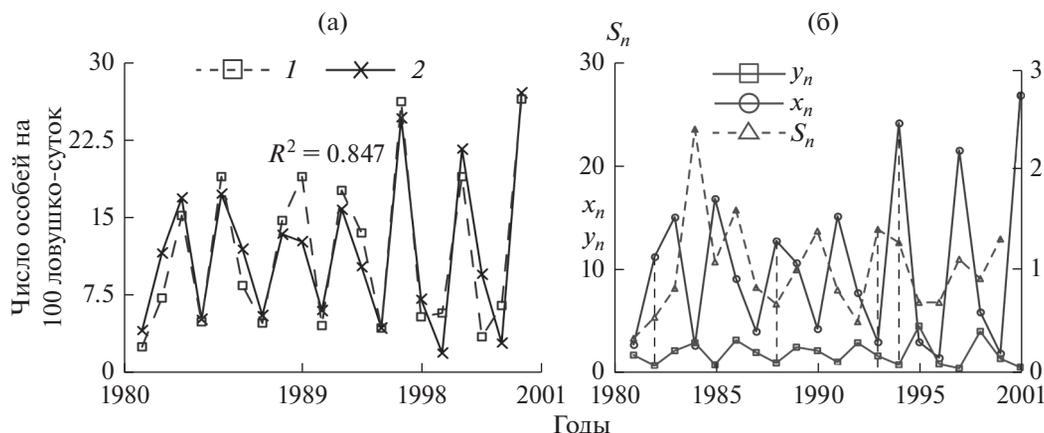


Рис. 5. а – 1 и 2 – реальная и модельная годовая динамика популяции рыжей полевки соответственно; б – динамика относительных численностей сеголеток ( $x$ ) – особей, рожденных в текущем году – и взрослых особей ( $y$ ), а также средних значений гидротермического коэффициента Селянинова ( $S$ ).

жей полевки *Myodes glareolus* на основе данных многолетних учетов на территории Удмуртского стационара (Жигальский, 2011) дало удовлетворительную аппроксимацию. Модельная траектория описывает тенденцию динамики, однако не полностью улавливает пики численности популяции рыжей полевки (Фрисман и др., 2015б). По-видимому, расхождение данных наблюдений и моделирования связано с влиянием внешних факторов.

Один из основных факторов, влияющих на репродуктивную активность многих грызунов, – запас кормовых ресурсов. Рост активности размножения при увеличении обилия корма носит “взрывной” характер. При прочих равных условиях этот процесс можно описать экспоненциальной функцией. Такой подход, в частности, был успешно применен для описания зависимости роста активности размножения маньчжурских белок при увеличении урожайности кедровых орехов (Ashichmina *et al.*, 1985). Адекватных прямых оценок обилия кормов для рыжей полевки, по-видимому, не существует. Мы предлагаем использовать в качестве индикатора обилия кормовых запасов гидротермический коэффициент Селянинова ( $S_n$ ), который характеризует влагообеспеченность территории. Внешний фактор позволил отловить основные пики численности популяции и улучшить адекватность модели. Это связано с тем, что коэффициенты, характеризующие репродуктивные потенциалы особей, не постоянны, их значения зависят от влагообеспеченности территории (рис. 5).

Дальнейшее исследование модели с двумя возрастными классами с учетом влияния климатических факторов на процессы воспроизводства показало, что численность популяции постоянно переходит из одного бассейна в другой и лишь в

отдельные годы ненадолго задерживается в диапазоне значений параметров, при которых наблюдаются сходные режимы динамики (Neverova *et al.*, 2019).

*Влияние промыслового изъятия на динамику структурированной популяции.* Влияние промыслового изъятия на динамику численности популяций рассмотрено многими исследователями (Ricker, 1954; Beverton, Holt, 1957; Beddington, May, 1977; Скалецкая и др., 1979; Абакумов, 1993; Lande *et al.*, 1997; Braumann, 2002; Jensen, 2002; Runge, Johnson, 2002; Фрисман, Ласт, 2005; Ильин, 2007; Rolland *et al.*, 2011; Wikstrom *et al.*, 2012; Cid *et al.*, 2014; Isomaa *et al.*, 2014; Абакумов, Израильский, 2016; Segura *et al.*, 2016; и др.). В большинстве случаев решались задачи оптимизации промыслового изъятия.

С проблемой рационального использования самовоспроизводящихся ресурсов одной из первых столкнулась ихтиология. В конце XIX в. было отмечено, что доля некоторых видов рыб (осетр, белуга, сазан, лещ, вобла и др.) в уловах стала уменьшаться с каждым годом. Следовательно, наибольшее развитие получили стратегии, ориентированные на оптимизацию промысла рыбных популяций (Баранов, 1918; Graham, 1935; Ricker, 1954; Schaefer, 1954; Beverton, Holt, 1957; Ricker, 1954; и др.).

Особое внимание было уделено задачам оптимизации промысла для моделей однородной популяции (Свирижев, Елизаров, 1972; Swan, 1975; Скалецкая и др., 1979; Абакумов, 1993). Вместе с тем научно обоснованная эксплуатация биологических ресурсов требует детального изучения их популяционной структуры (Свирижев, Елизаров, 1972; Beddington, Taylor, 1973; Колли, 1979; Скалецкая и др., 1979; Jensen, 1996; Langvatn, Loison, 1999). Во-первых, это обусловлено тем, что по-

полнение популяции – сложный процесс, включающий в себя не только рождаемость, но и выживаемость неполовозрелых особей, а также переходы младших особей в старшие возрастные классы и т.д.; на все эти процессы изменение плотности популяции и промысел оказывают различное влияние (Bergman *et al.*, 2015). Во-вторых, в большинстве случаев экономически выгодно использовать дифференцированный промысел (Колли, 1979). Например, осетровые, сиговые и лососевые рыбы в зависимости от возраста имеют разную промысловую ценность (Фрисман, Ласт, 2005).

Наиболее известны две стратегии управления промыслом, при которых предполагается плотностная регуляция роста популяций. Первая стратегия основана на концепции ежегодных излишков урожая, вторая – на концепции максимального уравновешенного изъятия (Bergman *et al.*, 2015). В ходе исследования динамики двухвозрастной эксплуатируемой популяции было показано, что максимальный устойчивый (оптимальный) промысел возможен при изъятии особей только из одного возрастного класса (Жданова, Фрисман, 2013; Ревуцкая, Фрисман, 2017).

Хорошо известно, что ведение промысла с оптимальной долей изъятия, обеспечивающей максимум равновесного урожая в однородной популяции (т.е. без учета возрастной структуры), приводит к стабилизации ее численности (Фрисман и др., 2003). Вместе с тем оказалось, что динамика эксплуатируемой популяции с возрастной структурой усложняется, если учесть тот факт, что особи разного возраста с различной степенью интенсивности влияют на процессы рождаемости или выживаемости. Было показано, что равновесный промысел из двухвозрастной популяции, основанный на стратегии изъятия с постоянной оптимальной долей, возможен в ограниченной области параметрического пространства, где стационарные решения устойчивы (Неверова и др., 2016, 2017; Ревуцкая, Фрисман, 2017). В случае потери устойчивости равновесной численности эта стратегия приводит к колебаниям и перестает быть как равновесной, так и оптимальной. Стабилизация динамики системы происходит при стратегии промысла, основанной на регулярном изъятии “излишка” численности над значением, соответствующим величине максимального воспроизводства популяции (Ревуцкая, Фрисман, 2017).

Стратегии, основанные на максимальном уравновешенном изъятии, могут привести к катастрофическим последствиям, вплоть до вырождения популяции (Larkin, 1977; Ludwig *et al.*, 1993; Lande *et al.*, 1995; Finley, 2011). Необратимые изменения в эксплуатируемых популяциях могут быть вызваны не только воздействием промысла, но и влиянием процессов саморегуляции в сово-

купности с факторами экзогенной природы, ведущими к вариации скорости роста популяции и, следовательно, к флуктуациям (Fryxell *et al.*, 2010) или даже к смене динамического режима.

Отметим, что работы, в которых учитывается возможность мультистабильности в эксплуатируемых популяциях (Saucedo-Solorio *et al.*, 2002; Pisarchik, Feudel, 2014; Фрисман и др., 2015б), встречаются достаточно редко. Однако такой подход позволяет изучать и учитывать возможность смены динамического режима в эксплуатируемой популяции. В частности, было показано, что для эксплуатируемой двухвозрастной популяции (как с учетом половой структуры, так и без него) сохраняется возможность реализации различных динамических режимов при одних и тех же значениях популяционных параметров в зависимости от начальной численности, характерная для свободно развивающейся популяции (Неверова и др., 2016, 2017; Ревуцкая и др., 2018; Neverova *et al.*, 2018). Следовательно, чтобы стабилизировать динамику, необходимо текущую численность “удерживать” в бассейне притяжения интересующего режима, например, путем уменьшения численности одного из половозрастных классов. Вместе с тем возникают сложности при прогнозировании популяционной динамики, поскольку промысел может сместить текущую численность из одного бассейна притяжения в другой и привести к изменению типа динамики численности.

*Влияние скорости восстановления ресурсов.* Для изучения влияния скорости восстановления ресурсов на динамику популяции предлагается использовать модель Морана–Рикера с запаздыванием

$$x_{n+1} = ax_n \exp\left(-\sum_{i=0}^{i=m} b_i x_{n-i}\right), \quad (7)$$

где  $x_n$  – численность популяции, с которой она вступает в  $n$ -й период размножения,  $a$  – репродуктивный потенциал популяции. Экспоненциальный множитель характеризует экологическое лимитирование роста численности популяции,  $m$  – значения временного лага, т.е. число поколений, в течение которых сказываются ограничения ресурсов жизнедеятельности.

При  $m = 0$  уравнение (7) сводится к классической модели Рикера (Moran, 1950; Ricker, 1954), в которой предполагается, что каждое поколение “получает” одинаковый объем экологических ресурсов, необходимых для жизнедеятельности, независимо от предыдущей истории популяции. Это справедливо для тех видов, ресурсная база которых может полностью восстановиться за время между периодами размножения. При  $m = 1$  предполагается, что ресурсы, необходимые для жизнедеятельности популяции, способны полностью восстановиться за время между двумя сезо-

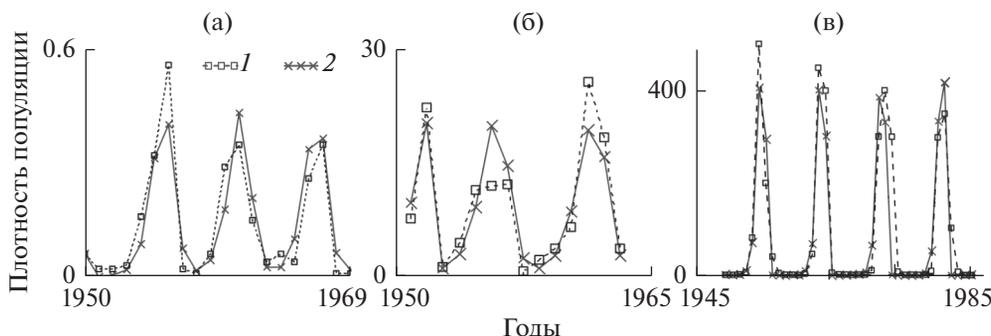


Рис. 6. Результаты описания динамики плотности насекомых моделью Морана–Рикера с лагом 1 год. а – совка сосновая *Panolis flammea*, б – пяденица сосновая *Bupalus piniaria*, в – серая лиственничная листовёртка *Zeiraphera diniana*. 1 и 2 – реальные и модельные данные соответственно.

нами размножения. Уравнение (7) в этом случае принимает вид

$$x_{n+1} = ax_n \exp(-b_0 x_n - b_1 x_{n-1}). \quad (8)$$

Параметр  $b_1$  описывает уменьшение необходимых ресурсов, связанное с их потреблением предыдущим поколением. Уменьшение ресурсов может быть интерпретировано как эквивалентное уменьшение репродуктивного потенциала текущего поколения. Параметр  $b_0$  характеризует интенсивность плотностно-зависимого экологического лимитирования в условиях ограниченности ресурсов, приходящихся на одну особь популяции.

Исследование модели (7) при различных значениях лага показало, что вклад предыдущих поколений в экологическое лимитирование процессов воспроизводства приводит к усложнению динамики популяций (Neverova *et al.*, 2016). В целом зависимость популяционной динамики от скорости восстановления ресурсов приводит к тому, что популяция в большинстве случаев демонстрирует квазипериодическую динамику. Двухлетние колебания возникают, когда ограничение роста численности осуществляется через плотностно-зависимую регуляцию в текущем году.

Модель Морана–Рикера при разных значениях лага применялась для описания динамики популяций насекомых (Neverova *et al.*, 2016). На рис. 6 представлены результаты описания динамики популяций совки сосновой (Neverova *et al.*, 2016), пяденицы сосновой (Neverova *et al.*, 2016) и серой лиственничной листовёртки (Sadykova, Nedozozov, 2013; Nedozozov, Sadykova, 2015) с помощью модели (8). Оценки параметров модели показывают, что во всех случаях  $b_1$  значительно больше  $b_0$  ( $\rho = b_1/b_0$  больше 1), т.е. вклад предыдущего поколения в лимитирование воспроизводства популяции существенно больше вклада текущего поколения. Точечные оценки совки сосновой и пяденицы сосновой располагаются в области квазипериодиче-

ских колебаний, где в случае небольших флуктуаций значений  $a$  и  $\rho$  характер динамики сохраняется. Вместе с тем есть возможность попадания параметров в зону одного из языков Арнольда и перехода от квазипериодической динамики к строго периодической. Точечная оценка параметров для серой лиственничной листовёртки находится в окне периодичности, которое соответствует 18-летним колебаниям. Оценка параметров лежит вблизи границы, разделяющей 9- и 18-летние циклы, и флуктуация значений параметров может привести к смене динамического режима (Neverova *et al.*, 2016).

*Влияние периодических изменений факторов внешней среды.* Особый интерес представляет наличие периодических изменений факторов внешней среды, которые, в частности, могут приводить к периодическому изменению репродуктивного потенциала популяций с сезонным характером размножения. Подобная ситуация может быть описана с помощью уравнения Рикера с периодическим мальтузианским параметром, что позволяет учитывать циклические воздействия как экзогенной, так и эндогенной природы на численность популяции (Шлюфман и др., 2016, 2017, 2018; Фрисман и др., 2019). Исследование показало, что уравнение Рикера с мальтузианским параметром, меняющимся с периодом 2, наряду с мультистабильностью динамических режимов имеет и фазовую мультистабильность. В результате возмущения переменной или сдвига фазы мальтузианского параметра можно наблюдать сдвиг фазы колебаний или смену существующего режима. Модель имеет два разных устойчивых 2-летних цикла и две разные серии результатов их бифуркации по сценарию удвоения периода. Следовательно, 2-летние колебания численности в периодически изменяющейся среде могут быть как синхронны, так и асинхронны флуктуациям среды обитания.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В современной биологии накопился колоссальный объем временных рядов эмпирических данных, свидетельствующих о том, что биологические системы обладают сложной динамикой. Наиболее яркий пример — исчезновение циклов в популяциях мелких млекопитающих, или же смена периода колебаний. Также могут наблюдаться различные динамические режимы в популяциях одного вида, которые обитают в максимально сходных условиях. Все эти явления вполне объясняются возможной мультистабильностью динамики природных популяций. Это приводит к необходимости проведения комплексных теоретических исследований динамики нелинейных систем и динамического хаоса в экологических системах. К настоящему времени получили развитие исследования сложной нерегулярной динамики физических, технических и математических систем, обнаружены такие особенности их динамики, как регулярные и хаотические колебания, бистабильность и мультистабильность, синхронизация и кластеризация и т.д.

Известно множество современных работ по математическому моделированию популяционной динамики. Традиционно для описания динамики природных систем используют непрерывные во времени модели. При этом важным этапом в понимании механизмов, вызывающих популяционные колебания, стало применение достаточно простых рекуррентных уравнений к изучению и моделированию динамики численности тех биологических видов, которые характеризуются четко выраженным сезоном размножения и стадийностью развития. Рекуррентные уравнения позволили объяснить резкие колебания численности популяций при сравнительно постоянных внешних условиях.

Оказалось, что периодические колебания, наблюдаемые в живых системах, могут определяться не только внешними воздействиями, но и внутренними свойствами самой популяционной системы. Кроме того, часто в экспериментальных и полевых исследованиях данные собираются регулярно в определенные интервалы времени, что также указывает на целесообразность использования рекуррентных уравнений.

В первой части обзора представлены методы и подходы к моделированию динамики популяций с использованием дискретных по времени моделей. Описана эволюция научных идей по пути усложнения дискретных во времени моделей — от модели Мальтуса до современных моделей, учитывающих разные факторы, влияющие на популяционную структуру и динамику численности, и отражающих большой спектр возможных динамических режимов. Рассмотрены динамические эффекты, к которым приводят плотностно-зави-

симая регуляция, усложнение возрастной и стадийной структур и влияние внешних факторов. Во второй части обзора будут рассмотрены динамические эффекты, возникающие в задачах моделирования процесса эволюции, а также влияния миграции на динамику популяций и особенности их пространственного распределения.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-14-50326.

Acknowledgments: The reported study was funded by RFBR, project number 19-14-50326.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов А.И.* Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. Владивосток: Дальнаука, 1993. 129 с.
- Абакумов А.И., Израильский Ю.Г.* Эффекты промыслового воздействия на рыбную популяцию // Матем. биология и биоинформатика. 2016. Т. 11. № 2. С. 191–204.
- Баранов Ф.И.* К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Изв. отдела рыбоводства и науч.-промысл. исследований. 1918. Т. 1. Вып. 2. С. 84–128.
- Гиммельфарб А.А., Гинзбург Л.Р., Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Ратнер В.А.* Динамическая теория биологических популяций. М.: Наука, 1974. 456 с.
- Дажо Р.* Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с.
- Жданова О.Л., Фрисман Е.Я.* Влияние оптимального промысла на характер динамики численности и генетического состава двухвозрастной популяции // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 6. С. 738–749.
- Жигальский О.А.* Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 6. С. 733–746.
- Ильин О.И.* Об оптимальной эксплуатации популяций рыб с возрастной структурой // Сиб. журн. индустр. математики. 2007. Т. 10. № 3. С. 43–57.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Киселев В.В., Кондаков Ю.П., Суховольский В.Г.* Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 347 с.
- Колли Г.* Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В.* Бифуркации отображений. Саратов: Издат. центр “Наука”, 2012. 196 с.
- Логофет Д.О., Белова И.Н.* Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундам. и прикл. математика. 2007. Т. 13. № 4. С. 145–164.
- Логофет Д.О., Ключкова И.Н.* Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // Матем. моделирование. 2002. Т. 14. №10. С. 116–126.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е.С., Онопченко В.Г.* Ценопопуляция Незабудочника кавказского (*Er-*

- itrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // Журн. общ. биологии. 2016. Т. 77. № 2. С. 106–121.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онинченко В.Г. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. II. Сколько лет живет малолетник? // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78. № 1. С. 56–66.
- Неверова Г.П., Абакумов А.И., Фрисман Е.Я. Влияние промыслового изъятия на режимы динамики лимитированной популяции: результаты моделирования и численного исследования // Матем. биология и биоинформатика. 2016. Т. 11. № 1. С. 1–13.
- Неверова Г.П., Абакумов А.И., Фрисман Е.Я. Режимы динамики лимитированной структурированной популяции при избирательном промысле // Матем. биология и биоинформатика. 2017. Т. 12. № 2. С. 327–342.
- Недорезов Л.В. Моделирование вспышек массовых размножений насекомых. Новосибирск: Наука, 1986. 125 с.
- Недорезов Л.В. Анализ динамики численности сосновой пяденицы с помощью дискретных математических моделей // Матем. биология и биоинформатика. 2010. Т. 5. № 2. С. 114–123.
- Новиков Е.А., Панов В.В., Мошкин М.П. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности красной полевки (*Myodes rutilus*) в оптимальных и субоптимальных местообитаниях юга Западной Сибири // Журн. общ. биологии. 2012. Т. 73. № 1. С. 49–58.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 741 с.
- Ревуцкая О.Л., Фрисман Е.Я. Влияние равновесного промысла на сценарии развития двухвозрастной популяции // Информатика и системы управления. 2017. №3 (53). С. 36–48.
- Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Влияние промыслового изъятия на динамику популяций с возрастной и половой структурой // Матем. биология и биоинформатика. 2018. Т. 13(1). С. 270–289.
- Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Смена режимов в динамике численности популяции с возрастной и половой структурой // Докл. РАН. 2017. Т. 477. № 5. С. 622–627.
- Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Модель динамики численности двухвозрастной популяции: устойчивость, мультистабильность и хаос // Нелинейная динамика. 2016. Т. 12. № 4. С. 591–603.
- Свирижев Ю.М., Елизаров Е.Я. Математическое моделирование биологических систем. М.: Наука, 1972. 158 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. М.: Наука, 1979. С. 165.
- Тарасов М.В., Мальшичева Н.С., Самофалова Н.А., Елизаров А.С., Вагин Н.А. Применение дискретных моделей для прогнозирования популяционной динамики золотистой картофельной нематоды *Globodera rostochiensis* // Уч. записки: электрон. науч. журн. Курск. гос. ун-та. 2012. Т. 2. № 4 (24).
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций / Перев. с англ. Базыкина А.Д. М.: Мир, 1975. 272 с.
- Фрисман Е.Я., Ласт Е.В. Нелинейные эффекты в популяционной динамике, связанные с возрастной структурой и влиянием промысла // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 5. С. 517–530.
- Фрисман Е.Я., Ласт Е.В., Лазуткин А.Н. Механизмы и особенности сезонной и долговременной динамики популяций полевков *Clethrionomys rufocanus* и *Cl. rutilus*: количественный анализ и математическое моделирование // Вестн. Сев.-Вост. науч. центра ДВО РАН. 2010а. № 2. С. 43–47.
- Фрисман Е.Я., Ласт Е.В., Сычева Э.В. Динамическая неустойчивость в математических моделях динамики численности промысловых видов рыб. Препринт. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2003. 54 с.
- Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Шлюфман К.В. Модельные динамические популяционные режимы в сообществах с циклирующими видами: синхронизация, параметрический резонанс и мультистабильность // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. № 4. С. 341–352.
- Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Анализ популяционной динамики промысловых млекопитающих Среднего Приамурья России: математическое моделирование и оценка ресурсного потенциала. В: Биологические ресурсы Дальнего Востока: комплексный региональный проект ДВО РАН / Под ред. Журавлева Ю.Н. М.: КМК, 2007. С. 184–202.
- Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Сложные режимы динамики численности популяции с возрастной и половой структурой // Докл. РАН. 2010б. Т. 431. № 6. С. 844–848.
- Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Основные тенденции динамики численности промысловых млекопитающих Среднего Приамурья России: результаты наблюдений и моделирования // Сиб. лесн. журн. 2015а. № 3. С. 105–116.
- Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Явление мультирежимности в популяционной динамике животных с коротким жизненным циклом // Докл. РАН. 2015б. Т. 460. № 4. С. 488–493.
- Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Изв. вузов ПНД. 2010в. Т. 18. № 2. С. 111–130. +
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
- Шапиро А.П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях // В: Управление и информация. Вып. 3. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 96–118.
- Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 132 с.
- Шлюфман К.В., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Два цикла уравнения Рикера с периодически изменяющимся

- мальтузианским параметром: устойчивость и мультистабильность // Нелинейная динамика. 2016. Т. 12. № 4. С. 553–565.
- Шлюфман К.В., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Динамические режимы модели Рикера с периодически изменяющимся мальтузианским параметром // Нелинейная динамика. 2017. Т. 13. № 3. С. 363–380.
- Шлюфман К.В., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Фазовая мультистабильность колебательных режимов динамики модели Рикера с периодически изменяющимся мальтузианским параметром // Матем. биология и биоинформатика. 2018. Т. 13. № 1. С. 68–83.
- Шлюфман К.В., Фишман Б.Е., Фрисман Е.Я. Интервально-периодическая динамика рекуррентных уравнений // Информатика и системы управления. 2013. Т. 37. № 3. С. 66–73.
- Ashichmina E.V., Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kulikov A.N. Mathematical model for dynamics of the number of pelt products from the local population of Manchurian squirrels // Ecol. Mod. 1985. V. 30. P. 145–156.
- Barraquand F., Louca S., Abbott K.C., Cobbold C.A., Cordoleani F., DeAngelis D.L., Elderd B.D., Fox J.W., Greenwood P., Hilker F.M., Murray D.L., Stieha C.R., Taylor R.A., Vitense K., Wolkowicz G.S.K., Tyson R.C. Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles // Ecol. Lett. 2017. V. 20. № 8. P. 1074–1092.
- Bechtol W.R., Kruse G.H. Analysis of a stock-recruit relationship for red king crab off Kodiak Island, Alaska // Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science. 2009. V. 1. P. 29–44.
- Beddington J.R., May R.M. Harvesting populations in a randomly fluctuating environment // Science. 1977. V. 197. P. 463–465.
- Beddington J.R., Taylor D.B. Optimal age specific harvesting of a population // Biometrics. 1973. V. 29. P. 801–809.
- Bergman E.J., Doherty P.F., White G.C., Holland A.A. Density dependence in mule deer: a review of evidence // Wildlife Biol. 2015. V. 21(1). P. 18–29.
- Berryman A.A., Turchin P. Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series // Oikos. 2001. V. 92. P. 265–270.
- Bessa-Gomes C., Legendre S., Clobert J. Discrete two-sex models of population dynamics: On modeling the mating function // Acta Oecol. 2010. V. 36. P. 439–445.
- Beverton R.J.H., Holt S.J. On the dynamics of exploited fish populations. United Kingdom Ministry of Agriculture, Food, and Fisheries Investigations, 1957. Ser. 2, 19. 533 p.
- Boer P.J., Reddingius J. Regulation and stabilization paradigms in population ecology. Netherlands: Chapman & Hall Ltd., 1996. 400 p.
- Braumann C.A. Variable effort harvesting models in random environments: generalization to density-dependent noise intensities // Math. Biosc. 2002. V. 177–178. P. 229–245.
- Caswell H. Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation. Massachusetts: Sinauer Assoc. Ink., 2001. 722 p.
- Caswell H., Weeks D.E. Two-sex models: chaos, extinction, and other dynamic consequences of sex // Am. Nat. 1986. V. 128. P. 707–735.
- Cid B., Hilker F.M., Liz E. Harvest timing and its population dynamic consequences in a discrete single-species model // Math. Biosc. 2014. V. 248. P. 78–87.
- Cornulier T., Yoccoz N.G., Bretagnolle V., Brommer J.E., Butet A., Ecke F., Elston D.A., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B. Europe – wide dampening of population cycles in keystone herbivores // Science. 2013. V. 340. P. 63–66.
- Coulson T., Malo A. Case of absent lemmings // Nature. 2008. V. 456. P. 43–44.
- Dennis B., Taper M.L. Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing // Ecol. Monogr. 1994. V. 64(2). P. 205–224.
- Feigenbaum M.J. Universal behavior in nonlinear systems // Phys. D: Nonlinear Phenomena. 1983. V. 7. № 1–3. P. 16–39.
- Finley P. All the fish in the sea: maximum sustainable yield and the failure of fisheries management. Chicago: Univ. Chicago Press, 2011. 210 p.
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.
- Frisman E.Y., Neverova G.P., Kulakov M.P. Change of dynamic regimes in the population of species with short life cycles: Results of an analytical and numerical study // Ecol. Complexity. 2016. V. 27. P. 2–11.
- Frisman E.Ya., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex dynamics of the population with a simple age structure // Ecol. Modell. 2011. V. 222. P. 1943–1950.
- Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzyn A.E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd // Ecol. Modell. 1982. V. 16. P. 151–172.
- Fryxell J.M., Packer P., McCann K., Solberg E.J., Sæther B.E. Resource management cycles and the sustainability of harvested wildlife populations // Science. 2010. V. 328. Iss. 5980. P. 903–906.
- Gerber L.R., White E.R. Two-sex matrix models in assessing population viability: when do male dynamics matter? // J. Appl. Ecol. 2014. V. 51. P. 270–278.
- Ginzburg L., Colyvan M. Ecological Orbits: How Planets Move And Populations Grow. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2004. 184 p.
- Gonchenko A.S., Gonchenko S.V. Variety of strange pseudo-hyperbolic attractors in three-dimensional generalized Hénon maps // Physica D. 2016. V. 337. P. 43–57.
- Graham M. Modern theory of exploiting a fishery and applications to North Sea trawling // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1935. V. 10. P. 264–274.
- Gurney W., Nisbet R. Ecological dynamics. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1998. 352 p.
- Haldane J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection. P. 1 // Trans. Cambr. Philos. Soc. 1924. V. 23. P. 19–41.
- Hassell M.P. Density-dependence in single-species population // J. Animal. Ecol. 1975. V. 45. № 1. P. 283–294.
- Henson S.M., Cushing J.M., Costantino R.F., Dennis B., Desharnais R.A. Phase switching in population cycles // Proc. R. Soc. Lond. B. 1998. V. 265. P. 2229–2234.

- Henttonen H., Wallgren H.* Small rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia // *Nordic Mountain Birch Ecosystems* / Ed. Wielgolaski F.E. N.Y.: Parthenon, 2001. P. 262–278.
- Inchausti P., Ginzburg L.R.* Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis // *J. Anim. Ecol.* 1998. V. 67. P. 180–194.
- Isomaa M., Kaitala V., Laakso J.* Determining the impact of initial age structure on the recovery of a healthy overharvested population // *Ecol. Modell.* 2014. V. 286. P. 45–52.
- Jensen A.L.* Density-dependent matrix yield equation for optimal harvest of age-structured wildlife populations // *Ecol. Modell.* 1996. № 88. P. 125–132.
- Jensen A.L.* Analysis of harvest and effort data for wild populations in fluctuating environments // *Ecol. Modell.* 2002. V. 157. P. 43–49.
- Jiang H., Liu Y., Wei Z., Zhang L.* A new class of three-dimensional maps with hidden chaotic dynamics // *Inter. J. Bifurc. Chaos.* 2016. V. 26. № 12. 1650206 (13 p.).
- Kausrud K.L., Mysterud A., Steen H., Vik J.O., Østbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A.M., Mysterud I., Solhøy T., Stenseth N.C.* Linking climate change to lemming cycles // *Nature.* 2008. V. 456. P. 93–97.
- Kendall B.E., Briggs C.J., Murdoch W.W., Turchin P., Ellner S.P., McCauley E., Nisbet R.M., Wood S.N.* Why do population cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches // *Ecology.* 1999. V. 80. P. 1789–1805.
- Kostitzin V.A.* *La biologie mathématique.* Paris: A. Colin, 1937. 236 p.
- Krebs P.J.* *Population Fluctuations in Rodents.* Chicago: Univ. Chicago Press, 2013. 320 p.
- Lack D.* *The natural regulation of animal numbers.* N.Y.: Oxford Univ. Press, 1954. 343 p.
- Lande R., Engen S., Saether B.E.* Optimal harvesting of fluctuating populations with a risk of extinction // *Amer. Natur.* 1995. V. 145. № 5. P. 728–745.
- Lande R., Saether B.-E., Engen S.* Threshold harvesting for sustainability of fluctuating resources // *Ecology.* 1997. V. 78. P. 1341–1350.
- Langvatn R., Loison A.* Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer *Cervus elaphus* in central Norway // *Wildlife Biol.* 1999. V. 5. № 4. P. 213–223.
- Larkin P.A.* An epitaph for the concept of maximum sustained yield // *Transact. Amer. Fisher. Soc.* 1977. V. 106. № 1. P. 1–11.
- Lefkovich L.P.* The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics.* 1965. V. 21. P. 1–18.
- Leslie P.H.* On the use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika.* 1945. V. 33. P. 183–212.
- Lindstrom J., Kokko H.* Sexual reproduction and population dynamics: the role of polygyny and demographic sex differences // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 1998. V. 265. P. 483–488.
- Logofet D.O.* Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem // *Ecol. Modell.* 2008. V. 216. № 2. P. 217–228.
- Logofet D.O.* Does averaging overestimate or underestimate population growth? It depends // *Ecol. Modell.* 2019. V. 411. P. 108744.
- Logofet D.O., Kazantseva E.S., Belova I.N., Onipchenko V.G.* Local population of *Eritrichium caucasicum* as an object of mathematical modelling. II. How short does the short-lived perennial live? // *Biol. Bull. Rev.* 2018. V. 8(3). P. 193–202.
- Logofet D.O., Ulanova N.G., Klochkova I.N., Demidova A.N.* Structure and dynamics of a clonal plant population: Classical model results in a non-classic formulation // *Ecol. Modell.* 2006. V. 192. № 1–2. P. 95–106.
- Lotka A.J.* *Elements of physical biology.* Baltimor: Williams and Wilkins, 1925. 495 p.
- Ludwig D., Hilborn R., Walters P.* Uncertainty, resource exploitation, and conservation: lessons from history // *Ecol. Appl.* 1993. V. 3. № 4. P. 547–549.
- May R.M.* Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos // *J. Theor. Biol.* 1975. V. 51. № 2. P. 511–524.
- Miller T.E.X., Inouye B.D.* Confronting two-sex demographic models with data // *Ecology.* 2011. V. 92. P. 2141–2151.
- Molnar P.K., Derocher A.E., Lewis M.A., Taylor M.K.* Modelling the mating system of polar bears: a mechanistic approach to the Allee effect // *Proc. R. Soc. B.* 2008. V. 275. P. 217–226.
- Moran P.A.P.* Some remarks on animal population dynamics // *Biometrics.* 1950. V. 6(3). P. 250–258.
- Myers R.A., Bowen K.G., Barrowman N.J.* Maximum reproductive Aquatic Sciences rate of fish at low population sizes // *Can. J. Fish.* 1999. V. 56(12). P. 2404–2419.
- Nedorezov L.V.* *Chaos and order in population dynamics: modeling, analysis, forecast.* Saarbrücken: LAP Lambert Acad. Publ., 2012. 352 p.
- Nedorezov L.V., Sadykova D.L.* Green oak leaf roller moth dynamics: An application of discrete time mathematical models // *Ecol. Modell.* 2008. V. 212(1). P. 162–170.
- Nedorezov L.V., Sadykova D.L.* Dynamics of larch bud moth populations: application of Moran-Ricker models with time lag // *Ecol. Modell.* 2015. V. 297. P. 26–32.
- Neverova G.P., Kulakov M.P., Frisman E.Ya.* Changes in population dynamics regimes as result of both multistability and climatic fluctuation // *Nonlinear dynamics.* 2019. V. 97. № 1. P. 107–122.
- Neverova G.P., Yarovenko I.P., Frisman E.Y.* Dynamics of populations with delayed density dependent birth rate regulation // *Ecol. Modell.* 2016. V. 340. P. 64–73.
- Neverova G.P., Abakumov A.I., Yarovenko I.P., Frisman E.Ya.* Mode change in the dynamics of exploited limited population with age structure // *Nonlinear Dynam.* 2018. V. 94. P. 827–844.
- Pisarchik A.N., Feudel U.* Control of multistability // *Phys. Repts.* 2014. V. 540. P. 167–218.
- Prout T., McChesney F.* Competition among immatures affects their adult fertility: population dynamics // *Amer. Natur.* 1985. V. 126. № 4. P. 521–558.
- Revutskaya O., Neverova G., Frisman E.* Complex dynamic modes in a two-sex age-structured population model // *Models of the ecological hierarchy: from molecules to*

- the ecosphere / Eds Jordán F., Jørgensen S.E. Elsevier, 2012. P. 149–162.
- Ricker W.E. Stock and recruitment // J. Fish. Res. Board Can. 1954. V. 11(5). P. 559–623.
- Rolland V., Hostetler J.A., Hines T.C., Johnson F.A. Percival H.F., Oli M.K. Effects of harvest and climate on population dynamics of northern bobwhites in south Florida // Wildlife Res. 2011. V. 38. P. 396–407.
- Romera M., Banuls V., Pastor G., Alvarez G., Montoya F. Snail-like pattern generation with the Hénon family of maps // Computers Graphics. 2001. V. 25. P. 529–537.
- Runge M.C., Johnson F.A. The importance of functional form in optimal control solutions of problems in population dynamics // Ecology. 2002. V. 83. № 5. P. 1357–1371.
- Sadykova D.L., Nedorezov L.V. Larch bud moth dynamics: can we explain periodicity of population fluctuations by the time lag dependence in birth rate? // Popul. Dynam.: Analysis, Modell., Forecast. 2013. V. 2(4). P. 154–181.
- Saucedo-Solorio J.M., Pisarchik A.N., Aboites V. Shift of critical points in the parametrically modulated Hénon map with coexisting attractors // Phys. Lett. 2002. V. A 304. P. 21–29.
- Schaefer M.B. Some aspects of dynamics of populations important to the management of commercial marine fisheries // Inter. Amer. Trop. Tuna Comm. Bull. 1954. V. 1. P. 27–56.
- Segura J., Hilker F.M., Franco D. Adaptive threshold harvesting and the suppression of transients // J. Theoret. Biol. 2016. V. 395. P. 103–114.
- Shrimali M.D., Prasad A., Ramaswamy R., Feudel U. The nature of attractors basins in multistable systems // Inter. J. Bif. Chaos. 2008. V. 18. № 6. P. 1675–1688.
- Shyu E., Caswell H. Frequency-dependent two-sex models: a new approach to sex ratio evolution with multiple maternal conditions // Ecol. Evol. 2016. V. 6(19). P. 6855–6879.
- Swan G.W. Some strategies for harvesting a single species // Bull. Math. Biol. 1975. V. 37. P. 659–673.
- Turchin P. Rarity of density dependence or population regulation with lags? // Nature. 1990. V. 344. P. 660–663.
- Turchin P. Complex population dynamics: a theoretical / empirical synthesis. Princeton: Princeton Univ. Press, 2003. 472 p.
- Turchin P., Wood S.N., Ellner S.P., Kendall B.E., Murdoch W.W., Fischlin A., Casas J., McCauley E., Briggs C.J. Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth // Ecology. 2003. V. 84(5). P. 1207–1214.
- Volterra V. Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris: Gauthier-Villars, 1931. 220 p.
- White T.C.R. What has stopped the cycles of sub-Arctic animal populations? Predators or food? // Basic Appl. Ecol. 2011. V. 12. P. 481–487.
- Wikstrom A., Ripa J., Jonzen N. The role of harvesting in age-structured populations: Disentangling dynamic and age truncation effects // Theor. Populat. Biol. 2012. V. 82. P. 348–354.
- Williams D.W., Liebhold A. Detection of delayed density dependence: effects of autocorrelation in an exogenous factor // Ecology. 1995. V. 76. № 3. P. 1005–1008.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. V. 16. P. 97–159.

## Mathematical Modeling of Population Dynamics Based on Recurrent Equations: Results and Prospects. H. I

E. Ya. Frisman<sup>1</sup>, O. L. Zhdanova<sup>1,2</sup>, M. P. Kulakov<sup>1</sup>, G. P. Neverova<sup>1,2,\*</sup>, and O. L. Revutskaya<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, ul. Sholom-Aleikhem 4, Birobidzhan, 679016 Russia

<sup>2</sup>Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, ul. Radio 5, Vladivostok, 690041 Russia

\*e-mail: galina.nev@gmail.com

The two-part review describes approaches to modeling population dynamics using discrete-time models. The development of scientific ideas of discrete time models, from the Malthus model to modern population models that take into account many factors affecting the structure and dynamics, is presented. The paper shows the most important and interesting results of recurrent equation application to the biological system analysis obtained by the authors. In the first part of the review, we consider the population dynamic effects that result from density-dependent regulation of population, the age and sex structures, and the influence of external factors.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК ВИДОВ *Oxytropis* СЕКЦИИ *Polyadena* (Fabaceae) АЗИАТСКОЙ РОССИИ: ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

© 2021 г. А. Б. Холина\*<sup>\*,@</sup>, М. М. Козыренко\*, Е. В. Артюкова\*, Т. Э. Позднякова\*\*

\*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН, просп. 100 лет Владивостоку, 159, Владивосток, 690022 Россия

\*\*Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, Петербургское ш., 2, Санкт-Петербург–Пушкин, 196601 Россия

@E-mail: kholina@biosoil.ru

Поступила в редакцию 15.08.2019 г.

После доработки 13.04.2020 г.

Принята к публикации 14.06.2020 г.

Проанализирован нуклеотидный полиморфизм межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК популяций шести видов *Oxytropis* секции *Polyadena* Азиатской России. Обнаружен низкий уровень нуклеотидного разнообразия (0.0001–0.0014), за исключением двух популяций *O. glandulosa* (0.0036 и 0.0059). Отмечено, что гаплотипическое разнообразие варьирует от 0.133 до 0.911. Установлено, что высокие межвидовые генетические дистанции и выявленные видоспецифичные нуклеотидные замены и индели указывают на существенную дифференциацию хлоропластных геномов *O. muricata*, *O. microphylla*, *O. trichophylla*, *O. glandulosa* (линии 2, 3). Виды *O. pseudoglandulosa*, *O. muricata*, *O. varlakovii* и *O. glandulosa* (линия 1) образуют слабо дифференцированный комплекс, что обусловлено, вероятно, относительно недавней их дивергенцией.

DOI: 10.31857/S0002332921010070

Виды рода *Oxytropis* DC. (род Остролодка, Малышев, 2008) секции *Polyadena* Bunge (Fabaceae) – это бесстебельные растения с мутовчатым расположением листочков и бугорчатыми железками на бобах, листьях, прилистниках и чашечках, с пурпурово-лиловым, розовым или беловато-желтым венчиком (Малышев, 2008). Секция включает ~10 видов, в Азиатской России произрастает шесть видов: *O. glandulosa* Turcz. (остролодка железистая), *O. physocarpa* Ledeb. (о. вздуто-плодная), *O. microphylla* (Pall.) DC. (о. мелколистная), *O. muricata* (Pall.) DC. (о. колючковая), *O. trichophylla* Bunge (о. пушистопузырчатая) и *O. varlakovii* Serg. (о. Варлакова), четыре последних встречаются также на севере Монголии, а *O. microphylla* еще и в Северной Маньчжурии (Малышев, 2008). В Монголии также произрастает представитель секции *Polyadena* *O. pseudoglandulosa* Gontsch. ex Grub. (о. ложножелезистая) – эндем Монголии (Улзийхутаг, 2003). Виды *O. glandulosa* (узколокальный эндем Бурятии), *O. trichophylla* и эндем Алтая и Тывы *O. physocarpa* включены в Красную книгу Российской Федерации (2008) как редкие. *O. glandulosa* включен также в Красную книгу Республики Бурятия (2013). Реликты миоцен-плиоценовой флоры *O. microphylla* и *O. varlakovii* (Пешкова,

1972) включены в Красную книгу Иркутской области (2010), первый как уязвимый вид, второй, субэндемик юга Восточной Сибири, как вид, находящийся под угрозой исчезновения. Алтае-Саянский субэндемик *O. muricata* включен в Красную книгу Красноярского края (2012) как уязвимый вид, численность которого сокращается на северной границе ареала. Предполагается (Малышев, 2008), что *O. microphylla* возникла от гибридизации между *O. muricata* и *O. lanata* (Pall.) DC. (о. шерстистая) секции *Verticillares* DC. Кроме этого *O. muricata* внешне сходна с *O. interposita* Sipl. (о. посредственная) секции *Verticillares*, но последняя отличается отсутствием железистости, большей высотой побегов и наличием опушения на соцветии и бобах (Сипливинский, 1966). По морфологии *O. varlakovii* отчасти напоминает *O. interposita*, но у первой бобы бородавчатые; *O. varlakovii* также близка к *O. muricata* и к *O. glandulosa*, но от первой отличается более короткими чашелистиками и более волосистыми бобами, а от второй – светлым венчиком (Малышев, 2008).

Известно, что многие представители рода *Oxytropis*, в том числе и виды секции *Polyadena*, используются в народной медицине Сибири, Монголии, Средней Азии и Казахстана в качестве

эффективных лечебных средств, обладающих ранаживляющими, диуретическими и сосудорасширяющими свойствами. Химические исследования растений показали наличие биологически активных веществ, таких как флавоноиды (кемпферол, рамназин, робинин, изоробинин, байкалеин и др.), алкалоиды (мурикатин, мурикатинин, мурикатид и др.), фенолкарбоновые кислоты, тритерпеноиды, сесквитерпеновые лактоны, кумарины и сапонины (Повыдыш и др., 2010). Флавоноиды обладают сосудорасширяющими, жаропонижающими, гипотензивными и желчегонными свойствами, а кумарины, обнаруженные у *O. glandulosa*, проявляют противоопухолевую активность (Повыдыш и др., 2010). Три алкалоида были выделены из наземной части *O. pseudoglandulosa* (Пурэвсурэн и др., 2002). Показано, что экстракт *O. pseudoglandulosa* может быть сильнодействующим средством для лечения окклюзионных сосудистых заболеваний (Lee *et al.*, 2018).

В настоящее время из-за активной хозяйственной деятельности человека происходит резкое уменьшение численности особей, вплоть до полного исчезновения популяций в некоторых местобитаниях. Результаты ценопопуляционных исследований *O. microphylla*, *O. varlakovii*, *O. trichophysa* и *O. glandulosa* показали, что умеренная пастбищная дигрессия не наносит им вреда, а уязвимы они из-за малого размера популяций в пределах ограниченного ареала в сочетании с узкой экологической амплитудой (Селютина, Санданов, 2016). Поэтому виды секции *Polyadena* нуждаются в мерах по сохранению и восстановлению природных популяций. В первую очередь необходимо определить уровень генетической изменчивости и описать генофонд вида, так как один из решающих факторов при восстановлении вида – воссоздание его исторически сложившейся популяционно-генетической структуры. Эффективными и надежными молекулярными маркерами для популяционного анализа и реконструкции филогенетических связей близкородственных видов *Oxytropis* являются межгенные спейсеры *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК (хпДНК) (Холина и др., 2018, 2019; Kholina *et al.*, 2018). По данным секвенирования этих регионов проведена оценка состояния природных популяций ряда редких и эндемичных видов *Oxytropis* (Холина и др., 2018; Kholina *et al.*, 2018), уточнены филогенетические отношения видов секций *Verticillares* (Холина и др., 2019) и *Orobia* (Козыренко и др., 2020).

Цель работы – изучение генетического разнообразия видов *Oxytropis* секции *Polyadena* Азиатской России и реконструкция филогенетических связей близкородственных видов на основе анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования служили 129 растений из 13 природных популяций видов *O. muricata*, *O. microphylla*, *O. pseudoglandulosa*, *O. varlakovii*, *O. glandulosa* (по 5–15 образцов из популяции) и *O. trichophysa* (1 образец) секции *Polyadena* (табл. 1). Методы выделения ДНК, амплификации и секвенирования межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК описаны в наших предыдущих работах (Артюкова и др., 2004; Холина и др., 2016, 2018). Нуклеотидные последовательности были определены на генетическом анализаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США) в Центре коллективного пользования “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Для каждого образца последовательности регионов выравнивали с использованием программы SeaView v. 4.7 (Gouy *et al.*, 2010). Гаплотипическое ( $h$ ) и нуклеотидное ( $\pi$ ) разнообразия, генетические дистанции между популяциями/видами ( $F_{ST}$  – попарные значения индексов фиксации), межпопуляционную дифференциацию ( $\Phi_{ST}$ , анализ молекулярной дисперсии, AMOVA), генный поток ( $Nm$ ) и степень дивергенции ( $D_{xy}$ ) между популяциями/видами/гаплогруппами рассчитывали с помощью прикладных генетических программ Arlequin v. 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010) и DnaSP v. 5.0 (Librado, Rozas, 2009). Генеалогические взаимоотношения гаплотипов анализировали методом медианного связывания (Median Joining (MJ)) в программе Network v. 5.0.1.1 (Bandelt *et al.*, 1999), кодируя каждую делецию или вставку, независимо от их размера, как единичное мутационное событие. Филогенетический анализ последовательностей проводили методами максимальной экономии (Maximum Parsimony (MP)) и ближайшего связывания (Neighbour-Joining (NJ)) с помощью пакета программ PAUP v. 4.0b10 (Swofford, 2003), а также байесовского подхода (BI) в программе MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Устойчивость топологии MP- и NJ-деревьев оценивали с помощью бутстреп-анализа 1000 альтернативных деревьев (Bootstrap Percentage (BP), %). При BI-анализе полной матрицы создавали 10000000 генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждые 1000 генераций, т.е. 10000 проб. Апостериорные вероятности (Posterior Probabilities (PP)) рассчитаны по отобраным во время стационарной фазы деревьям. Значения BP < 50% и PP < 0.95 не принимали во внимание. В качестве внешней группы использовали образец *O. glabra* (Lam.) DC. (о. голая) секции *Mesogaea* Bunge (номера в GenBank LT856572, LT856585, LT856598) (Холина и др., 2018).

**Таблица 1.** Исследуемые популяции видов *Oxytropis* секции *Polyadena* и параметры генетического разнообразия по данным полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК

Местонахождение (число образцов)	Код популяции	Разнообразие (SD)		Гаплотипы
		гаплотипическое	нуклеотидное	
<i>O. muricata</i>				
Иркутская обл.				
окр. оз. Гызги-Нур (9)	MUR1	0.417 (0.191)	0.0009 (0.0006)	P1–P3
окр. с. Сарма (8)	MUR2	0.250 (0.180)	0.0007 (0.0005)	P2, P4
окр. мыса Ото-Хушун (13)	MUR3	0.692 (0.075)	0.0014 (0.0008)	P1, P2, P5
В целом для вида (30)		0.533 (0.096)	0.0011 (0.0007)	P1–P5
<i>O. microphylla</i>				
Иркутская обл.				
окр. с. Озера (9)	MICR1	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)	P6
окр. оз. Гызги-Нур (6)	MICR2	0.600 (0.215)	0.0007 (0.0005)	P6, P7, P8
окр. оз. Гурби-Нур (11)	MICR3	0.182 (0.144)	0.0001 (0.0001)	P6, P7
окр. оз. Намиш-Нур (11)	MICR4	0.182 (0.144)	0.0001 (0.0001)	P6, P8
В целом для вида (37)		0.203 (0.084)	0.0002 (0.0002)	P6–P8
<i>O. pseudoglandulosa</i>				
Монголия, окр. г. Улан-Батор (7)	PSEGLA	0.809 (0.130)	0.0011 (0.0007)	P9–P12
<i>O. trichophysa</i>				
Республика Тыва, хр. Монгун-Тайга, долина р. Мугур (1)	TRICH	–	–	P13
<i>O. varlakovii</i>				
Забайкальский край, окр. оз. Ножий (5)	VARL	0.700 (0.218)	0.0003 (0.0003)	V1–V3*
<i>O. glandulosa</i>				
Республика Бурятия				
окр. с. Аргада (10)	GLAKUR	0.911 (0.077)**	0.0059 (0.0033)**	G1–G7**
окр. с. Уржил (14)	GLABAR	0.703 (0.101)**	0.0036 (0.0020)**	G4, G6–G9**
окр. с. Ширинга (15)	GLASHIR	0.133 (0.112)**	0.0002 (0.0002)**	G10, G11**
окр. с. Гарам (10)	GLAGAR	0.356 (0.159)**	0.0006 (0.0004)**	G10, G11**
В целом для вида (49)		0.763 (0.053)	0.0081 (0.0040)	G1–G11

Примечание. SD – стандартное отклонение, \* – гаплотипы (Холина и др., 2018), \*\* – значения генетического разнообразия и гаплотипы (Kholina *et al.*, 2018).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для 75 растений видов *O. muricata*, *O. microphylla*, *O. pseudoglandulosa* и *O. trichophysa* были определены нуклеотидные последовательности межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК. В матрицу данных были включены полученные ранее последовательности этих же регионов 49 образцов из 4 популяций *O. glandulosa* (Kholina *et al.*, 2018) и 5 образцов *O. varlakovii* (Холина и др., 2018). Нуклеотидные последовательности каждого региона хпДНК 129 образцов шести исследуемых видов секции *Polyadena* характеризуются относительно низкой нуклеотидной изменчивостью и разной длиной вследствие присутствия коротких

(4–16 нуклеотидов) инсерций/делаций (инделей), моно- и динуклеотидных повторов. В последовательностях *psbA-trnH* обнаружены короткие индели (6 нуклеотидов) и поли-А-мотив (A<sub>9</sub>–A<sub>13</sub>), переменных нуклеотидных замен нет. В *trnL-trnF* выявлены три замены, информативные согласно методу максимальной экономии, делеция 16 нуклеотидов, поли-Т-мотив (T<sub>8</sub>–T<sub>11</sub>) и динуклеотидный ТА-мотив, в котором от 6 до 13 повторов. В *trnS-trnG* обнаружены мотивы поли-А (A<sub>10</sub>–A<sub>14</sub>) и поли-Т (T<sub>7</sub>–T<sub>11</sub>), а также 8 нуклеотидных замен, информативных согласно методу максимальной экономии. Длина объединенной матрицы последовательностей *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG*

после выравнивания составила 2431 сайт (1–463, 464–1239 и 1240–2431 соответственно), из них 2359 мономорфных и 11 нуклеотидных замен, информативных согласно методу максимальной экономии, в позициях 602, 1238, 1239, 1263, 1295, 1403, 1585, 1686, 1727, 2113 и 2199. Все последовательности образцов *O. muricata* маркируются двумя нуклеотидными заменами (Т в позиции 1238 и А в позиции 1239), *O. microphylla* – одной заменой (С в позиции 1686) и вставкой шести нуклеотидов (ТАААТА, позиции 393–398), *O. trichophysa* – вставкой четырех нуклеотидов (ТТТА, позиции 765–768). У *O. pseudoglandulosa*, *O. varlakovii* и *O. glandulosa* видоспецифичных маркеров нет.

Нуклеотидные замены и индельные вариации в 129 последовательностях объединенной матрицы выявили 27 гаплотипов, из них 13 гаплотипов видов *O. muricata*, *O. microphylla*, *O. pseudoglandulosa* и *O. trichophysa* были депонированы в GenBank под номерами MN199983–MN199995, MN199996–MN200008, MN200009–MN200021 (*psbA–trnH*, *trnL–trnF*, *trnS–trnG* соответственно), 3 гаплотипа *O. varlakovii* (V1–V3) и 11 гаплотипов *O. glandulosa* (G1–G11) были определены и депонированы в GenBank нами ранее (Холина и др., 2018; Kholina et al., 2018). *O. muricata* принадлежит пять гаплотипов (P1–P5), *O. microphylla* – 3 (P6–P8), *O. pseudoglandulosa* – 4 (P9–P12), *O. trichophysa* – 1 (P13) (табл. 1). Общих гаплотипов у исследуемых видов *Oxytropis* секции *Polyadena* не обнаружено.

Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие в популяциях изменяются от 0.133 до 0.911 и от 0.0001 до 0.0059 соответственно, одна популяция *O. microphylla* (MICR1) оказалась мономорфной (табл. 1). Виды характеризуются низким уровнем нуклеотидного разнообразия, кроме *O. glandulosa*, и разными уровнями гаплотипического разнообразия: низким у *O. microphylla*, средним у *O. muricata*, высоким у *O. pseudoglandulosa*, *O. varlakovii* и *O. glandulosa* (табл. 1). У *O. muricata* генетические дистанции ( $F_{ST}$ ) между парами популяций MUR1–MUR2, MUR1–MUR3 и MUR2–MUR3 очень малы (0.02591, 0.03291 и 0.15937 соответственно) и статистически значимы только у последней пары ( $P < 0.028$ ), генный поток ( $Nm$ ) составил ~3 мигранта на поколение. У *O. microphylla* значения  $F_{ST}$  между всеми парами популяций также были очень малы и все статистически незначимы (данные не представлены). Анализ распределения изменчивости (AMOVA) показал, что достоверная генетическая дифференциация между географически изолированными популяциями у *O. muricata* и между популяциями у *O. microphylla* отсутствует ( $\Phi_{ST} = 0.08395$ ,  $P > 0.130$  и  $\Phi_{ST} = 0.02361$ ,  $P > 0.263$  соответственно). Один из по-

казателей степени генетической разобщенности между популяциями – дивергенция нуклеотидных последовательностей ( $D_{xy}$ ), которая отсутствует между популяциями каждого из этих видов. Ранее было установлено (Kholina et al., 2018), что у *O. glandulosa* >75% изменчивости приходится на межпопуляционную компоненту и <25% – на внутривидовую ( $\Phi_{ST} = 0.75783$ ,  $P < 0.0001$ ),  $Nm = 0.25$ . Такая высокая межпопуляционная дифференциация связана с наличием трех эволюционных (филетических) линий хлоропластного генома у этого вида (Kholina et al., 2018).

Для расчета генетических дистанций и реконструкции филогенетических связей с близкородственными видами в объединенную матрицу нуклеотидных последовательностей гаплотипов видов секции *Polyadena* были добавлены полученные ранее последовательности гаплотипов L1–L18 *O. lanata* (LT994841–LT994858, LT994895–LT994912, LT994949–LT994966) (Холина и др., 2019) и H23–H27 *O. interposita* (LT856489–LT856493, LT856522–LT856526, LT856555–LT856559) (Холина и др., 2018) секции *Verticillares*. Длина матрицы после выравнивания составила 2435 сайтов, 2347 из которых мономорфные, 16 нуклеотидных замен были информативны согласно методу максимальной экономии.

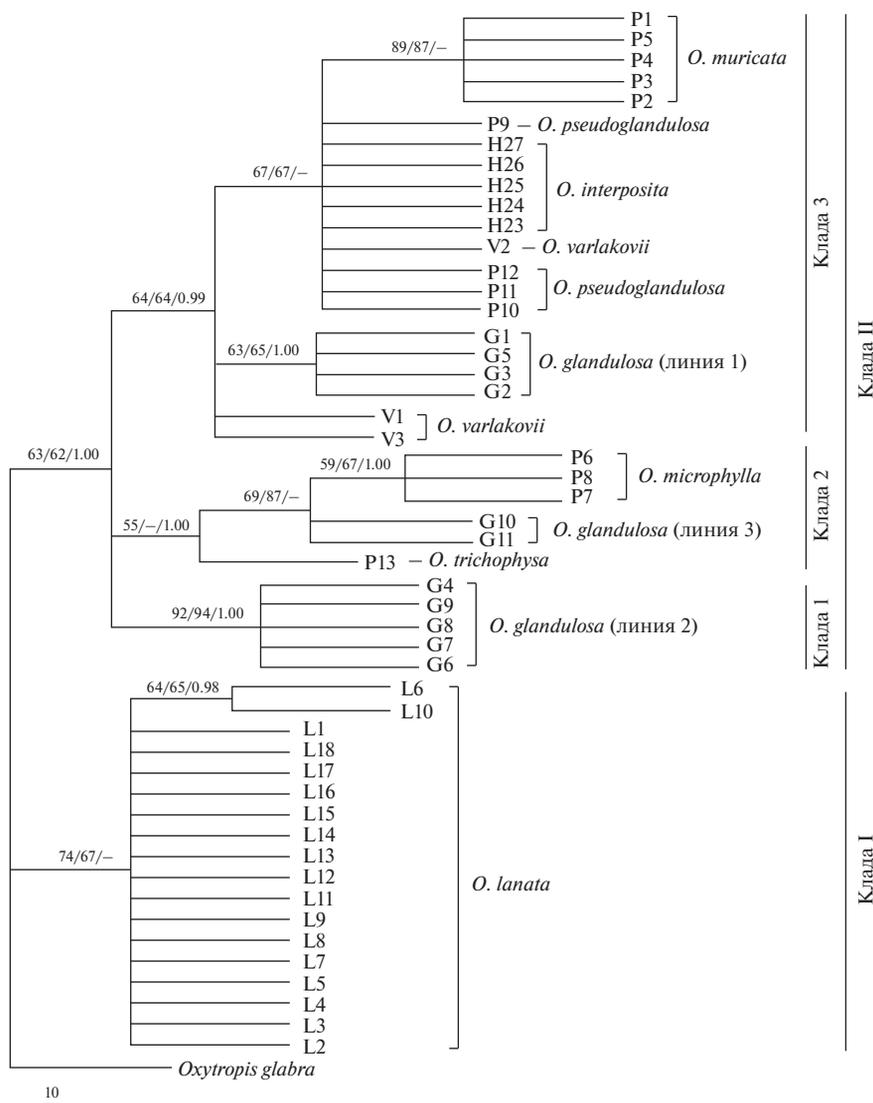
Генетические дистанции между видами/линиями секции *Polyadena* варьировали в значительных пределах (табл. 2). Высокие и статистически значимые значения  $F_{ST}$  определены между *O. lanata* и всеми видами секции *Polyadena* и *O. interposita* секции *Verticillares*. Генетические дистанции между парами, образованными видами *O. interposita*, *O. muricata*, *O. pseudoglandulosa* и *O. varlakovii*, оказались очень малы и статистически незначимы. Значения дивергенции нуклеотидных последовательностей между парами, образованными каждым видом *O. lanata* и *O. interposita* со всеми другими видами секции *Polyadena*, согласуются со значениями  $F_{ST}$ . Следует отметить, что среднее число нуклеотидных замен на один сайт между *O. interposita* и *O. pseudoglandulosa* равно нулю.

Филогенетические деревья, построенные разными методами (MP, NJ, BI), практически не различаются по топологии. На рис. 1 представлено MP-дерево (консенсус 78 деревьев: длина – 34 шага, индекс соответствия – 0.9706, индекс гомоплазии – 0.0294, индекс удерживания – 0.9923), в котором гаплотипы видов *Oxytropis* двух секций сформировали две клады. Все гаплотипы *O. lanata* образовали кладу I с невысокой поддержкой в MP- и NJ-анализах (74 и 67% соответственно) и не поддержанную в BI-анализе, а гаплотипы всех видов секции *Polyadena* и *O. interposita* секции *Ver-*

**Таблица 2.** Нуклеотидная дивергенция и генетические дистанции между *O. glandulosa* (линии 1–3), *O. muricata* (4), *O. microphylla* (5), *O. pseudoglandulosa* (6), *O. varilakovii* (7), *O. trichophylla* (8), *O. lanata* (9) и *O. interposita* (10) по данным полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлДНК

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	<i>D<sub>XY</sub></i>									
1	—	4.000 (4)	5.000 (5)	4.000 (4)	6.000 (6)	2.000 (2)	1.333 (1)	3.000 (3)	5.889 (5)	2.000 (2)
2	0.00168	—	5.000 (5)	6.000 (6)	6.000 (6)	4.000 (4)	3.333 (3)	3.000 (3)	5.889 (5)	4.000 (4)
3	0.00209	0.00211	—	7.000 (7)	1.000 (1)	5.000 (5)	4.333 (4)	2.000 (2)	6.889 (6)	5.000 (5)
4	0.00167	0.00253	0.00293	—	8.000 (8)	2.000 (2)	2.667 (2)	5.000 (5)	7.889 (7)	2.000 (2)
5	0.00251	0.00253	0.00042	0.00334	—	6.000 (6)	5.333 (5)	3.000 (3)	7.889 (7)	6.000 (6)
6	0.00083	0.00168	0.00209	0.00084	0.00251	—	0.667 (0)	3.000 (3)	5.889 (5)	0.000 (0)
7	0.00056	0.00140	0.00181	0.00111	0.00223	0.00028	—	2.333 (2)	5.222 (4)	0.667 (0)
8	0.00125	0.00126	0.00084	0.00209	0.00125	0.00125	0.00097	—	4.889 (4)	3.000 (3)
9	0.00246	0.00248	0.00289	0.00330	0.00330	0.00246	0.00218	0.00204	—	5.889 (5)
10	0.00084	0.00168	0.00209	0.00084	0.00251	0.00000	0.00028	0.00124	0.00246	—
	<i>F<sub>ST</sub></i>									
1	0.00000									
2	0.54912**	0.00000								
3	0.82786**	0.67449**	0.00000							
4	0.43911**	0.57627*	0.80583***	0.00000						
5	0.79923**	0.68848**	0.85564***	0.78502**	0.00000					
6	0.36905**	0.59045**	0.85772***	0.33892**	0.81150**	0.00000				
7	0.33956**	0.54812**	0.91058***	0.37138**	0.86792***	0.16049***	0.00000			
8	0.67742***	0.38462***	0.84615***	0.65432***	0.81481***	0.73099***	0.87879***	0.00000		
9	0.68718*	0.72446*	0.86189**	0.69489*	0.80840*	0.67706*	0.66002*	0.70918**	0.00000	
10	0.35706*	0.59282**	0.83765**	0.25758***	0.79850**	0.05224***	0.00319***	0.68182***	0.65659*	0.00000

Примечание. *D<sub>XY</sub>* — нуклеотидная дивергенция, выше диагонали — среднее число нуклеотидных различий (число фиксированных различий), ниже диагонали — среднее число нуклеотидных замен на один сайт; *F<sub>ST</sub>* — парные генетические дистанции. \* —  $P < 0.0001$ , \*\* —  $0.01 < P < 0.05$ ; \*\*\* —  $P > 0.05$ . Значимость определена на основе 1023 пермутаций; для табл. 2 и 3.

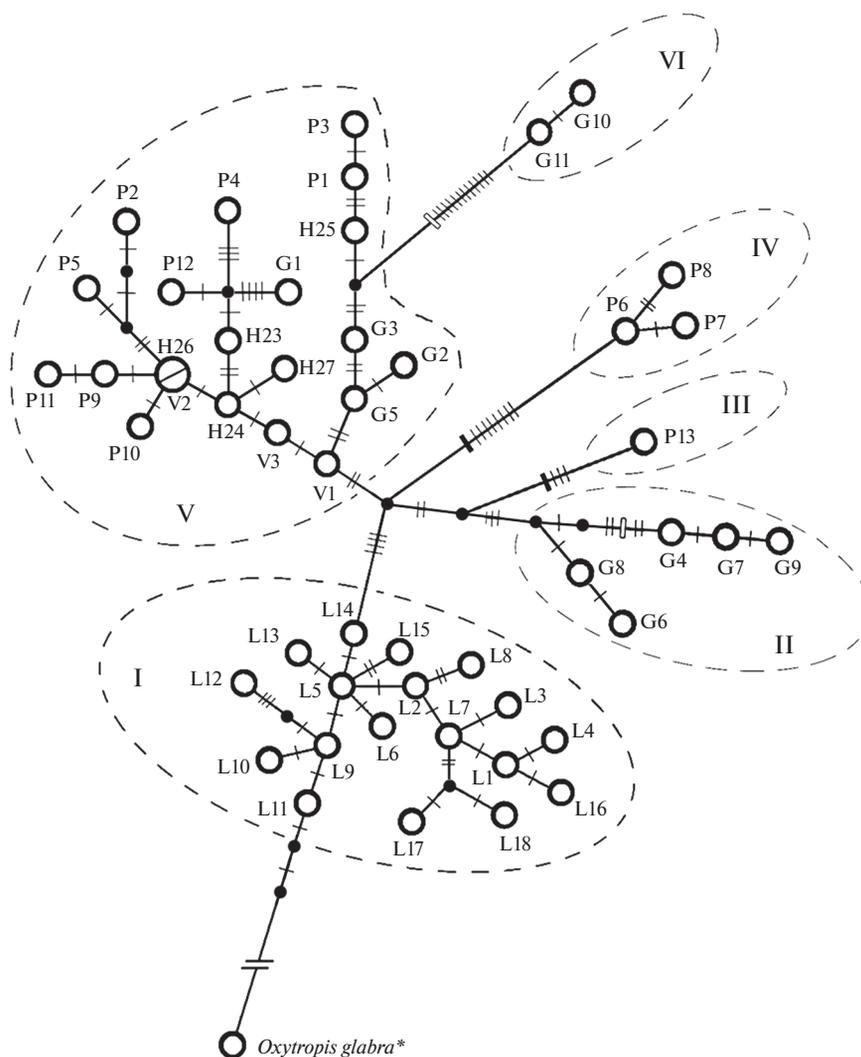


**Рис. 1.** МР-дерево генетических взаимоотношений видов *Oxytropis* секции *Polyadena* и близкородственных им видов секции *Verticillares*. Числа в узлах – значения индекса бутстрепа для МР- и NJ-методов (>50%) и апостериорные вероятности для ВІ-анализа (>0.95). Внешняя группа – *O. glabra*.

*ticillares* образовали слабо поддержанную в МР- и NJ-анализах (63 и 62% соответственно) и высоко поддержанную в ВІ-анализе (PP = 1.00) монофилетическую кладу II, в которой можно выделить три поддержанные клады второго порядка (рис. 1). Кладу I образуют гаплотипы *O. glandulosa* (линия 2), кладу 2 – *O. microphylla*, *O. trichophysa* и *O. glandulosa* (линия 3), кладу 3 – *O. muricata*, *O. glandulosa* (линия 1), *O. pseudoglandulosa*, *O. varlakovii* и *O. interposita*, взаимоотношения последних трех видов остаются неразрешенными.

На медианной сети генеалогических связей гаплотипов (рис. 2) гаплотипы восьми видов двух секций формируют шесть дивергентных гаплогрупп (I–VI). Гаплогруппу I составили все гаплоги-

пы *O. lanata* (L1–L18), II – гаплотипы G4, G6–G9 *O. glandulosa* (линия 2), III – гаплотип P13 *O. trichophysa*, IV – все гаплотипы *O. microphylla* (P6–P8), V – все гаплотипы *O. muricata* (P1–P5), *O. pseudoglandulosa* (P9–P12), *O. varlakovii* (V1–V3), *O. interposita* (H23–H27) и гаплотипы G1–G3, G5 *O. glandulosa* (линия 1), VI – гаплотипы G10 и G11 *O. glandulosa* (линия 3). Следует отметить, что распределение гаплотипов в гаплогруппе V не соответствует ни популяционной, ни таксономической принадлежности. Так, гаплотипы *O. muricata* находятся на трех разных веточках, как и гаплотипы *O. glandulosa* (линия 1), гаплотипы V3 и V2 *O. varlakovii* соединены через гаплотип H24 *O. interposita* и, кроме того, гаплотипы V2 *O. varlakovii* и H26 *O. interposita* оказались идентичными (общий гаплог-



**Рис. 2.** Медианная сеть гаплотипов видов *Oxytropis* секции *Polyadena* и близкородственных им видов секции *Verticillares*. Размер окружностей отражает частоту встречаемости гаплотипов, маленькие черные кружки – гипотетические гаплотипы, поперечные тонкие штрихи на ветвях – мутационные события, черные толстые штрихи – вставка нуклеотидов, белые толстые штрихи – делеция нуклеотидов, штриховыми линиями обведены гаплогруппы I–VI. Код гаплогруппы см. табл. 1. \* – мутации для *O. glabra*, используемой в качестве внешней группы, не указаны и не рассматриваются.

тип), хотя эти виды относятся к разным секциям (рис. 2). Во всех гаплогруппах выявлены маркерные нуклеотидные замены и индели: в гаплогруппе I – А в позициях 1172 и 1462, С в позиции 2144; II – С и Т в позициях 602 и 1730 соответственно; III – вставка четырех нуклеотидов (ТТТА, позиции 765–768); IV – вставка шести нуклеотидов (ТАААТА, позиции 393–398) и С в позиции 1689; V – Т в позиции 1588; VI – делеция шести нуклеотидов (ТАТТТТ, позиции 162–167). Генетические дистанции между гаплогруппами высоки (табл. 3), кроме пары II–III, которая объединяет гаплотипы *O. glandulosa* (линия 2) и *O. trichophysa* соответственно. Наименьшая нуклеотидная дивергенция определена между парами гаплогрупп III–VI и

IV–VI, т.е. *O. glandulosa* (линия 3)–*O. trichophysa* и *O. glandulosa* (линия 3)–*O. microphylla* (табл. 3).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенное исследование видов *Oxytropis* секции *Polyadena* по данным нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA–trnH*, *trnL–trnF* и *trnS–trnG* хпДНК показало, что у всех видов уровень нуклеотидного разнообразия низкий, а уровень гаплотипического разнообразия варьирует от низкого до высокого. Три исследуемые популяции *O. muricata* и три из четырех популяций *O. microphylla* характеризуются низкими показателями генетического разнообразия, что

**Таблица 3.** Нуклеотидная дивергенция и генетические дистанции между гаплогруппами I–VI (рис. 2), образованные гаплотипами хпДНК *Oxytropis muricata*, *O. microphylla*, *O. pseudoglandulosa*, *O. trichophysa*, *O. varlakovii*, *O. glandulosa*, *O. lanata* и *O. interposita*

Гаплогруппа	I	II	III	IV	V	VI
$D_{XY}$						
I	–	5.889 (5)	4.889 (4)	7.889 (7)	6.270 (4)	6.889 (6)
II	0.00248	–	3.000 (3)	6.000 (6)	4.381 (3)	5.000 (5)
III	0.00204	0.00126	–	3.000 (3)	3.381 (2)	2.000 (2)
IV	0.00330	0.00253	0.00125	–	6.381 (5)	1.000 (1)
V	0.00262	0.00184	0.00141	0.00267	–	5.381 (4)
VI	0.00289	0.00211	0.00084	0.00042	0.00225	–
$F_{ST}$						
I	0.00000					
II	0.72446*	0.00000				
III	0.70918***	0.38462***	0.00000			
IV	0.80840*	0.68848***	0.81481***	0.00000		
V	0.60677*	0.64769*	0.58729***	0.72947*	0.00000	
VI	0.86189*	0.67449***	0.84615***	0.85564**	0.78510**	0.00000

обычно связывают с прохождением популяции через “бутылочное горлышко”, т.е. резкое сокращение численности с последующим ее восстановлением (Абрамсон, 2007). Мономорфизм популяции MICR1 *O. microphylla* может свидетельствовать об относительно недавнем ее происхождении из небольшой группы близкородственных растений. Отсутствие достоверной внутривидовой межпопуляционной дифференциации у *O. muricata* и у *O. microphylla*, как и у *O. bargusinensis* (Холина и др., 2018) и у *O. myriophylla* (Холина и др., 2019), связано, вероятно, с постоянным генным потоком через цепь промежуточных местообитаний, а отсутствие нуклеотидной дивергенции может свидетельствовать о том, что исследуемые локальные популяции каждого вида представляют собой региональную метапопуляцию. Генетическое разнообразие у *O. pseudoglandulosa* и *O. varlakovii* сравнимо с таковым у эндемичных видов *O. chankaensis* ( $h = 0.718$ ,  $\pi = 0.0005$ ) (Artyukova et al., 2011), *O. bargusinensis* ( $h = 0.844$ ,  $\pi = 0.0013$ ), *O. interposita* ( $h = 0.769$ ,  $\pi = 0.0015$ ) и *O. triphylla* ( $h = 0.915$ ,  $\pi = 0.0020$ ) (Холина и др., 2018).

Высокие значения генетических дистанций между *O. muricata*, *O. microphylla*, *O. trichophysa*, *O. glandulosa* (линия 2) и *O. glandulosa* (линия 3) (табл. 2), гаплотипы которых в филогенетических анализах находятся в разных гаплогруппах (рис. 2), а также выявленные маркерные нуклеотидные

замены и индели свидетельствуют о существенной дифференциации их хлоропластных геномов. Учитывая существующие мнения ботаников (Мальшев, 2008; Сипливинский, 1966) о происхождении некоторых видов секции *Polyadena* и их сходстве с представителями видов секции *Verticillares*, мы включили в филогенетические анализы близкородственные виды. Результаты проведенного исследования не подтвердили предположение, что *O. microphylla* возникла в результате межсекционной гибридизации *O. muricata* и *O. lanata* (Мальшев, 2008). Так, у этих трех видов общих гаплотипов не обнаружено, каждый из них имеет свои видоспецифичные маркеры, в филогенетических реконструкциях виды находятся в разных кладах/гаплогруппах (рис. 1, 2), значения генетических дистанций между которыми высоки (табл. 3).

Объединение всех гаплотипов видов *O. muricata*, *O. varlakovii*, *O. pseudoglandulosa* и *O. glandulosa* (линия 1) секции *Polyadena* и *O. interposita* секции *Verticillares* в одну кладу/гаплогруппу (рис. 1, 2) не случайно. Генетическая близость *O. interposita* к видам секции *Polyadena* была показана при изучении эндемичных видов *Oxytropis* (Холина и др., 2018) и 11 видов секции *Verticillares* (Холина и др., 2019). Так, присутствие у *O. interposita* видоспецифичных нуклеотидных замен, отсутствие общих гаплотипов с остальными видами секции *Verticillares*, высокие статистически значимые генетиче-

ские дистанции (от 0.67524 до 0.89490) между *O. interposita* и другими видами подтверждают существенную дивергенцию хлоропластного генома *O. interposita* (Холина и др., 2019). Низкие статистически незначимые значения генетических дистанций между *O. interposita*–*O. muricata* и *O. interposita*–*O. varlakovii* (0.25758 и 0.00319 соответственно), наличие общего гаплотипа у *O. interposita* и *O. varlakovii* (табл. 1) отсутствие видоспецифичных дифференцирующих маркеров подтверждают генетическую близость этих видов. Кроме того, мы сравнили морфологические признаки, приведенные ранее (Малышев, 2008), для *O. interposita*, *O. varlakovii*, *O. muricata* и наиболее близких к *O. interposita* видов *O. myriophylla* и *O. oxyphylla* секции *Verticillares* и обнаружили полное совпадение по ряду диагностических признаков у *O. interposita* и у представителей секции *Polyadena* в отличие от секции *Verticillares*. Среди этих признаков отмечены полумутовчатые или расставленные, кроме мутовчатых, листочки, крупный цветок длиной 25–30 мм в отличие от цветка длиной 15–20 мм у представителей секции *Verticillares*, чашечка трубчато-колокольчатая у *O. interposita* и видов *Polyadena*, но трубчатая у видов *Verticillares*, почти двугнездные бобы с широкой брюшной перегородкой в отличие от почти одногнездных у видов *Verticillares* и некоторые другие. Таким образом, полученные нами генетические данные и сходство морфологических признаков свидетельствуют в пользу предположения (Холина и др., 2018) о вероятном происхождении *O. interposita* от представителя секции *Polyadena*, но для уточнения секционной принадлежности *O. interposita* требуются дальнейшие исследования.

Отсутствие значительных генетических различий между *O. muricata*, *O. varlakovii*, *O. pseudoglandulosa*, *O. glandulosa* (линия 1) и *O. interposita*, объединение их гаплотипов в одну гаплогруппу и смешанное распределение гаплотипов, не соответствующее ни популяционной, ни таксономической принадлежности, указывают на полифилию данной группы. К наиболее распространенным причинам этого относятся общность происхождения, относительно недавняя дивергенция и быстрая радиация молодых видов, что сопровождается неполным расхождением генеалогических линий (Абрамсон, 2007; Шанцер, 2013). На основе анализа ядерных и хлоропластных маркеров показано, что быстрая радиация характерна для видов рода *Oxytropis* (Shavvon *et al.*, 2017), как и ряда крупных родов сем. Fabaceae – *Astragalus* L. (Bagheri *et al.*, 2017), *Lupinus* L. (Drummond *et al.*, 2012) и др. Эти процессы нередко осложняются интродукцией (Абрамсон, 2007; Шанцер, 2013), а в слу-

чае с видами *Oxytropis* еще и полиплоидией (Малышев, 2008). Все это справедливо для исследуемой нами группы видов. Так, *O. interposita* из единственной известной популяции – тетраплоид,  $2n = 32$ , *O. varlakovii* с оз. Ножий – триплоид,  $2n = 24$  (Кониченко, Селютина, 2013), а для *O. muricata* известны диплоидная и тетраплоидная расы,  $2n = 16$  и  $32$  соответственно (Малышев, 2008).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение генетического разнообразия видов *Oxytropis* секции *Polyadena* Азиатской России выявило крайне низкое нуклеотидное разнообразие в популяциях (0.0001–0.0014), за исключением двух популяций *O. glandulosa*. Хлоропластные геномы видов *O. muricata*, *O. microphylla*, *O. trichophylla* и *O. glandulosa* (линии 2, 3) значительно дифференцированы. Группа видов *O. muricata*, *O. varlakovii*, *O. pseudoglandulosa* и *O. glandulosa* (линия 1) образует единый комплекс, что обусловлено, вероятно, относительно недавней их дивергенцией и неполным расхождением генеалогических линий. Низкий уровень полиморфизма не обеспечивает адаптивный потенциал видов и увеличивает риск их исчезновения. Поэтому необходимо проводить поиск новых местонахождений видов, изучать демографическую структуру, жизнеспособность и генетическое разнообразие популяций, а также осуществлять регулярный мониторинг их состояния.

Авторы выражают благодарность Д.В. Санданову и И.Ю. Селютиной за предоставление растительного материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Информ. вестн. ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 307–331.
- Артюкова Е.В., Холина А.Б., Козыренко М.М., Журавлев Ю.Н. Анализ генетической изменчивости редкого эндемичного вида *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (Fabaceae) на основе RAPD маркеров // Генетика. 2004. Т. 40. № 7. С. 877–884.
- Козыренко М.М., Холина А.Б., Артюкова Е.В., Колдаева М.Н., Якубов В.В., Прокопенко С.В. Молекулярно-филогенетическая характеристика эндемичных дальневосточных близкородственных видов секции *Orobia* рода *Oxytropis* (Fabaceae) // Генетика. 2020. Т. 56. № 4. С. 421–432.
- Кониченко Е.С., Селютина И.Ю. Числа хромосом редких и эндемичных видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) // Ботан. журн. 2013. Т. 98. № 5. С. 647–651.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: КМК, 2008. 855 с.

- Красная книга Иркутской области. Иркутск: Время странствий, 2010. 480 с.
- Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. Красноярск: Сиб. фед. ун-т, 2012. 572 с.
- Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 3-е изд., перераб. и доп. Улан-удэ: БНЦ СО РАН, 2013. 688 с.
- Малышев Л.И. Разнообразие рода Остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России // *Turczaninowia*. 2008. Т. 11. № 4. С. 5–141.
- Пешкова Г.А. Третичные реликты в степной флоре Байкальской Сибири // Науч. чтения памяти М.Г. Попова. Иркутск. 1972. Вып. 12–13. С. 25–58.
- Повыдыш М.Н., Бобылева Н.С., Битюкова Н.В. Род 29. *Oxytropis* DC. – Остролодочник // Растительные ресурсы России. СПб.; М.: КМК, 2010. Т. 3. С. 65–69.
- Пурэвсүрэн С., Chang Q.H., Нарантуяа С., Цэцэгмаа С. Алкалоиды остролодочника ложножелезистого (*Oxytropis pseudoglandulosa* Gontsch. ex Grub.), применяемого в традиционной медицине Монголии // Сиб. мед. журн. (Иркутск). 2002. Т. 34. № 5. С. 73–76.
- Селютин И.Ю., Санданов Д.В. Редкие виды *Oxytropis* секции *Polyadena* Bunge в Южной Сибири: оценка состояния популяций // Экосистемы Центральной Азии: исследование, сохранение, рациональное использование: Матер. XIII Убсунурского междунар. симпозиума. Кызыл: ТУвГУ, 2016. С. 326–329.
- Сипливинский В.Н. Флористические находки в северо-восточном Прибайкалье // Новости систематики высших растений. М; Л.: Наука, 1966. С. 272–291.
- Улзийхутаг Н. Бобовые Монголии (таксономия, экология, география, филогения и хозяйственное значение). Улаанбаатар: Бемби Сан, 2003. 587 с.
- Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Санданов Д.В. Современное состояние популяций эндемичных видов *Oxytropis* Байкальской Сибири и их филогенетические связи по данным секвенирования маркеров хлоропластной ДНК // Генетика. 2018. Т. 54. № 7. С. 795–806.
- Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Санданов Д.В. Дивергенция видов *Oxytropis* секции *Verticillares* (Fabaceae) степной флоры Байкальской Сибири на основе анализа хлоропластной ДНК // Генетика. 2019. Т. 55. № 6. С. 665–674.
- Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Санданов Д.В., Андриянова Е.А. Филогенетические взаимоотношения видов *Oxytropis* DC. subg. *Oxytropis* и *Phasoxoxytropis* (Fabaceae) Азиатской России на основе анализа нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров хлоропластного генома // Генетика. 2016. Т. 52. № 8. С. 895–909.
- Шанцер И.А. Филогения и систематика недавно дивергировавших групп на примере рода *Rosa* // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2013. Приложение № 2. С. 202–216.
- Artyukova E.V., Kozyrenko M.M., Kholina A.B., Zhuravlev Yu.N. High chloroplast haplotype diversity in the endemic legume *Oxytropis chankaensis* may result from independent polyploidization events // *Genetica*. 2011. V. 139. № 2. P. 221–232. <https://doi.org/10.1007/s10709-010-9539-8>
- Bagheri A., Maassoumi A.A., Rahiminejad M.R., Brassac J., Blattner F.R. Molecular phylogeny and divergence times of *Astragalus* section *Hymenostegis*: An analysis of a rapidly diversifying species group in Fabaceae // *Sci. Rep.* 2017. № 7: 14033. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14614-3>
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16 (1). P. 37–48.
- Drummond C.S., Eastwood R.J., Miotto S.T.S., Hughes C.E. Multiple continental radiations and correlates of diversification in *Lupinus* (Leguminosae): testing for key innovation with incomplete taxon sampling // *Syst. Biol.* 2012. V. 61. № 3. P. 443–460. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr126>
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver. 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Mol. Ecol. Res.* 2010. V. 10. P. 564–567.
- Gouy M., Guindon S., Gascuel O. SeaView version 4: A multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building // *Mol. Biol. Evol.* 2010. V. 27. P. 221–224. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees // *Bioinformatics*. 2001. V. 17. № 8. P. 754–755.
- Kholina A., Kozyrenko M., Artyukova E., Sandanov D., Selyutina I., Chimitov D. Plastid DNA variation of the endemic species *Oxytropis glandulosa* Turcz. (Fabaceae) // *Turk. J. Bot.* 2018. V. 42. P. 38–50. <https://doi.org/10.3906/bot-1706-11>
- Lee J., Lee C.Y., Seo H.H., Bazarragchaa B., Batdelger G., Choi S., Hwang K.C., Lee S., Lim S. Extract of *Oxytropis pseudoglandulosa* inhibits vascular smooth muscle cell proliferation and migration via suppression of ERK1/2 and Akt signaling pathways // *Clin. Hemorheol. Micro.* 2018. V. 69. № 1–2. P. 277–287. <https://doi.org/10.3233/CH-189126>
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. 2009. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
- Shavvon R.S., Kazempour-Osaloo S., Maassoumi A.A., Moharrek F., Karaman Erkul S., Lemmon A., Lemmon E.M., Michalak I., Muellner-Riehl A.N., Favre A. Increasing phylogenetic support for explosively radiating taxa: The promise of high-throughput sequencing for *Oxytropis* (Fabaceae) // *J. Syst. Evol.* 2017. V. 55. № 4. P. 385–404. <https://doi.org/10.1111/jse.12269>
- Swofford D.L. PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods): version 4.04. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates Inc., 2003.

## Chloroplast DNA Variability in *Oxytropis* Section *Polyadena* (Fabaceae) from Asian Russia: Population Analysis and Phylogenetic Relationships

A. B. Kholina<sup>1, #</sup>, M. M. Kozyrenko<sup>1</sup>, E. V. Artyukova<sup>1</sup>, and T. E. Pozdnyakova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, prosp. Stoletiya Vladivostoka 159, Vladivostok, 690022 Russia

<sup>2</sup>Saint-Petersburg Pushkin State Agrarian University, Petersburg sh., St. Petersburg, 196601 Russia

<sup>#</sup>e-mail: kholina@biosoil.ru

Nucleotide polymorphism of the *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* intergenic spacers of chloroplast DNA was analyzed in the populations of six *Oxytropis* species of section *Polyadena* from Asian Russia. The levels of nucleotide diversity were low (0.0001–0.0014), with the exception of two populations of *O. glandulosa* (0.0036 and 0.0059), and haplotype diversity varied from 0.133 to 0.911. High interspecific genetic distances and the identified species-specific nucleotide substitutions and indels indicate a significant differentiation of the chloroplast genomes of *O. muricata*, *O. microphylla*, *O. trichophysa*, *O. glandulosa* (lines 2, 3). The species *O. pseudoglandulosa*, *O. muricata*, *O. varlakovii*, and *O. glandulosa* (line 1) form a poorly differentiated complex, which is probably due to their relatively recent divergence.

УДК 578:619:616.9

## КОРОНАВИРУСНЫЕ ИНФЕКЦИИ ЖИВОТНЫХ: БУДУЩИЕ РИСКИ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА

© 2021 г. И. М. Донник\*, Иг. В. Попов\*\*, \*\*\*, С. В. Середа\*\*, Ил. В. Попов\*\*\*,  
М. Л. Чикиндас\*\*, \*\*\*\*, А. М. Ермаков\*\*, @

\*Российская академия наук, Ленинский просп., 14, Москва, 119991 Россия

\*\*Донской государственный технический университет, пл. Гагарина, 1, Ростов-на-Дону, 344000 Россия

\*\*\*Ростовский государственный медицинский университет, пер. Нахичеванский, 29,  
Ростов-на-Дону, 344022 Россия

\*\*\*\* Health Promoting Naturals Laboratory, School of Environmental and Biological Sciences, Rutgers,  
the State University of New Jersey, 65 Dudley Road, New Brunswick, NJ 08901 USA

@E-mail: amermakov@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.05.2020 г.

После доработки 27.06.2020 г.

Принята к публикации 17.07.2020 г.

Установлено, что коронавирусы обладают огромным эволюционным потенциалом, и на данный момент в новейшей истории человечества отмечены три крупные вспышки новых коронавирусных инфекций человека. Определены закономерности возникновения новых зоонозных коронавирусных инфекций и роль биоветеринарного контроля в предотвращении их потенциальных вспышек в будущем, а также рассмотрена возможность заражения животных-компаньонов SARS-CoV-2. Продемонстрировано, что вмешательство человека в дикую природу приводит к столкновению в одной пространственно-временной точке разных видов животных и их вирусов, провоцируя подчас появление новых, непредсказуемых форм патогенных вирусов. Рассмотрена возможность использования пробиотиков для контроля вирусных инфекций у животных.

DOI: 10.31857/S0002332921010057

Коронавирусы (Coronaviridae (CoV)) – семейство патогенных вирусов, поражающих человека и животных и вызывающих заболевания дыхательной, желудочно-кишечной и нервной систем различной степени тяжести. Семейство CoV включает в себя два подсемейства: Coronavirinae, которое подразделяется на четыре рода (*Alphacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Gammacoronavirus* и *Deltacoronavirus*), и Torovirinae, состоящее из двух родов (*Torovirus* и *Vafinivirus*). Род *Betacoronavirus* подразделяется на несколько подродов, которые до пересмотра таксономии в 2019 г. носили названия согласно первым четырем буквам латинского алфавита. В настоящее время принято считать, что этот род состоит из подродов *Embecovirus* (бывший подрод А), *Sarbecovirus* (бывший подрод В), *Merbecovirus* (бывший подрод С), *Nobecovirus* (бывший подрод D) и впервые отдельно выделенный подрод *Hibecovirus* (Li *et al.*, 2019). Благодаря уникальному механизму репликации CoV наблюдается высокая частота возникновения генетических рекомбинаций в их РНК и последующих мутаций, что в совокупности обеспечивает CoV способ-

ностью к быстрой адаптации к новым хозяевам и экологическим нишам (Ji *et al.*, 2020; Lu *et al.*, 2020).

Мутационная активность способствует изменению вирулентности CoV, однако не последнюю роль в этом играют и животные-носители, которые вовлечены в глобальную экосистему, в том числе и в качестве основополагающих звеньев зоонозных вирусных инфекций – первичных и вторичных резервуаров (Omran *et al.*, 2015; Mohd *et al.*, 2016; Shi *et al.*, 2017). На данный момент, исходя из ретроспективных эпидемиологических данных, с уверенностью можно утверждать, что наибольшим эмерджентным зоонозным потенциалом обладают бета-коронавирусы, такие как SARS-CoV, MERS-CoV и SARS-CoV-2. Следует отметить, что к возникновению и распространению этих вирусов причастны как домашние, так и дикие животные, в частности летучие мыши (Sun *et al.*, 2020). Особенности антивирусных иммунных реакций этих животных создали удобный фундамент для более интенсивного развития прародителей трех вышеперечисленных вирусов (Li *et al.*, 2019). Сейчас

перед научным сообществом стоит задача разработки стратегии предотвращения потенциальной четвертой вспышки новой коронавирусной инфекции.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для написания этого систематического обзора нами был проведен поиск данных в базах Scopus, The Cochrane Database, MEDLINE/PubMed Database, Embase-Elsevier, Web of Science Core Collection, eLIBRARY (2003–2020 гг.) с использованием комбинаций ключевых слов и логического оператора SQL: “coronavirus” AND (“animal” OR “bat” OR “dromedary camel” OR “civet” OR “pangolin” OR “cat” OR “dog” OR “ferret” OR “animal model”). Мы воспользовались информацией, представленной во многих (91) крупных обзорах, а также результатами систематических анализов и научно-исследовательских работ, в которых были обсуждены фундаментальные и клинические аспекты коронавирусных инфекций различных видов животных и их зоонозный потенциал.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что все известные человеческие коронавирусные инфекции имеют зоонозную природу. В систематическом обзоре (Ye *et al.*, 2020) приведено семь примеров выявленных человеческих CoV, в формировании которых задействованы не менее пяти представителей разных отрядов млекопитающих.

Животное рассматривается как первичный эволюционный хозяин человеческого CoV, если у него обнаружен вирус-предшественник, гомологичный человеческому на уровне нуклеотидной последовательности. Этот вирус обычно не имеет выраженной вирулентности в отношении животного-хозяина, и его носительство протекает бессимптомно. В большинстве случаев, для того чтобы инфицировать человека, CoV должны преодолеть межвидовой барьер, что обеспечивается разнообразием генетических и фенотипических качеств вируса, возникающих из-за ошибок во время репликации, например при инактивации экзорибонуклеазы (Ogando *et al.*, 2019). Патогенность вируса-предшественника часто проявляется при инфицировании промежуточного хозяина, который играет роль резервуара для интенсивного размножения. При повторяющемся контакте с зараженным животным вирус-предшественник имеет большие шансы перейти к человеку, причем если CoV способны к трансмиссии между людьми, они не теряют возможности к развитию и могут адаптироваться к организму нового хозяина с по-

терей вирулентных качеств. Так, MERS-CoV обладает самой высокой летальностью среди семи выявленных CoV. При этом MERS-CoV обладает меньшей контагиозностью среди людей по сравнению с другими представителями этой группы вирусов (Omrani *et al.*, 2015; Chu *et al.*, 2020). В то же время HCoV-229E, HCoV-OC43, HCoV-NL63 и HCoV-NKUI не вызывают серьезных и системных воспалительных заболеваний у человека, что свидетельствует об адаптационных свойствах этих вирусов к новым хозяевам (Corman *et al.*, 2015; Milewska *et al.*, 2018; Cui *et al.*, 2019). Интересна ситуация с SARS-CoV-2: в ходе эволюции контагиозные и вирулентные качества этого вируса сформировались наиболее благоприятно для его пандемического распространения. Однако при рассмотрении этого вируса прослеживается логика адапционного превалирования контагиозности над вирулентностью. Танг с соавт. обнаружили два типа SARS-CoV-2 (более вирулентный L-тип и менее вирулентный S-тип) и выяснили, что в условиях санитарно-эпидемиологических мер по борьбе с распространением этого вируса в Китае трансмиссия S-типа, вызывающего относительно менее тяжелые формы воспалительных заболеваний, начала превалировать над L-типом (Tang *et al.*, 2020).

Таким образом, для обнаружения потенциальных эмерджентных зоонозных коронавирусных инфекций необходимо рассматривать варианты их бессимптомного носительства у животных, особенно если инфекционный агент – представитель рода *Betacoronavirus*.

Представители отряда Chiroptera (рукокрылые) причастны к возникновению множества эпидемиологических вспышек зоонозных вирусных инфекций, в частности общих для других животных и людей. Среди человеческих вирусов, предшественники которых замечены у этих животных, выделяют филловирусы (Эбола и Марбург) (Goldstein *et al.*, 2018; Forbes *et al.*, 2019), парамиксовирусы (Нипах, Хендра) (Drexler *et al.*, 2012) и, конечно, CoV (Ye *et al.*, 2020). Кроме того, необходимо отметить, что сегодня установлено не менее 30 видов CoV, для которых рукокрылые – природный резервуар (Wong *et al.*, 2019). Один из благоприятных факторов для существования столь большого числа зоонозных вирусов – видовое разнообразие отряда рукокрылых (>1300 видов), а значит, и большое число разных клеток и рецепторов, с которыми могут взаимодействовать инфекционные агенты. Немаловажную роль в обширной межвидовой трансмиссии зоонозных вирусов играет и факт того, что рукокрылые – единственные млекопитающие, способные на длительные пе-

релеты, что повышает число контактов с другими животными (Hawkins *et al.*, 2019).

Однако главная причина того, что эти животные считаются идеальными “инкубаторами” новых патогенных вирусов, в том числе и CoV, – бессимптомное вирусоносительство, обусловленное ограниченными ответными иммунно-воспалительными реакциями. При попадании вирусов в организм у большинства млекопитающих активируются провоспалительные цитокины, что приводит к воспалительным заболеваниям и летальному исходу (Tseng *et al.*, 2012; Collins *et al.*, 2014). Недавнее исследование (Brook *et al.*, 2020) продемонстрировало, что при взаимодействии клеток крыланов (Pteropodidae) *in vitro* с разными подтипами везикуловирусов Индианы наблюдается довольно быстрый иммунный ответ, который в то же время индуцирует высокочастотную репликацию вируса в культуре клеток. Кроме того, ученые также обнаружили, что противовирусный интерферонопосредованный ответ летучих мышей не вызывает воспалительной реакции, достаточной для повреждения клеток, что в свою очередь продлевает предполагаемое персистирование вирусной инфекции. Подобные результаты подтверждаются рядом ранее проведенных исследований. Так, было обнаружено, что у рукокрылых сигнальные пути NF-κB дегенерированы (Zhang *et al.*, 2013), а активность NLRP3-инфламасом подавлена по сравнению с таковыми у других животных (Ahn *et al.*, 2019). Этим обосновывается ограниченность воспалительного ответа и бессимптомное течение вирусных инфекций. Было показано также, что повышенная регуляция НК-клеток NKG2/CD94 и низкая экспрессия основных молекул комплекса гистосовместимости класса I у крыланов могут препятствовать работе НК-клеток (Pavlovich *et al.*, 2018).

Все эти особенности иммунитета делают организм рукокрылых идеальной средой для развития и репликации большого числа вирусов, в частности CoV. Имеются также данные, что активные формы кислорода, образующиеся вследствие активного метаболизма этих млекопитающих, могут оказывать дополнительное мутагенное влияние на CoV посредством воздействия на РНК-зависимую РНК-полимеразу (Zhang *et al.*, 2013).

Таким образом, рукокрылые представляют опасность как первичное звено в возникновении эмерджентных коронавирусных инфекций. CoV, которые приобрели высокую репликационную активность за счет длительного персистирования в организме рукокрылых, при межвидовой трансмиссии имеют высокие шансы приобретения вирулентных качеств по отношению к новым хозяевам,

что, вероятно, и произошло при эволюционном развитии SARS-CoV, MERS-CoV и SARS-CoV-2.

Прямая передача CoV от рукокрылых человеку маловероятна из-за низкой частоты контактов с этими животными. Поэтому в большинстве случаев человеческие CoV при межвидовой трансмиссии преодолели этап другого животного-переносчика как промежуточного хозяина.

Первая вспышка человеческой коронавирусной инфекции была вызвана SARS-CoV в ноябре 2002 г. в провинции Гуандун, Китай (Perlman *et al.*, 2009). Вспышка инициировала обширное исследование, целью которого было установление источника инфекции. В 2003 г. у работников животного рынка Шэньчжэня и у животных, в частности у гималайских цивет *Paguma larvata* и енотовидных собак *Nyctereutes procyonoides*, был выявлен SARS-подобный CoV, который был на 99.8% гомологичен SARS-CoV (Guan *et al.*, 2003). При экспериментальном моделировании коронавирусной инфекции циветы оказались восприимчивы и к SARS-CoV, и к SARS-подобному CoV, после чего именно они стали считаться животным резервуаром (Wu *et al.*, 2005). Немного позже был обнаружен предположительный CoV-предшественник, на 95% идентичный по нуклеотидной последовательности SARS-CoV у китайских рыжих подковоносных летучих мышей *Rhinolophus sinicus* (Lau *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2005), что окончательно установило цепочку вирусной трансмиссии и эволюции.

На примере этой вспышки мы считаем нужным отметить несколько важных фактов. Во-первых, известно, что рукокрылых до выявления у них вероятного предшественника SARS-CoV никто не рассматривал как резервуар зоонозных вирусных инфекций (Wong *et al.*, 2019). Это свидетельствует о том, что человечество может обнаружить других представителей животного мира, организм которых также может оказаться идеальной средой для “инкубации” новых эмерджентных вирусных инфекций. Во-вторых, антитела к SARS-подобным CoV идентифицировали только у гималайских цивет, которые находились на рынке диких животных, у домашних и диких представителей этого вида антител обнаружено не было (Tu *et al.*, 2004). Это может свидетельствовать об отсутствии необходимости большого числа особей для участия в межвидовой трансмиссии CoV в качестве промежуточного звена. В-третьих, у всего семейства виверровых (Viverridae), к которым относятся циветы, согласно недавнему систематическому обзору (Wicker *et al.*, 2017) достоверно установлены десять вирусных инфекций – только одна из них имеет коронавирусную природу. Следовательно, при возникновении новых эмерджентных вирус-

ных инфекций с эпидемическим потенциалом промежуточным звеном может быть любое животное, находящееся в тесном повторяющемся контакте с человеком. Наличие коронавирусной инфекции в видовом анамнезе не обязательно.

Вторая вспышка ранее неизвестной коронавирусной инфекции, вызванная MERS-CoV, имеет некоторые отличия от вышеописанного сценария трансмиссии и развития SARS-CoV. Впервые вирус идентифицировали в 2012 г. в Саудовской Аравии (Milne-Price *et al.*, 2014), позже были установлены генетически сходные CoV рукокрылых — CoV-HKU4, CoV-HKU5 и CoV-HKU25, которые на 75–87% гомологичны MERS-CoV. Все эти вирусы для клеточной инвазии используют дипептидилпептидазу-4 (DPP4) в качестве рецептора (van Boheemen *et al.*, 2012; Lau *et al.*, 2018; Luo *et al.*, 2018). Однако в отличие от SARS-CoV у животного (предположительно природного резервуара), а именно одногорбого верблюда *Camelus dromedarius*, был идентифицирован MERS-CoV, на 100% гомологичный тому, который выделили у людей (Raj *et al.*, 2014a). Это свидетельствует о том, что MERS-CoV эволюционно дальше от CoV рукокрылых и момент от трансмиссии потенциального CoV-предшественника верблюдам от рукокрылых до формирования MERS-CoV более длительный. Кроме того, на потенциальное происхождение MERS-CoV от CoV рукокрылых указывает фекально-оральный путь передачи, в большей степени характерный для последних (Samara, Abdoun, 2014).

В отличие от коронавирусных инфекций цивет таковые у верблюдовых (Camelidae) встречаются довольно часто, причем некоторые из них даже способны преодолеть межвидовой барьер и перейти к человеку, тем самым приобретая зоонозную природу. Так, в 2018 г. Корман с соавт. опубликовали данные исследования, согласно которым HCoV-229E, вызывающий нелетальные инфекции дыхательных путей, может передаваться от верблюдов людям путем, аналогичным путям трансмиссии MERS-CoV. Это свидетельствует о важной роли верблюдов в качестве резервуара коронавирусных инфекций (Corman *et al.*, 2018). В 2014 г. Ву с соавт. сообщили об идентификации у одногорбых верблюдов Средней Азии нового CoV из рода *Betacoronavirus* — DcCoV UAE-HKU23, а в 2016 г. антитела против этого CoV были установлены у 98.3–100% верблюдов этого же региона (Woo *et al.*, 2014, 2016). В 2019 г. была опубликована работа о генетическом разнообразии разных штаммов UAE-HKU23, в которой авторы предположили, что эволюционное развитие этого CoV, основанное на приобретении новых генетических качеств в процессе репликации,

идет по пути MERS-CoV, что свидетельствует о его возрастающем эмерджентном потенциале (So *et al.*, 2019).

Верблюдовые — идеальный промежуточный хозяин зоонозных инфекций, поскольку в некоторых регионах они находятся в тесных и повторяющихся контактах с людьми, используются для производства молока и мяса и в качестве ездовых животных (Widagdo *et al.*, 2019). Также одногорбые верблюды являются резервуаром 37 зоонозных инфекций, 13 из которых имеют вирусную природу (Zhu *et al.*, 2019).

Одногорбые верблюды могут быть носителями коронавирусной инфекции, которая встречается у других представителей семейства верблюдовых. На основании 1309 образцов ректальных и назальных мазков, отобранных у верблюдов в Саудовской Аравии между маем 2014 г. и апрелем 2015 г., были обнаружены два представителя рода *Betacoronavirus* (MERS-CoV и HKU23-CoV) и один представитель рода *Alphacoronavirus*, который оказался генетически гомологичен CoV, выявленному у альпак *Vicugna pacos* в США в 2007 г., и HCoV-229E человека (Sabir *et al.*, 2016). Позже с помощью секвенирования полного генома выявленного альфа-CoV обнаружилось, что этот вирус на 92.2% гомологичен HCoV-229, а общий предок этих двух вирусов мог перейти от альпак к людям в 1960-х гг. Этот факт установлен благодаря сравнению различных штаммов альфа-CoV, идентифицированных в промежутке между 1962 и 2003 гг. (Crossley *et al.*, 2010, 2012).

Верблюдовые не единственные сельскохозяйственные животные, которые вовлечены в трансмиссионные цепочки CoV, так как все жвачные сельскохозяйственные животные могут быть инфицированы CoV, что наносит экономический ущерб глобальному животноводству, а некоторые CoV этих животных рассматриваются в качестве предшественников человеческих вирусов. Распространению CoV среди скота способствуют такие факторы, как плотное содержание поголовья на ограниченной территории, благоприятное условие для быстрой трансмиссии вирусов фекально-оральным и воздушно-капельным путями (Heckert *et al.*, 1990; Decaro *et al.*, 2008). Достоверно известно, что зимой иммунная резистентность животных снижается, а это сказывается на повышенной частоте заболеваемости, обусловленной коронавирусными инфекциями (Corman *et al.*, 1992). В совокупности это также является подходящей средой для формирования потенциальных зоонозных CoV. Вийген с соавт. предположили, что HCoV-OC43 развился из общего предка с CoV крупного рогатого скота (КРС) при преодолении

межвидового барьера в 1890-х гг. (Vijgen *et al.*, 2005, 2006).

На сегодня одна из наиболее обсуждаемых тем – возможность участия животных-компаньонов в цепи трансмиссии эмерджентных коронавирусных инфекций, поскольку эти животные находятся в самом близком контакте с человеком. Пока не существует достаточной доказательной базы для утверждения, что мелкие домашние животные задействованы в возникновении и распространении эмерджентных CoV.

Единственный достоверно известный CoV, который вызывает инфекционно-воспалительное заболевание у домашних кошек *Felis silvestris catus* – кошачий CoV, который относится к роду *Alphacoronavirus* и подразделяется на два типа на основании генетического и антигенного различий белка-“шипа” (spike protein) (Jaimes *et al.*, 2018; Felten, Hartmann, 2019). В реальности большинство коронавирусных перитонитов у кошек вызвано кошачьим CoV I типа, в то время как II тип относительно менее распространен, поскольку установлено, что этот CoV образовался при генетической рекомбинации с собачьим CoV, что делает его менее контагиозным для кошек (Le Poder, 2011). Это подтверждается недавним исследованием Жао с соавт., в котором при серологическом скрининге было обнаружено, что 75 (54.7%) и 26 (19.9%) из 137 образцов плазмы были серопозитивны по отношению к I и II типам кошачьего CoV соответственно. При этом все образцы плазмы кошек, серопозитивные по отношению к II типу, были также позитивны по отношению к I типу, что указывает на феномен перекрестной реактивности, поскольку не все животные из этой группы были инфицированы кошачьим CoV I типа (Zhao *et al.*, 2019).

Кошек иногда используют в качестве модельных экспериментальных животных для воспроизведения различных вирусных инфекций в целях изучения их патологических аспектов, возможности трансмиссии между особями и апробации методов лечения. Так, в 1984–1985 гг. были описаны успешные методики экспериментального воспроизведения коронавирусной инфекции кошек с помощью собачьего CoV и человеческого HCoV-229E (Barlough *et al.*, 1984, 1985). В 2003 г. были опубликовали экспериментальные данные, согласно которым у кошек через 4 и 6 сут после интратрахеальной инокуляции  $10^6$  ед. 50%-ной инфицирующей дозы SARS-CoV в образцах назальных мазков был обнаружен этот вирус в отсутствие типичной симптоматики. Это свидетельствует о подверженности организма этих животных заражению еще одним человеческим CoV.

Были описаны также случаи трансмиссии SARS-CoV другим лабораторным кошкам при помещении их в закрытую клетку с зараженной особью (Martina *et al.*, 2003). При проведении аналогичного экспериментального исследования были подтверждены эти данные и дополнительно описаны альтерации дыхательных путей при воспроизведении инфицирования SARS-CoV, характерные для трахеобронхоаденита (van den Brand *et al.*, 2008).

Отметим, что все модельные работы по воспроизведению коронавирусных инфекций на кошках сопровождаются сравнением с контрольной и экспериментальной группами хорьков *Mustela putorius*, которые также довольно популярные животные-компаньоны. У этих животных во всех работах отмечаются более выраженные воспалительные реакции и иммунные ответы, которые по характеру ближе к таковым у человека, что делает хорьков более подходящей моделью для изучения человеческой патологии (Martina *et al.*, 2003; van den Brand *et al.*, 2008; Gong *et al.*, 2018). Однако при попытке воспроизвести коронавирусную инфекцию с помощью MERS-CoV хорьки оказывались интактными к вирусному агенту (Raj *et al.*, 2014b). Было обнаружено, что другие лабораторные животные, а именно новозеландские белые кролики *Oryctolagus cuniculus*, могут подходить для *in vitro* моделирования респираторной инфекции MERS-CoV (Haagmans *et al.*, 2015), что может снизить необходимость применения генетически модифицированных мышей *Mus musculus* для этих целей (Agrawal *et al.*, 2015).

Сразу после вспышки новой коронавирусной инфекции в декабре 2019 г. в г. Ухань китайской провинции Хубэй начались исследования по идентификации вирусного агента, которого позже назвали SARS-CoV-2 из-за генетических и фенотипических сходств с SARS-CoV, а также ввиду схожести клинического течения вызываемых ими заболеваний (Gorbalenya *et al.*, 2020; Yang *et al.*, 2020). При обнаружении того, что инвазия клетки SARS-CoV-2 происходит посредством взаимодействия с ангиотензинпревращающим ферментом-2 (АПФ2), ученые выдвинули гипотезу, что этот вирус можно изучать на тех же модельных животных, которые использовались для моделирования инфекции, вызванной SARS-CoV. Ши с соавт. провели обширное экспериментальное исследование, в которое включили множество видов мелких домашних и сельскохозяйственных животных, которым интраназально инокулировали  $10^5$  бляшкообразующих единиц SARS-CoV-2. По аналогии с SARS-CoV только кошки (в меньшей степени) и хорьки (в большей степени) реагировали на SARS-CoV-2 (Shi *et al.*, 2020), что, не-

сомненно, связано со сходством строения АПФ2 этих животных и человека (Guo *et al.*, 2008). Результаты исследования Ши с соавт. вызвали множество вопросов о возможности участия мелких домашних животных, в частности кошек, в путях трансмиссии SARS-CoV-2.

Мы считаем нужным указать на неестественность процесса заражения SARS-CoV-2 кошек в этом экспериментальном исследовании, так как вероятность возникновения реальных условий, при которых напрямую интраназально будет введена экстремально большая доза вирусного патогена, крайне низка. В исследовании получены ценные данные о возможности использования кошек и хорьков в качестве модельных животных, но не более. Для сравнения считаем нужным привести ранее упомянутое исследование Хаагманс с соавт., в котором кроликам также интраназально и интратрахеально вводили  $1 \times 10^6$  и  $4 \times 10^6$  ед. 50%-ной инфицирующей дозы MERS-CoV соответственно (Haagmans *et al.*, 2015). Популяция кроликов во всем мире неоспоримо больше популяции одногорбых верблюдов (DiVincenti *et al.*, 2016; Sazmand *et al.*, 2019), и за 8 лет с момента идентификации у первого больного MERS-CoV ни одного случая трансмиссии этого вируса между кроликами и людьми не задокументировано. Поэтому экстраполировать экспериментальные данные, полученные в лабораторных условиях, на реальность нецелесообразно. Реагирование любого животного на человеческий вирусный патоген при исключении участия этого животного в трансмиссионной цепи свидетельствует лишь о схожести молекулярно-биохимических процессов в двух организмах. Это также позволяет использовать животное в качестве потенциального модельного объекта для изучения способов воздействия на вирусную инфекцию человека.

Однако с кошками ситуация намного усложняется ввиду публикаций результатов массовых серологических исследований, одно из которых было проведено в г. Ухань. Было обнаружено, что 15 из 102 образцов плазмы кошек, взятых во время вспышки COVID-19, были серопозитивны по отношению к домену связывания рецептора SARS-CoV-2, что указывает на их возможное инфицирование, в то время как 39 образцов, отобранных между мартом и маем 2019 г. были серонегативны. Важно то, что наибольший титр нейтрализации был отмечен у трех кошек, хозяева которых болели COVID-19 (Zhang *et al.*, 2020). В это же время были опубликованы результаты исследования, согласно которым у всех 9 включенных в исследования кошек не было обнаружено ни признаков инфицирования SARS-CoV с помощью ОТ-ПЦР, ни антител против этого вируса в их крови на ос-

нове иммунопреципитации (Temmam *et al.*, 2020). Также не стоит оставлять без внимания отмеченные в СМИ случаи заражения в зоопарках разных представителей семейства кошачьих (Felidae) SARS-CoV-2, хотя сведения об использованных методах исследования были ограничены. При обсуждении вышеописанных исследований необходимо руководствоваться принципами медицины и ветеринарии, основанными на доказательствах, а значит не делать окончательных выводов о возможности заражения кошек SARS-CoV-2 от человека в реальных условиях и тем более об обратной трансмиссии.

Тем не менее мы допускаем возможность инфицирования представителей семейства кошачьих новым CoV ввиду сходства молекулярного строения рецепторной мишени этого вируса, но только в условиях очень тесного и повторяющегося контакта с зараженным человеком, когда суммарный титр вируса, передающегося воздушно-капельным путем, достигает значений близких к полученным при экспериментальном моделировании. Однако в реальных условиях шанс возникновения подобного стечения обстоятельств маловероятен. Также нельзя забывать о первой вспышке коронавирусной инфекции, вызванной SARS-CoV, к которому кошки при экспериментальном инфицировании также оказались восприимчивы (Martina *et al.*, 2003). За 18 лет в научной литературе не описано ни одного подтвержденного случая распространения SARS-CoV кошками среди региональных популяций и тем более случаев обратной трансмиссии этой инфекции человеку.

Мы убеждены, что если инфицирование SARS-CoV-2 кошек подтвердится, то эти животные будут для этого вируса биологическим тупиком. Также мы считаем, что для обсуждения факта носительства SARS-CoV-2 и его трансмиссии кошками критически необходимо проведение полномасштабного когортного клинического исследования, притом слепого и рандомизированного, что исключит влияние человеческого фактора на результаты, поскольку неверная их интерпретация может привести к необратимым последствиям. Кроме того, в этом исследовании необходимо применить методы обнаружения субгеномной РНК вируса, что с наибольшей вероятностью укажет на факт репликации SARS-CoV-2 в клетках животных.

Намного интереснее ситуация с собаками *Canis lupus familiaris*. На настоящий момент установлены два CoV собак: один из них относится к роду *Alphacoronavirus* и вызывает воспалительные кишечные заболевания (Decaro, Buonavoglia, 2008, 2011), другой – к роду *Betacoronavirus* и ответствен за поражение респираторных органов (Erles *et al.*,

2007; Lu *et al.*, 2017). Похоже, что у обоих вирусов наблюдаются высокая репликационная активность и закономерное стремительное эволюционное развитие. Собачий кишечный CoV обнаружили в 1971 г. Бинн с соавт., которые выделили его у служебных собак с острым вирусным энтеритом в Германии (Binn *et al.*, 1974). Позже на основании генотипических различий он был разделен на два типа (Decaro *et al.*, 2010a). Важно отметить, что типы собачьего кишечного CoV гомологичны аналогичным типам кошачьего CoV (Decaro *et al.*, 2010b), а II тип в свою очередь подразделен на два подтипа IIa и IIb на основании генетических различий, возникших вследствие рекомбинации с вирусом трансмиссивного гастроэнтерита свиней *Sus scrofa domesticus* и приобретения общих качеств между ними (Decaro *et al.*, 2009). Собачий респираторный CoV обнаружили в 2003 г. в Великобритании. При определении эволюционного происхождения этого вируса было установлено близкое родство собачьего респираторного CoV с CoV KPC и HCoV-OC43, что также свидетельствует об одном общем вирусе-предшественнике (Erls, Brownlie, 2008). Удалось экспериментально воспроизвести инфекцию у щенков с помощью CoV KPC, на основании чего ученые предположили, что предшественник собачьего респираторного вируса мог перейти к собакам от KPC (Kaneshima *et al.*, 2007), что перекликается с предположением об аналогичном происхождении HCoV-OC43 (Vijgen *et al.*, 2005, 2006).

Таким образом, на основании данных о гомологичности между CoV разных видов можно утверждать, что собаки участвуют в разных путях межвидовой трансмиссии этих вирусов. И точно так же, как с кошками, научное сообщество задалось вопросом о возможности заражения SARS-CoV-2 собак и участии их в переносе инфекции. На наш взгляд, наиболее интересна публикация Сиа, который выдвинул гипотезу о том, что бродячие собаки провинции Хубэй могут быть естественными резервуарами предшественника SARS-CoV-2 и что высокое содержание противовирусного белка ZAP в кишечной ткани собак могло спровоцировать развитие потенциального вируса-предшественника в сторону приобретения способности сопротивляться ZAP-ассоциированному иммунному ответу посредством адаптационного уменьшения CpG-динуклеотидов в вирусной РНК (Xia, 2020).

Гипотеза представляет определенный интерес, и мы уверены, что принцип подобного взаимоотношения между белками ZAP хозяина и CpG-динуклеотидами CoV может найти свое место в биоинженерии. Однако мы убеждены, что реальность этой

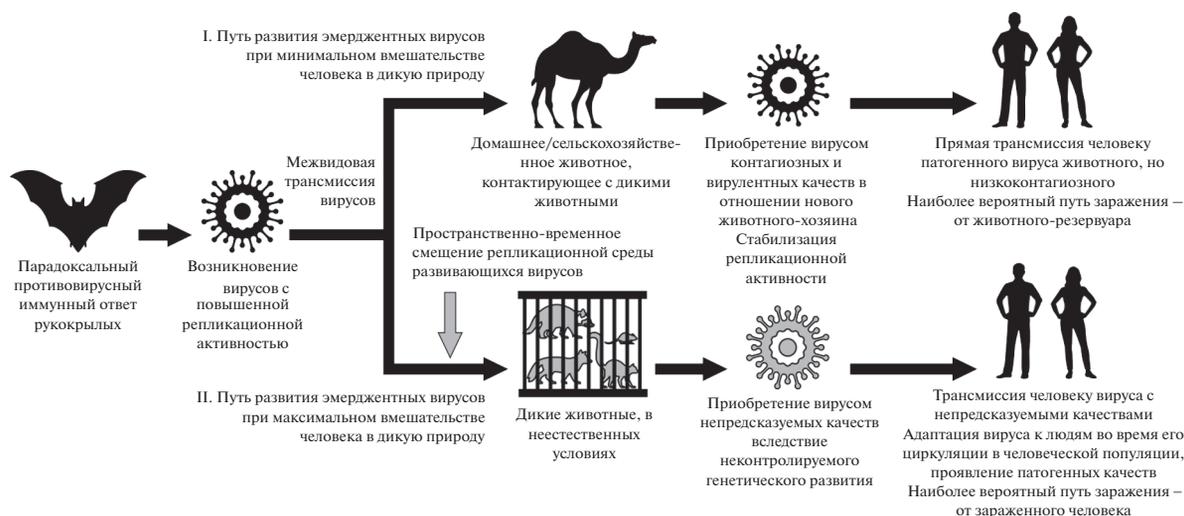
гипотезы происхождения SARS-CoV-2 маловероятна по ряду причин:

во-первых, во время обсуждения автор не берет во внимание исследование, в котором собаки оказались невосприимчивыми к SARS-CoV-2 при интраназальной инокуляции экстремально высокого количества бляшкообразующих единиц вируса (Shi *et al.*, 2020), в то время как у животных, которые предполагались в качестве резервуаров CoV, при экспериментальном моделировании наблюдались явно выраженные признаки инфицирования — циветы оказались восприимчивы к SARS-CoV (Xiao *et al.*, 2008), а одногорбые верблюды — к MERS-CoV (Adney *et al.*, 2014);

во-вторых, за несколько месяцев пандемии у собак провинции Хубэй не идентифицировали SARS-подобных CoV и не обнаружили антител к этим вирусам. Ввиду упомянутых выше фактов мы убеждены, что собаки не задействованы в трансмиссии SARS-CoV-2 и даже возможность их носительства в качестве биологического тупика крайне маловероятна.

Необходимо отметить, что пять из семи первичных резервуаров зоонозных CoV, в том числе наиболее опасных SARS-CoV, MERS-CoV и SARS-CoV-2, — различные представители отряда рукокрылых. Однако это не означает, что только эти животные представляют эпидемиологическую опасность для человека: грызуны (Rodentia), как и другие отряды млекопитающих, также могут быть потенциальным резервуаром для новой вспышки коронавирусной инфекции.

При анализе эволюционных путей развития человеческих CoV нами было отмечено несколько закономерностей, на основании чего предложены два сценария возникновения эмерджентных CoV, различающихся степенью человеческого вмешательства в дикую природу (рис. 1). Первый сценарий не подразумевает выраженного влияния людей на цепь трансмиссий CoV, а именно преднамеренное вторжение в жизнедеятельность диких животных, приводящее к встрече видов животных, ареалы которых в естественных условиях не пересекаются. Так, достоверно известно, что MERS-CoV циркулировал в популяции одногорбых верблюдов в течение десятилетий, что подтверждается меньшим генетическим родством с потенциальными предшественниками CoV летучих мышей (75–87%) по сравнению с SARS-CoV (95%) (Mohd *et al.*, 2016; Lau *et al.*, 2018; Luo *et al.*, 2018). На устойчивое развитие MERS-CoV в организме верблюдов указывают также выявление у животных и человека идентичных на 100% вирусов, а также необходимость контакта животного-резервуара для заражения человека и самая высокая челове-



**Рис. 1.** Схематическое изображение двух сценариев возникновения эмерджентных коронавирусных инфекций. I – сценарий развития MERS-CoV; II – сценарий развития SARS-CoV и, вероятно, SARS-CoV-2.

ческая летальность (34.4%) (Petrosillo *et al.*, 2020). Все это свидетельствует о закономерной и стабильной эволюции MERS-CoV: вирус недавно попал в организм человека, что объясняет его низкую адаптацию к новому хозяину, выражающуюся в сравнительно малой способности к трансмиссии между людьми (Petrosillo *et al.*, 2020).

Мы предполагаем, что развитие SARS-CoV по сравнению с развитием MERS-CoV произошло намного стремительнее из-за вмешательства человека в дикую природу. Известно, что один из наиболее вероятных очагов первичной инфекции – рынок животных Шэньчжэн, условия которого идеальны для смешения микробиоты различных видов. Клеточное содержание на малой площади большого количества животных, изъятых из дикой природы из отдаленных ареалов, неблагоприятно сказывается на резистентности их иммунной системы из-за хронического стресса, что на фоне несоблюдения санитарных условий способствует межвидовой трансмиссии вирусной микрофлоры и повышенной репликационной активности CoV при адаптации к новым хозяевам.

Подобная сублимация – пространственно-временное смещение из-за встречи вирусной микробиоты животных, которые без вмешательства человека в природную среду могли никогда не контактировать между собой. Все вышеизложенное делает невозможным предугадать вектор генетического развития CoV в таких условиях, что и представляет опасность возникновения CoV с неизвестными качествами. Кроме того, в результате такой бесконтрольной трансмиссии CoV не успевает адаптироваться к какому-либо одному животному, что не снижает его способность к

преодолению межвидового барьера и не стабилизирует репликационную активность, приобретенную благодаря рукокрылым. Это предоставляет возможность CoV с неизвестными патогенными свойствами быстро адаптироваться к организму нового хозяина в лице человека и приобрести устойчивую внутривидовую контагиозность. Примеры этого сценария – SARS-CoV и, вероятно, SARS-CoV-2, поскольку они более близки к потенциальным вирусам-предшественникам рукокрылых (95 и 96.3%), их вероятные промежуточные хозяева содержались на китайских рынках животных (циветы, енотовидные собаки – SARS-CoV; яванский панголин *Manis javanica* – SARS-CoV-2), а также их контагиозность между людьми заметно выше, чем у MERS-CoV, а летальность ниже (9.5 и 2.3% соответственно) (Lam *et al.*, 2020; Yang *et al.*, 2020).

Самой эффективной мерой предотвращения будущих вспышек, на наш взгляд, является биоветеринарный и санитарный контроль рынков животных, причем не только в Китае. После исключения условий, которые создают благоприятный фон для непредсказуемой эволюции патогенных CoV, у нас появится больше ресурсов для исследования стабильных трансмиссионных цепей, таких как MERS-CoV, и методов их контроля.

Другой потенциальный и результативный способ профилактики распространения коронавирусных инфекций – пробиотические бактерии ввиду их способности подавлять вирусную репликационную активность, а также оказывать противовирусное влияние с помощью продуцируемых ими молочной кислоты, перекиси водорода и бактериоцинов (Sekar *et al.*, 2016; Kanmani *et al.*, 2018; Abdelhamid *et al.*, 2019). Кроме того,

при исследовании микробиоты кошек было обнаружено, что бактерии рода *Lactobacillus* могут оказать антагонистическое влияние на кошачий кишечный CoV (Mingmongkolchai, Panbangred., 2018), что указывает на необходимость проведения полномасштабных исследований возможности модулирования здоровья животных с помощью пробиотиков. Применение пробиотиков в сельском хозяйстве позволит предотвратить возникновение эмерджентных коронавирусных инфекций от КРС и других животных, которые могут оказаться резервуаром инфекции, что также снизит вероятность повторения первого варианта предложенного нами сценария.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Коронавирусы животных представляют эпидемиологическую опасность ввиду их повышенной способности к межвидовой трансмиссии, репликационной и рекомбинаторной активности. У множества видов животных обнаруживаются гомологичные коронавирусы с общими качествами, что указывает на их непрерывное эволюционное развитие. Однако наибольший вклад в создание условий для возникновения новых эмерджентных коронавирусов вносит человек посредством вторжения в природу, изъятия диких животных из их ареала, обеспечения контактов между видами, которые в естественных условиях никогда не встречаются, и закономерного создания новых трансмиссионных путей коронавирусов между дикими животными и человеком.

В настоящий момент не существует доказательной базы того, что животные-компаньоны могут быть переносчиками новой коронавирусной инфекции. Однако не исключена возможность того, что представители семейства кошачьих могут оказаться биологическим тупиком в глобальных путях трансмиссии SARS-CoV-2. Эта тема требует полномасштабных когортных клинических исследований.

Подобно сингулярному состоянию перед Большим взрывом, человек, вмешиваясь в дикую природу, сталкивает в одной пространственно-временной точке разные виды животных и их вирусы, что провоцирует эмерджентность биосферы с непредсказуемыми последствиями.

Работа выполнена при финансовой поддержке Правительства Российской Федерации (соглашение № 075-15-2019-1880).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Abdelhamid A.G., El-Masry S.S., El-DougDoug N.K.* Probiotic *Lactobacillus* and *Bifidobacterium* strains possess

safety characteristics, antiviral activities and host adherence factors revealed by genome mining // *EPMA J.* 2019. V. 10. № 4. P. 337–350.  
<https://doi.org/10.1007/s13167-019-00184-z>

*Adney D.R., van Doremalen N., Brown V.R., Bushmaker T., Scott D., de Wit E., Bowen R.A., Munster V.J.* Replication and shedding of MERS-CoV in upper respiratory tract of inoculated dromedary camels // *Emerg. Infect. Dis.* 2014. V. 20. № 12. P. 1999–2005.  
<https://doi.org/10.3201/eid2012.141280>

*Agrawal A.S., Garron T., Tao X., Peng B.H., Wakamiya M., Chan T.S., Couch R.B., Tseng C.T.* Generation of a transgenic mouse model of Middle East respiratory syndrome coronavirus infection and disease // *J. Virol.* 2015. V. 89. № 7. P. 3659–3670.  
<https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.03427-14>

*Ahn M., Anderson D.E., Zhang Q., Tan C.W., Lim B.L., Luko K., Wen M., Chia W.N., Mani S., Wang L.C., Ng J.H.J., Sobota R.M., Dutertre C.A., Ginhoux F., Shi Z.L., Irving A.T., Wang L.F.* Dampened NLRP3-mediated inflammation in bats and implications for a special viral reservoir host // *Nat. Microbiol.* 2019. V. 4. № 5. P. 789–799.  
<https://dx.doi.org/10.1038%2Fsm.2019.0371-3>

*Barlough J.E., Johnson-Lussenburg C.M., Stoddart C.A., Jacobson R.H., Scott F.W.* Experimental inoculation of cats with human coronavirus 229E and subsequent challenge with feline infectious peritonitis virus // *Can. J. Comp. Med.* 1985. V. 49. № 3. P. 303–307.

*Barlough J.E., Stoddart C.A., Sorresso G.P., Jacobson R.H., Scott F.W.* Experimental inoculation of cats with canine coronavirus and subsequent challenge with feline infectious peritonitis virus // *Lab. Anim. Sci.* 1984. V. 34. № 6. P. 592–597.

*Binn L.N., Lazar E.C., Keenan K.P., Huxsoll D.L., Marchwicki R.H., Strano A.J.* Recovery and characterization of a coronavirus from military dogs with diarrhea // *Proc. Annu. Meet. US Anim. Health. Assoc.* 1974. V. 78. P. 359–366.

*Brook C.E., Boots M., Chandran K., Dobson A.P., Drosten C., Graham A.L., Grenfell B.T., Müller M.A., Ng M., Wang L.F., van Leeuwen A.* Accelerated viral dynamics in bat cell lines, with implications for zoonotic emergence // *Elife.* 2020. V. 9. e48401.  
<https://dx.doi.org/10.7554%2FElife.48401>

*Carman P.S., Hazlett M.J.* Bovine coronavirus infection in Ontario 1990–1991 // *Can. Vet. J.* 1992. V. 33. № 12. P. 812–814.

*Chu H., Chan J.F.W., Yuen T.T.T., Shuai H., Yuan S., Wang Y., Hu B., Yip C.C.Y., Tsang J.O.L., Huang X., Chai Y., Yang D., Hou Y., Chik K.K.H., Zhang X., Fung A.Y.F., Tsoi H.W., Cai J.P., Chan W.M., Ip J.D., Chu A.W.H., Zhou J., Lung D.C., Kok K.H., To K.K.W., Tsang O.T.Y., Chan K.H., Yuen K.Y.* Comparative tropism, replication kinetics, and cell damage profiling of SARS-CoV-2 and SARS-CoV with implications for clinical manifestations, transmissibility, and laboratory studies of COVID-19: an observational study // *The Lancet Microbe.* 2020. V. 1. № 1. P. e14–e23.  
[https://dx.doi.org/10.1016%2FS2666-5247\(20\)30004-5](https://dx.doi.org/10.1016%2FS2666-5247(20)30004-5)

*Collins S.E., Mossman K.L.* Danger, diversity and priming in innate antiviral immunity // *Cytokine Growth Fac-*

- tor Rev. 2014. V. 25. № 5. P. 525–531.  
<https://doi.org/10.1016/j.cytogfr.2014.07.002>
- Corman V.M., Muth D., Niemeyer D., Drosten C.* Hosts and Sources of Endemic Human Coronaviruses // *Adv. Virus. Res.* 2018. V. 100. P. 163–188.  
<https://dx.doi.org/10.1016%2Fbs.aivir.2018.01.001>
- Corman V.M., Baldwin H.J., Tatenò A.F., Zerbinati R.M., Annan A., Owusu M., Nkrumah E.E., Maganga G.D., Oppong S., Adu-Sarkodie Y., Vallo P., da Silva Filho L.V., Leroy E.M., Thiel V., van der Hoek L., Poon L.L., Tschapka M., Drosten C., Drexler J.F.* Evidence for an Ancestral Association of Human Coronavirus 229E with Bats // *J. Virol.* 2015. V. 89. № 23. P. 11858–11870.  
<https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.01755-15>
- Crossley B.M., Mock R.E., Callison S.A., Hietala S.K.* Identification and characterization of a novel alpaca respiratory coronavirus most closely related to the human coronavirus 229E // *Viruses.* 2012. V. 4. № 12. P. 3689–3700.  
<https://dx.doi.org/10.3390%2Fv4i123689>
- Crossley B.M., Barr B.C., Magdesian K.G., Ing M., Mora D., Jensen D., Loretto A.P., McConnell T., Mock R.* Identification of a novel coronavirus possibly associated with acute respiratory syndrome in alpacas (*Vicugna pacos*) in California, 2007 // *J. Vet. Diagn. Invest.* 2010. V. 22. № 1. P. 94–97.  
<https://doi.org/10.1177/104063871002200118>
- Cui J., Li F., Shi Z.L.* Origin and evolution of pathogenic coronaviruses // *Nat. Rev. Microbiol.* 2019. V. 17. № 3. P. 181–192.  
<https://dx.doi.org/10.1038%2Frs41579-018-0118-9>
- Decaro N., Buonavoglia C.* An update on canine coronaviruses: viral evolution and pathobiology // *Vet. Microbiol.* 2008. V. 132. № 3–4. P. 221–234.  
<https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.vetmic.2008.06.007>
- Decaro N., Buonavoglia C.* Canine coronavirus: not only an enteric pathogen // *Vet. Clin. North Am. Small Anim. Pract.* 2011. V. 41. № 6. P. 1121–1132.  
<https://doi.org/10.1016/j.cvsm.2011.07.005>
- Decaro N., Mari V., Elia G., Addie D.D., Camero M., Lucente M.S., Martella V., Buonavoglia C.* Recombinant canine coronaviruses in dogs, Europe // *Emerg. Infect. Dis.* 2010a. V. 16. № 1. P. 41–47.  
<https://dx.doi.org/10.3201%2F1601.090726>
- Decaro N., Mari V., Campolo M., Lorusso A., Camero M., Elia G., Martella V., Cordioli P., Enjuanes L., Buonavoglia C.* Recombinant canine coronaviruses related to transmissible gastroenteritis virus of Swine are circulating in dogs // *J. Virol.* 2009. V. 83. № 3. P. 1532–1537.  
<https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.01937-08>
- Decaro N., Elia G., Martella V., Campolo M., Mari V., Desario C., Lucente M.S., Lorusso E., Kanellos T., Gibbons R.H., Buonavoglia C.* Immunity after natural exposure to enteric canine coronavirus does not provide complete protection against infection with the new pantropic CB/05 strain // *Vaccine.* 2010b. V. 28. № 3. P. 724–729.  
<https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.vaccine.2009.10.077>
- Decaro N., Campolo M., Desario C., Cirone F., D'Abramo M., Lorusso E., Greco G., Mari V., Colaianni M.L., Elia G., Martella V., Buonavoglia C.* Respiratory disease associated with bovine coronavirus infection in cattle herds in Southern Italy // *J. Vet. Diagn. Invest.* 2008. V. 20. № 1. P. 28–32.  
<https://doi.org/10.1177/104063870802000105>
- DiVincenti L., Jr., Rehrig A.N.* The Social Nature of European Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) // *J. Am. Assoc. Lab. Anim. Sci.* 2016. V. 55. № 6. P. 729–736.
- Drexler J.F., Corman V.M., Müller M.A., Maganga G.D., Vallo P., Binger T., Gloza-Rausch F., Cottontail V.M., Rasche A., Yordanov S., Seebens A., Knörnschild M., Oppong S., Adu Sarkodie Y., Pongombo C., Lukashev A.N., Schmidt-Chanasit J., Stöcker A., Carneiro A.J., Erbar S., Maisner A., Fronhoffs F., Buettner R., Kalko E.K., Kruppa T., Franke C.R., Kallies R., Yandoko E.R., Herrler G., Reusken C., Hassanin A., Krüger D.H., Matthee S., Ulrich R.G., Leroy E.M., Drosten C.* Bats host major mammalian paramyxoviruses // *Nat. Commun.* 2012. V. 3. P. 796.  
<https://dx.doi.org/10.1038%2Fncmms1796>
- Erles K., Brownlie J.* Canine respiratory coronavirus: an emerging pathogen in the canine infectious respiratory disease complex // *Vet. Clin. North Am. Small Anim. Pract.* 2008. V. 38. № 4. P. 815–825.  
<https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.cvsm.2008.02.008>
- Erles K., Shiu K.B., Brownlie J.* Isolation and sequence analysis of canine respiratory coronavirus // *Virus. Res.* 2007. V. 124. № 1–2. P. 78–87.  
<https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.virusres.2006.10.004>
- Felten S., Hartmann K.* Diagnosis of Feline Infectious Peritonitis: A Review of the Current Literature // *Viruses.* 2019. V. 11. № 11. P. 1068.  
<https://dx.doi.org/10.3390%2Fv11111068>
- Forbes K.M., Webala P.W., Jääskeläinen A.J., Abdurahman S., Ogola J., Masika M.M., Kivistö I., Alburkat H., Plyusnin I., Levanov L., Korhonen E.M., Huhtamo E., Mwaengo D., Smura T., Mirazimi A., Anzala O., Vapalahti O., Sironen T.* Bombali Virus in Mops condylurus Bat, Kenya // *Emerg. Infect. Dis.* 2019. V. 25. № 5. P. 955–957.  
<https://dx.doi.org/10.3201%2F1905.181666>
- Goldstein T., Anthony S.J., Gbakima A., Bird B.H., Bangura J., Tremeau-Bravard A., Belaganahalli M.N., Wells H.L., Dhanota J.K., Liang E., Grodus M., Jangra R.K., DeJesus V.A., Lasso G., Smith B.R., Jambai A., Kamara B.O., Kamara S., Bangura W., Monagin C., Shapira S., Johnson C.K., Saylor K., Rubin E.M., Chandran K., Lipkin W.I., Mazet J.A.K.* The discovery of Bombali virus adds further support for bats as hosts of ebolaviruses // *Nat. Microbiol.* 2018. V. 3. № 10. P. 1084–1089.  
<https://dx.doi.org/10.1038%2Frs41564-018-0227-2>
- Gong S.R., Bao L.L.* The battle against SARS and MERS coronaviruses: Reservoirs and Animal Models // *Anim. Model Exp. Med.* 2018. V. 1. № 2. P. 125–133.  
<https://dx.doi.org/10.1002%2Fame2.12017>
- Gorbalenya A.E., Baker S.C., Baric R.S., de Groot R.J., Drosten C., Gulyaeva A.A., Haagsmans B.L., Lauber C., Leontovich A.M., Neuman B.W., Penzar D., Perlman S., Poon L.L.M., Samborskiy D.V., Sidorov I.A., Sola I., Ziebuhr J.* The species Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus: classifying 2019-nCoV and naming it SARS-CoV-2 // *Nat. Microbiol.* 2020. V. 5. № 4. P. 536–544.  
<https://doi.org/10.1038/s41564-020-0695-z>

- Guan Y., Zheng B.J., He Y.Q., Liu X.L., Zhuang Z.X., Cheung C.L., Luo S.W., Li P.H., Zhang L.J., Guan Y.J., Butt K.M., Wong K.L., Chan K.W., Lim W., Shortridge K.F., Yuen K.Y., Peiris J.S., Poon L.L. Isolation and characterization of viruses related to the SARS coronavirus from animals in southern China // *Science*. 2003. V. 302. № 5643. P. 276–278. <https://doi.org/10.1126/science.1087139>
- Guo H., Guo A., Wang C., Yan B., Lu H., Chen H. Expression of feline angiotensin converting enzyme 2 and its interaction with SARS-CoV S1 protein // *Res. Vet. Sci*. 2008. V. 84. № 3. P. 494–496. <https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.rvsc.2007.05.011>
- Haagmans B.L., van den Brand J.M., Provacia L.B., Raj V.S., Stittelaar K.J., Getu S., de Waal L., Bestebroer T.M., van Amerongen G., Verjans G.M., Fouchier R.A., Smits S.L., Kuiken T., Osterhaus A.D. Asymptomatic Middle East respiratory syndrome coronavirus infection in rabbits // *J. Virol*. 2015. V. 89. № 11. P. 6131–6135. <https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.00661-15>
- Hawkins J.A., Kaczmarek M.E., Müller M.A., Drosten C., Press W.H., Sawyer S.L. A metaanalysis of bat phylogenetics and positive selection based on genomes and transcriptomes from 18 species // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2019. V. 116. № 23. P. 11351–11360. <https://dx.doi.org/10.1073%2Fpnas.1814995116>
- Heckert R.A., Saif L.J., Hoblet K.H., Agnes A.G. A longitudinal study of bovine coronavirus enteric and respiratory infections in dairy calves in two herds in Ohio // *Vet. Microbiol*. 1990. V. 22. № 2–3. P. 187–201. [https://dx.doi.org/10.1016%2F0378-1135\(90\)90106-6](https://dx.doi.org/10.1016%2F0378-1135(90)90106-6)
- Jaimes J.A., Whittaker G.R. Feline coronavirus: Insights into viral pathogenesis based on the spike protein structure and function // *Virology*. 2018. V. 517. P. 108–121. <https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.virol.2017.12.027>
- Ji W., Wang W., Zhao X., Zai J., Li X. Cross-species transmission of the newly identified coronavirus 2019-nCoV // *J. Med. Virol*. 2020. V. 92. № 4. P. 433–440. <https://dx.doi.org/10.1002%2Fjmv.25682>
- Kaneshima T., Hohdatsu T., Hagino R., Hosoya S., Nojiri Y., Murata M., Takano T., Tanabe M., Tsunemitsu H., Koyama H. The infectivity and pathogenicity of a group 2 bovine coronavirus in pups // *J. Vet. Med. Sci*. 2007. V. 69. № 3. P. 301–303. <https://doi.org/10.1292/jvms.69.301>
- Kanmani P., Albarracin L., Kobayashi H., Hebert E.M., Saavedra L., Komatsu R., Gatica B., Miyazaki A., Ikeda-Ohtsubo W., Suda Y., Aso H., Egusa S., Mishima T., Salas-Burgos A., Takahashi H., Villena J., Kitazawa H. Genomic characterization of *Lactobacillus delbrueckii* TUA4408L and evaluation of the antiviral activities of its extracellular polysaccharides in porcine intestinal epithelial cells // *Front. Immunol*. 2018. V. 9. P. 2178. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2018.02178>
- Lam T.T., Jia N., Zhang Y.W., Shum M.H., Jiang J.F., Zhu H.C., Tong Y.G., Shi Y.X., Ni X.B., Liao Y.S., Li W.J., Jiang B.G., Wei W., Yuan T.T., Zheng K., Cui X.M., Li J., Pei G.Q., Qiang X., Cheung W.Y., Li L.F., Sun F.F., Qin S., Huang J.C., Leung G.M., Holmes E.C., Hu Y.L., Guan Y., Cao W.C. Identifying SARS-CoV-2-related coronaviruses in Malayan pangolins // *Nature*. 2020. V. 583. № 7815. P. 282–285. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2169-0>
- Lau S.K., Woo P.C., Li K.S., Huang Y., Tsoi H.W., Wong B.H., Wong S.S., Leung S.Y., Chan K.H., Yuen K.Y. Severe acute respiratory syndrome coronavirus-like virus in Chinese horseshoe bats // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2005. V. 102. № 39. P. 14040–14045. <https://dx.doi.org/10.1073%2Fpnas.0506735102>
- Lau S.K.P., Zhang L., Luk H.K.H., Xiong L., Peng X., Li K.S.M., He X., Zhao P.S., Fan R.Y.Y., Wong A.C.P., Ahmed S.S., Cai J.P., Chan J.F.W., Sun Y., Jin D., Chen H., Lau T.C.K., Kok R.K.H., Li W., Yuen K.Y., Woo P.C.Y. Receptor usage of a novel bat lineage C betacoronavirus reveals evolution of Middle East respiratory syndrome-Related coronavirus spike proteins for human dipeptidyl peptidase 4 binding // *J. Infect. Dis*. 2018. V. 218. № 2. P. 197–207. <https://dx.doi.org/10.1093%2Finfdis%2Fjijy018>
- Le Poder S. Feline and canine coronaviruses: common genetic and pathobiological features // *Adv. Virol*. 2011. V. 2011. P. 609465. <https://dx.doi.org/10.1155%2F2011%2F609465>
- Li W., Shi Z., Yu M., Ren W., Smith C., Epstein J.H., Wang H., Crameri G., Hu Z., Zhang H., Zhang J., McEachern J., Field H., Daszak P., Eaton B.T., Zhang S., Wang L.F. Bats are natural reservoirs of SARS-like coronaviruses // *Science*. 2005. V. 310. № 5748. P. 676–679. <https://doi.org/10.1126/science.1118391>
- Li X., Luk H.K.H., Lau S.K.P., Woo P.C.Y. Human Coronaviruses: General Features // *Ref. Mod. Biomed. Sci*. 2019. P. B978-0-12-801238-3.95704-0. <https://dx.doi.org/10.1016%2FB978-0-12-801238-3.95704-0>
- Lu R., Zhao X., Li J., Niu P., Yang B., Wu H., Wang W., Song H., Huang B., Zhu N., Bi Y., Ma X., Zhan F., Wang L., Hu T., Zhou H., Hu Z., Zhou W., Zhao L., Chen J., Meng Y., Wang J., Lin Y., Yuan J., Xie Z., Ma J., Liu W.J., Wang D., Xu W., Holmes E.C., Gao G.F., Wu G., Chen W., Shi W., Tan W. Genomic characterisation and epidemiology of 2019 novel coronavirus: implications for virus origins and receptor binding // *Lancet*. 2020. V. 395. № 10224. P. 565–574. [https://dx.doi.org/10.1016%2FS0140-6736\(20\)30251-8](https://dx.doi.org/10.1016%2FS0140-6736(20)30251-8)
- Lu S., Wang Y., Chen Y., Wu B., Qin K., Zhao J., Lou Y., Tan W. Discovery of a novel canine respiratory coronavirus support genetic recombination among betacoronavirus1 // *Virus. Res*. 2017. V. 237. P. 7–13. <https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.virusres.2017.05.006>
- Luo C.M., Wang N., Yang X.L., Liu H.Z., Zhang W., Li B., Hu B., Peng C., Geng Q.B., Zhu G.J., Li F., Shi Z.L. Discovery of novel bat coronaviruses in South China that use the same receptor as Middle East respiratory syndrome coronavirus // *J. Virol*. 2018. V. 92. № 13. P. e00116–00118. <https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.00116-18>
- Martina B.E., Haagmans B.L., Kuiken T., Fouchier R.A., Rimmelzwaan G.F., Van Amerongen G., Peiris J.S., Lim W., Osterhaus A.D. Virology: SARS virus infection of cats and ferrets // *Nature*. 2003. V. 425. № 6961. P. 915. <https://dx.doi.org/10.1038%2F425915a>
- Milewska A., Nowak P., Owczarek K., Szczepanski A., Zarebski M., Hoang A., Berniak K., Wojarski J., Zeglen S., Baster Z., Rajfur Z., Pyrc K. Entry of Human Coronavi-

- rus NL63 into the cell // *J. Virol.* 2018. V. 92. № 3. P. e01933–01917.  
<https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.01933-17>
- Milne-Price S., Miazgowiec K.L., Munster V.J.* The emergence of the Middle East respiratory syndrome coronavirus // *Pathog. Dis.* 2014. V. 71. № 2. P. 121–136.  
<https://dx.doi.org/10.1111%2F2049-632X.12166>
- Mingmongkolchai S., Panbangred W.* Bacillus probiotics: an alternative to antibiotics for livestock production // *J. Appl. Microbiol.* 2018. V. 124. № 6. P. 1334–1346.  
<https://doi.org/10.1111/jam.13690>
- Mohd H.A., Al-Tawfiq J.A., Memish Z.A.* Middle East Respiratory Syndrome Coronavirus (MERS-CoV) origin and animal reservoir // *Virol. J.* 2016. V. 13. P. 87.  
<https://dx.doi.org/10.1186%2F12985-016-0544-0>
- Ogando N.S., Ferron F., Decroly E., Canard B., Posthuma C.C., Snijder E.J.* The Curious Case of the Nidovirus Exoribonuclease: Its Role in RNA Synthesis and Replication Fidelity // *Front. Microbiol.* 2019. V. 10. P. 1813.  
<https://dx.doi.org/10.3389%2Ffmicb.2019.01813>
- Omrani A.S., Al-Tawfiq J.A., Memish Z.A.* Middle East respiratory syndrome coronavirus (MERS-CoV): animal to human interaction // *Pathog. Glob. Health.* 2015. V. 109. № 8. P. 354–362.  
<https://dx.doi.org/10.1080%2F20477724.2015.1122852>
- Pavlovich S.S., Lovett S.P., Koroleva G., Guito J.C., Arnold C.E., Nagle E.R., Kulcsar K., Lee A., Thibaud-Nissen F., Hume A.J., Mühlberger E., Uebelhoer L.S., Towner J.S., Rabadan R., Sanchez-Lockhart M., Kepler T.B., Palacios G.* The Egyptian Roussette Genome Reveals Unexpected Features of Bat Antiviral Immunity // *Cell.* 2018. V. 173. № 5. P. 1098–1110.e18.  
<https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.cell.2018.03.070>
- Perlman S., Netland J.* Coronaviruses post-SARS: update on replication and pathogenesis // *Nat. Rev. Microbiol.* 2009. V. 7. P. 439–450.  
<https://doi.org/10.1038/nrmicro2147>
- Petrosillo N., Viceconte G., Ergonul O., Ippolito G., Petersen E.* COVID-19, SARS and MERS: are they closely related? // *Clin. Microbiol. Infect.* 2020. V. 26. № 6. P. 729–734.  
<https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.cmi.2020.03.026>
- Raj V.S., Smits S.L., Provacia L.B., van den Brand J.M., Wiersma L., Ouwendijk W.J., Bestebroer T.M., Spronken M.I., van Amerongen G., Rottier P.J., Fouchier R.A., Bosch B.J., Osterhaus A.D., Haagmans B.L.* Adenosine deaminase acts as a natural antagonist for dipeptidyl peptidase 4-mediated entry of the Middle East respiratory syndrome coronavirus // *J. Virol.* 2014a. V. 88. № 3. P. 1834–1838.  
<https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.02935-13>
- Raj V.S., Farag E.A., Reusken C.B., Lamers M.M., Pas S.D., Voermans J., Smits S.L., Osterhaus A.D., Al-Mawlawi N., Al-Romaihi H.E., AlHajri M.M., El-Sayed A.M., Mohran K.A., Ghobashy H., Alhajri F., Al-Thani M., Al-Marri S.A., El-Maghraby M.M., Koopmans M.P., Haagmans B.L.* Isolation of MERS coronavirus from a dromedary camel, Qatar, 2014 // *Emerg. Infect. Dis.* 2014b. V. 20. № 8. P. 1339–1342.  
<https://dx.doi.org/10.3201%2F140663>
- Sabir J.S., Lam T.T., Ahmed M.M., Li L., Shen Y., Abo-Aba S.E., Qureshi M.I., Abu-Zeid M., Zhang Y., Khiyami M.A., Alharbi N.S., Hajrah N.H., Sabir M.J., Mut-wakil M.H., Kabli S.A., Alsulaimany F.A., Obaid A.Y., Zhou B., Smith D.K., Holmes E.C., Zhu H., Guan Y.* Co-circulation of three camel coronavirus species and recombination of MERS-CoVs in Saudi Arabia // *Science.* 2016. V. 351. № 6268. P. 81–84.  
<https://doi.org/10.1126/science.aac8608>
- Samara E.M., Abdoun K.A.* Concerns about misinterpretation of recent scientific data implicating dromedary camels in epidemiology of Middle East respiratory syndrome (MERS) // *mBio.* 2014. V. 5. № 4. P. e01430–01414.  
<https://dx.doi.org/10.1128%2FmBio.01430-14>
- Sazmand A., Joachim A., Otranto D.* Zoonotic parasites of dromedary camels: so important, so ignored // *Parasit. Vectors.* 2019. V. 12. № 1. P. 610.  
<https://dx.doi.org/10.1186%2Fs13071-019-3863-3>
- Sekar A., Packyam M., Kim K.* Growth enhancement of shrimp and reduction of shrimp infection by *Vibrio parahaemolyticus* and white spot syndrome virus with dietary administration of *Bacillus* sp. Mk22 // *Microb. Biotechnol. Lett.* 2016. V. 44. P. 261–267.  
<https://doi.org/10.4014/mbl.1605.05001>
- Shi J., Wen Z., Zhong G., Yang H., Wang C., Huang B., Liu R., He X., Shuai L., Sun Z., Zhao Y., Liu P., Liang L., Cui P., Wang J., Zhang X., Guan Y., Tan W., Wu G., Chen H., Bu Z.* Susceptibility of ferrets, cats, dogs, and other domesticated animals to SARS-coronavirus 2 // *Science.* 2020. P. eabb7015.  
<https://dx.doi.org/10.1126%2Fscience.abb7015>
- Shi W., Li J., Zhou H., Gao G.F.* Pathogen genomic surveillance elucidates the origins, transmission and evolution of emerging viral agents in China // *Sci. China Life Sci.* 2017. V. 60. № 12. P. 1317–1330.  
<https://dx.doi.org/10.1007%2Fs11427-017-9211-0>
- So R.T.Y., Chu D.K.W., Miguel E., Perera R.A.P.M., Oladipo J.O., Fassi-Fihri O., Aylet G., Ko R.L.W., Zhou Z., Cheng M.S., Kuranga S.A., Roger F.L., Chevalier V., Webby R.J., Woo P.C.Y., Poon L.L.M., Peiris M.* Diversity of Dromedary Camel Coronavirus HKU23 in African Camels Revealed Multiple Recombination Events among Closely Related Betacoronaviruses of the Subgenus Embecovirus // *J. Virol.* 2019. V. 93. № 23. P. 1–18.  
<https://doi.org/10.1128/JVI.01236-19>
- Sun J., He W.T., Wang L., Lai A., Ji X., Zhai X., Li G., Suchard M.A., Tian J., Zhou J., Veit M., Su S.* COVID-19: Epidemiology, evolution, and cross-disciplinary perspectives // *Trends. Mol. Med.* 2020. V. 26. № 5. P. 483–495.  
<https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.molmed.2020.02.008>
- Tang X., Wu C., Li X., Song Y., Yao X., Wu X., Duan Y., Zhang H., Wang Y., Qian Z., Cui J., Lu J.* On the origin and continuing evolution of SARS-CoV-2 // *Nat. Sci. Rev.* 2020. nwa036.  
<https://doi.org/10.1093/nsr/nwa036>
- Temmam S., Barbarino A., Maso D., Behillil S., Enouf V., Huon C., Jarraud A., Chevallier L., Backovic M., Pérot P., Verwaerde P., Tiret L., van der Werf S., Eloit M.* Absence of SARS-CoV-2 infection in cats and dogs in close contact with a cluster of COVID-19 patients in a veterinary campus // *bioRxiv.* 2020. [Epub ahead of print]  
<https://doi.org/10.1101/2020.04.07.029090>

- Tseng C.T., Sbrana E., Iwata-Yoshikawa N., Newman P.C., Garron T., Atmar R.L., Peters C.J., Couch R.B.* Immunization with SARS coronavirus vaccines leads to pulmonary immunopathology on challenge with the SARS virus // *PLoS One*. 2012. V. 7. № 4. P. e35421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035421>
- Tu C., Crameri G., Kong X., Chen J., Sun Y., Yu M., Xiang H., Xia X., Liu S., Ren T., Yu Y., Eaton B.T., Xuan H., Wang L.F.* Antibodies to SARS coronavirus in civets // *Emerg. Infect. Dis.* 2004. V. 10. № 12. P. 2244–2248. <https://dx.doi.org/10.3201%2F1012.040520>
- van Boheemen S., de Graaf M., Lauber C., Bestebroer T.M., Raj V.S., Zaki A.M., Osterhaus A.D., Haagmans B.L., Gorbalenya A.E., Snijder E.J., Fouchier R.A.* Genomic characterization of a newly discovered coronavirus associated with acute respiratory distress syndrome in humans // *mBio*. 2012. V. 3. № 6. P. e00473-12. <https://dx.doi.org/10.1128%2FmBio.00473-12>
- van den Brand J.M., Haagmans B.L., Leijten L., van Riel D., Martina B.E., Osterhaus A.D., Kuiken T.* Pathology of experimental SARS coronavirus infection in cats and ferrets // *Vet. Pathol.* 2008. V. 45. № 4. P. 551–562. <https://doi.org/10.1354/vp.45-4-551>
- Vijgen L., Keyaerts E., Moës E., Thoelen I., Wollants E., Lemey P., Vandamme A.M., Van Ranst M.* Complete genomic sequence of human coronavirus OC43: molecular clock analysis suggests a relatively recent zoonotic coronavirus transmission event // *J. Virol.* 2005. V. 79. № 3. P. 1595–1604. <https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.79.3.1595-1604.2005>
- Vijgen L., Keyaerts E., Lemey P., Maes P., Van Reeth K., Nauwynck H., Pensaert M., Van Ranst M.* Evolutionary history of the closely related group 2 coronaviruses: porcine hemagglutinating encephalomyelitis virus, bovine coronavirus, and human coronavirus OC43 // *J. Virol.* 2006. V. 80. № 14. P. 7270–7274. <https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.02675-05>
- Wicker L.V., Canfield P.J., Higgins D.P.* Potential Pathogens Reported in Species of the Family Viverridae and Their Implications for Human and Animal Health // *Zoonoses Public Health*. 2017. V. 64. № 2. P. 75–93. <https://doi.org/10.1111/zph.12290>
- Widagdo W., Sooksawasdi Na Ayudhya S., Hundie G.B., Haagmans B.L.* Host determinants of MERS-CoV transmission and pathogenesis // *Viruses*. 2019. V. 11. № 3. P. E280. <https://doi.org/10.3390/v11030280>
- Wong A.C.P., Li X., Lau S.K.P., Woo P.C.Y.* Global Epidemiology of bat coronaviruses // *Viruses*. 2019. V. 11. № 2. P. 174. <https://dx.doi.org/10.3390%2Fv11020174>
- Woo P.C., Lau S.K., Fan R.Y., Lau C.C., Wong E.Y., Joseph S., Tsang A.K., Wernery R., Yip C.C., Tsang C.C., Wernery U., Yuen K.Y.* Isolation and characterization of dromedary camel coronavirus UAE-HKU23 from dromedaries of the Middle East: minimal serological cross-reactivity between MERS coronavirus and dromedary camel coronavirus UAE-HKU23 // *Int. J. Mol. Sci.* 2016. V. 17. № 5. P. 691. <https://dx.doi.org/10.3390%2Fijms17050691>
- Woo P.C., Lau S.K., Wernery U., Wong E.Y., Tsang A.K., Johnson B., Yip C.C., Lau C.C., Sivakumar S., Cai J.P., Fan R.Y., Chan K.H., Mareena R., Yuen K.Y.* Novel betacoronavirus in dromedaries of the Middle East, 2013 // *Emerg. Infect. Dis.* 2014. V. 20. № 4. P. 560–572. <https://dx.doi.org/10.3201%2F1404131769>
- Wu D., Tu C., Xin C., Xuan H., Meng Q., Liu Y., Yu Y., Guan Y., Jiang Y., Yin X., Crameri G., Wang M., Li C., Liu S., Liao M., Feng L., Xiang H., Sun J., Chen J., Sun Y., Gu S., Liu N., Fu D., Eaton B.T., Wang L.F., Kong X.* Civets are equally susceptible to experimental infection by two different severe acute respiratory syndrome coronavirus isolates // *J. Virol.* 2005. V. 79. № 4. P. 2620–2625. <https://dx.doi.org/10.1128%2FJVI.79.4.2620-2625.2005>
- Xia X.* Extreme genomic CpG deficiency in SARS-CoV-2 and evasion of host antiviral defense // *Mol. Biol. Evol.* msaa094. 2020. [Epub ahead of print] <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa094>
- Xiao Y., Meng Q., Yin X., Guan Y., Liu Y., Li C., Wang M., Liu G., Tong T., Wang L.F., Kong X., Wu D.* Pathological changes in masked palm civets experimentally infected by severe acute respiratory syndrome (SARS) coronavirus // *J. Comp. Pathol.* 2008. V. 138. № 4. P. 171–179. <https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.jcpa.2007.12.005>
- Yang Y., Peng F., Wang R., Guan K., Jiang T., Xu G., Sun J., Chang C.* The deadly coronaviruses: The 2003 SARS pandemic and the 2020 novel coronavirus epidemic in China // *J. Autoimmun.* 2020. V. 109. P. 102434. <https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.jaut.2020.102434>
- Ye Z.W., Yuan S., Yuen K.S., Fung S.Y., Chan C.P., Jin D.Y.* Zoonotic origins of human coronaviruses // *Int. J. Biol. Sci.* 2020. V. 16. № 10. P. 1686–1697. <https://dx.doi.org/10.7150%2Fijbs.45472>
- Zhang G., Cowled C., Shi Z., Huang Z., Bishop-Lilly K.A., Fang X., Wynne J.W., Xiong Z., Baker M.L., Zhao W., Tachedjian M., Zhu Y., Zhou P., Jiang X., Ng J., Yang L., Wu L., Xiao J., Feng Y., Chen Y., Sun X., Zhang Y., Marsh G.A., Crameri G., Broder C.C., Frey K.G., Wang L.F., Wang J.* Comparative analysis of bat genomes provides insight into the evolution of flight and immunity // *Science*. 2013. V. 339. № 6118. P. 456–460. <https://doi.org/10.1126/science.1230835>
- Zhang Q., Zhang H., Huang K., Yang Y., Hui X., Gao J., He X., Li C., Gong W., Zhang Y., Peng C., Gao X., Chen H., Zou Z., Shi Z., Jin M.* SARS-CoV-2 neutralizing serum antibodies in cats: a serological investigation // *bioRxiv*. 2020. [Epub ahead of print] <https://doi.org/10.1101/2020.04.01.021196>
- Zhao S., Li W., Schuurman N., van Kuppeveld F., Bosch B.J., Egberink H.* Serological screening for coronavirus infections in cats // *Viruses*. 2019. V. 11. № 8. P. 743. <https://dx.doi.org/10.3390%2Fv11080743>
- Zhu S., Zimmerman D., Deem S.L.* A review of zoonotic pathogens of dromedary camels // *Ecohealth*. 2019. V. 16. № 2. P. 356–377. <https://doi.org/10.1007/s10393-019-01413-7>

**Coronavirus Infections of Animals: Future Risks to Human****I. M. Donnik<sup>1</sup>, Ig. V. Popov<sup>2, 3</sup>, S. V. Sereda<sup>2</sup>, Il. V. Popov<sup>3</sup>, M. L. Chikindas<sup>2, 4</sup>, and A. M. Ermakov<sup>2, #</sup>**<sup>1</sup>*Russian Academy of Sciences, Leninskyi prosp. 14, Moscow, 119991 Russia*<sup>2</sup>*Don State Technical University, pl. Gagarina 1, Rostov-on-Don, 344000 Russia*<sup>3</sup>*Rostov State Medical University, per. Nahichevansky 29, Rostov-on-Don, 344022 Russia*<sup>4</sup>*Health Promoting Naturals Laboratory, School of Environmental and Biological Sciences, Rutgers, the State University of New Jersey, 65 Dudley Road, New Brunswick, NJ 08901 USA*<sup>#</sup>*e-mail: amermakov@yandex.ru*

Coronaviruses have a tremendous evolutionary potential, and in the recent history of humankind, three major outbreaks of new human coronavirus infections have occurred. In this paper, the patterns of occurrence of new zoonotic coronavirus infections and the role of bioveterinary control in preventing their potential outbreaks in the future are determined, and the possibility of SARS-CoV-2 infection in companion animals is considered. Diverse human activities may trigger various interactions between animal species and their viruses, sometimes causing the emergence of new viral pathogens. Also, the possibility of using probiotics for control of viral infections in animals is discussed.

УДК 582.717.4(571.6)

## МОДУЛЬНАЯ СТРУКТУРА СОЦВЕТИЙ ДВУХ ВИДОВ РОДА *Hydrangea* L.

© 2021 г. И. М. Кокшеева\*, @, Д. В. Нехайченко\*

\*Ботанический сад-институт ДВО РАН, ул. Маковского, 142, Владивосток, 690024 Россия

@E-mail: koksheeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.05.2019 г.

После доработки 25.10.2019 г.

Принята к публикации 06.12.2019 г.

Исследована структура сложных соцветий *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc. и *Hydrangea paniculata* Sieb. с использованием физиономического, структурного и фрактального подходов. Установлено, что физиономически различные соцветия имеют общую структуру – плейотирс и равное число цветков. Отмечено, что строение соцветий в целом упорядоченное и имеет модульную организацию. Обнаружено, что изменения в структуре соцветий закономерны и происходят параллельно во всех модулях за счет редукции или недоразвития цветков в каждом из модулей.

DOI: 10.31857/S0002332921010082

Представители рода *Hydrangea* L. (Hydrangeaceae Dumort.) популярны в культуре во всем мире, благодаря чему довольно хорошо изучены в различных аспектах (Hufford *et al.*, 2001; Hufford, 2004; Jacobs, 2010; Samain *et al.*, 2010; Granados Mendoza *et al.*, 2013; De Smet *et al.*, 2015). Особый интерес для исследования представляют дальневосточные виды *H. petiolaris* Siebold et Zucc. и *H. paniculata* Sieb., произрастающие на территории России. *H. petiolaris* высоко ценится как декоративно-цветущая деревянистая лиана. *H. paniculata* – один из перспективных морозостойких видов, на основе которого выведено большое число популярных сортов, которые отличаются размерами куста, формами, размерами и окраской соцветий. Известно, что форма и размер соцветия зависят от его структуры, причем структура соцветий может изменяться за счет ограничений в развитии. Такие изменения, как правило, зависят от климатических условий в период формирования (Wisniewska, Zawadzka, 1962; Galopin *et al.*, 2008). В связи с этим исследование структуры соцветий актуально и может быть использовано для моделирования различных адаптивных стратегий.

С точки зрения структуры соцветия играют важную роль для решения задач систематики и филогении (Claßen-Bockhoff, Bull-Hereñu, 2013; Kirchoff, Claßen-Bockhoff, 2013). Однако соцветия *Hydrangea* имеют противоречивые морфологические трактовки из-за использования различных подходов. Чаще всего в таксономических описаниях используют физиономический подход, в рамках которого соцветия *Hydrangea* характеризуются как щитковидные, зонтиковидные, округлой или пирамидальной формы (McClintock, 1957;

Тахтаджян, 1966; Bertrand, 1992; Jintang *et al.*, 2001). Однако физиономический подход отдельно используется крайне редко, так как содержит в себе элементы структурного подхода. В рамках структурного подхода соцветия *Hydrangea* характеризуются как метельчатые (Troll, 1964, 1969), цимы (Engler, 1891), дендрически разветвленный кластер (McClintock, 1957), тирс (Kuhlen, 1956), цимозные (Тахтаджян, 1966), плейохазий (Wisniewska, Zawadzka, 1962), цим или тирс (Jintang *et al.*, 2001), сложное соцветие дихазального типа (Galopin *et al.*, 2008), цимозная метелка (Rabeler, 2016). Таким образом, соцветия *Hydrangea* типифицированы с точки зрения внешней формы и с точки зрения структуры осевой системы. Но этого недостаточно для понимания закономерностей изменений, происходящих как в общей структуре соцветия, так и в отдельных ее элементах.

Морфология растений – это область ботаники, которая напрямую нуждается в применении математики, точнее фрактальной геометрии, где рассматриваются пространственные структуры. Многие растения демонстрируют самоподобие, т.е. сходство части и целого, что указывает на их принадлежность к фракталам. В связи с этим для морфологии растений фрактальный подход представляет особый интерес. В рамках этого подхода сложное соцветие *Hydrangea* можно рассматривать как фрактал, структура которого повторяется не в точности и не в полной мере (квазисамоподобие) (Мандельброт, 2002). Строение сложных многоцветковых соцветий в целом упорядоченное и закономерное. Как правило, для них характерна модульная организация. Под модулем подразумевается однотипная структура, формирующаяся в

**Таблица 1.** Морфометрическая характеристика соцветий

Критерий	<i>Hydrangea petiolaris</i>	<i>Hydrangea paniculata</i>	<i>p</i>
Высота, см	13.3 ± 3.85	4.0 ± 0.62	7.1**
Диаметр, см	17.3 ± 2.62	11.4 ± 2.0	5.1**
Число ярусов, шт.	7 ± 0.31	11.3 ± 0.96	6.4**
Число порядков ветвления, шт.	8 ± 1.06	6.4 ± 0.6	10.9**
Общее число цветков, шт.	799 ± 188.6	862 ± 253.6	0.2
Число краевых цветков, шт.	7 ± 1.74	15 ± 8.6	2.6*

Примечание. \* и \*\* – статистические значимости отличий при  $p < 0.01$  и  $0.001$  соответственно.

результате одного цикла формообразования и закономерно повторяющаяся во времени и пространстве (Савиных, Мальцева, 2008). МакКлинток (McClintock, 1957) описывает соцветие *Hydrangea* как дендрически разветвленный, терминальный кластер, конечные элементы которого состоят из небольших кластеров. Кластер в данном определении сходен по значению с модулем, так как он обозначает объединение нескольких однородных элементов, которое может рассматриваться как самостоятельная единица. Однако отсутствие подробного описания структуры кластеров (модулей) и их распределения по осям соцветия *Hydrangea* (McClintock, 1957) не раскрывает закономерности изменений структуры соцветия даже в рамках фрактального подхода.

Цель работы – выявление закономерностей изменения структуры соцветия *Hydrangea* на основании анализа детальных схем, отражающих расположение цветков.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования использованы сформированные соцветия *H. petiolaris* Siebold et Zucc. (гортензия черешчатая) и *H. paniculata* Sieb. (гортензия метельчатая). Материал собран в 2015 г. с растений, произрастающих в условиях открытого грунта в экспериментальной зоне Ботанического сада-института ДВО РАН (43°13'27.48" с.ш., 131°59'36.32" в.д.). С каждого вида отбирали по 30 соцветий в разных частях куста/лианы. У соцветия измеряли диаметр и высоту, подсчитывали число ярусов, число порядков ветвления, общее число цветков и число краевых цветков. Для соцветия составлялась полная схема ветвления с учетом положения каждого отдельного цветка.

Данные обрабатывались вариационно-статистическими методами с использованием пакетов Microsoft Excel и StatSoft Statistica 6.0. В тексте и табл. 1 приведены среднее арифметическое ± стандартное отклонение. Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров проводили с помощью W-теста Шапиро–Уилка. В результате проверки у

выборок отклонения от нормального распределения не были выявлены и для их сравнения использовали *t*-критерий Стьюдента.

Фотографии были сделаны с помощью фотокамеры Sony Cyber-shot HX400 и стереомикроскопа Stemi 2000-C (Carl Zeiss, Германия) с цветной цифровой фотокамерой AxioCam ICc 3. При обработке изображений, полученных на стереомикроскопе, использовали программу AxioVision 13.

Расшифровку структуры соцветия проводили с учетом филлотаксиса генеративных и репродуктивных побегов, углов дивергенции и длины междоузлий (Prusinkiewicz *et al.*, 2007; Prusinkiewicz, Reuille, 2010). Все боковые ответвления на главной оси соцветия рассматривали как боковые оси первого порядка ветвления. На осях первого порядка выделяли оси второго, третьего и последующих порядков ветвления. Число ярусов на главной оси соцветия и порядков ветвления боковых осей учитывали по числу супротивно или поочередно расположенных осей. Под ярусом подразумевали пару супротивно или поочередно расположенных боковых осей, имеющих угол дивергенции 180°. Порядок ярусов устанавливали в акропетальном направлении, т.е. нижний ярус рассматривали как первый. Подобную структуру ярусов наблюдали и на боковых осях соцветия. Поэтому при анализе архитектуры боковых ответвлений порядок ярусов определяли также в акропетальном порядке, т.е. от основания оси к ее верхушке. Так как соцветие трехмерное и его оси расположены накрест супротивно, для удобства восприятия при составлении общей схемы длину междоузлий не учитывали, а положение осей отображали супротивно в одной плоскости. Чтобы не перегружать схему лишними элементами, прилистники на ней не отображены. При описании соцветий использованы физиономический и структурный подходы (Troll, 1964, 1969; Кузнецова и др., 1992; Endress, 2010).

При выделении в общей схеме повторяющихся элементов (модулей) использовали фрактальный подход (Мандельброт, 2002; Савиных, Мальцева, 2008). Под модулем подразумевали однотипную структуру в соцветии, закономерно повторяющуюся

юся во времени и в пространстве (Савиных, Мальцева, 2008). Модули в соцветии выделяли по следующим признакам: боковые модули повторяют строение терминального модуля; в основании модуля листья уменьшаются в размере и преобразуются в прицветники (брактеи); ветвление модуля начинается из пазух прицветников и число разветвлений фиксировано; изменение филлотаксиса с супротивного у основных модулей на очередной происходит в более мелких модулях; более длинное междоузлие отмечено перед терминальным модулем и основными боковыми модулями, уменьшение длины междоузлий — при переходе в более мелкие модули; обнаружены также редукция или недоразвитие латеральных элементов модуля (Кузнецова, 1991).

Для выявления последовательности изменений отдельных модулей в структуре соцветия для мелких модулей зарисовывали схемы расположения цветков и для наглядности использовали формулы.

Термины и формулы, используемые для описания структуры соцветий (Hufford, 2001; Endress, 2010):

терминальный цветок (tf) — цветок на верхушке главной оси соцветия,

$tf^{1..n}$  — цветок соподчиненного порядка ветвления;

цимоиды (c) — соцветия, главная ось которых заканчивается терминальным цветком и имеет не более двух боковых осей второго порядка ветвления;

дихазий (d) — соцветие, состоящее из терминального цветка и двух цветков соподчиненного порядка ветвления  $d = [tf + 2tf^1]$ ;

монохазий (m) — соцветие, состоящее из терминального цветка и одного цветка соподчиненного порядка ветвления  $m = [tf + tf^1]$ ;

сложный дихазий (cd) — соцветие, главная ось которого заканчивается терминальным цветком и имеет две боковые оси соподчиненного порядка ветвления, структура которых повторяет структуру главной оси, один или несколько раз  $cd = [tf + 2(tf^1 + 2tf^2) \dots]$ ;

сложный монохазий (cm) — завиток и извилина — соцветие, главная ось которого заканчивается терминальным цветком и имеет одну боковую ось соподчиненного порядка ветвления, повторяющую структуру главной оси, один или несколько раз  $cm = [tf + tf^1 + tf^2 + \dots + tf^m]$ ;

тирс (T) — сложное соцветие, главная ось которого заканчивается терминальным цветком и имеет более двух боковых осей второго порядка ветвления, представленных цимоидами, при этом оси второго порядка ветвления могут ветвиться несколько раз сходным образом;

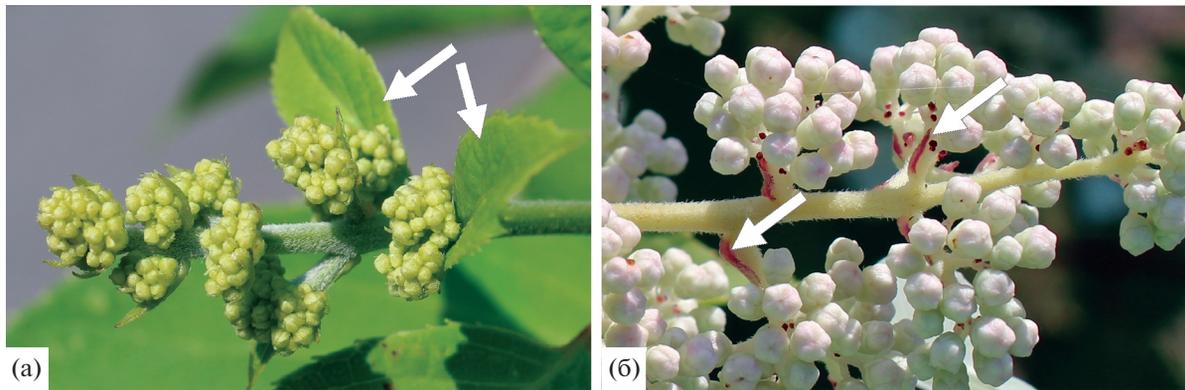
плейотирс (PT) — множественный тирс — сильно разветвленное соцветие, структурной единицей которого является тирс;

краевые цветки (mf) — цветки с крупным венчиковидным околоцветником, которые образуются на конечных ответвлениях боковых осей соцветия.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Характеристика вегетативных и репродуктивных побегов.* Вегетативные и репродуктивные побеги *H. paniculata* и *H. petiolaris* имеют накрест супротивное листорасположение. Обычно в одном узле формируются два листа. Однако на репродуктивных побегах *H. paniculata* могут формироваться три листа. Угол дивергенции между листьями одного узла обычно равен  $180^\circ$ . Сходным образом располагаются прицветники и оси соцветий. Размеры листовых пластинок и черешков на вегетативных и репродуктивных побегах варьируют. На репродуктивных побегах размеры листьев сокращаются по направлению снизу вверх. При переходе побега из вегетативной части в репродуктивную размеры прицветников в составе соцветий также уменьшаются (до 1 мм) по направлению снизу вверх.

*Характеристика структуры соцветий.* Соцветия *Hydrangea* крупные, сложные и представляют собой систему соподчиненных ответвлений. Ветвление главной оси соцветий боковое, моноподиальное с очередным и супротивным расположением боковых осей, у конечных ответвлений — симподиальное. Каждая ось соцветия заканчивается терминальным цветком. По наличию и характеру прицветных листьев соцветия фрондулозно-брактеозные, т.е. в основании соцветия и основных модулей имеют зеленые верхушечные листья меньших размеров (рис. 1а) и видоизмененные листья — брактеи (прицветники) в более мелких модулях (рис. 1б). Средние числа цветков в соцветиях у растений, выращенных в одинаковых условиях среды, достоверно не различаются: у *H. petiolaris* в среднем 799 цветков, из которых 0.9% краевые; у *H. paniculata* в среднем 862 цветка, из которых 1.7% краевые (табл. 1). Различия между видами выявлены по соотношению высоты и диаметра соцветия (*H. petiolaris* — 1 : 2.85; *H. paniculata* — 1 : 1.3) и распределению цветков по осям соцветия. Боковые оси соцветий располагаются попарно. На главной оси соцветия *H. petiolaris* формируется до 7 пар боковых осей и до 8 порядков ветвлений на нижней паре боковых осей (рис. 2а (4а, 4б)). На главной оси соцветия *H. paniculata* формируется в среднем 12 пар боковых осей и до 6 порядков ветвления на нижней паре боковых осей (рис. 3б



**Рис. 1.** Типы листьев в соцветии *Hydrangea*. а и б – стрелки указывают на зеленые верхушечные листья меньших размеров и брактей соответственно.

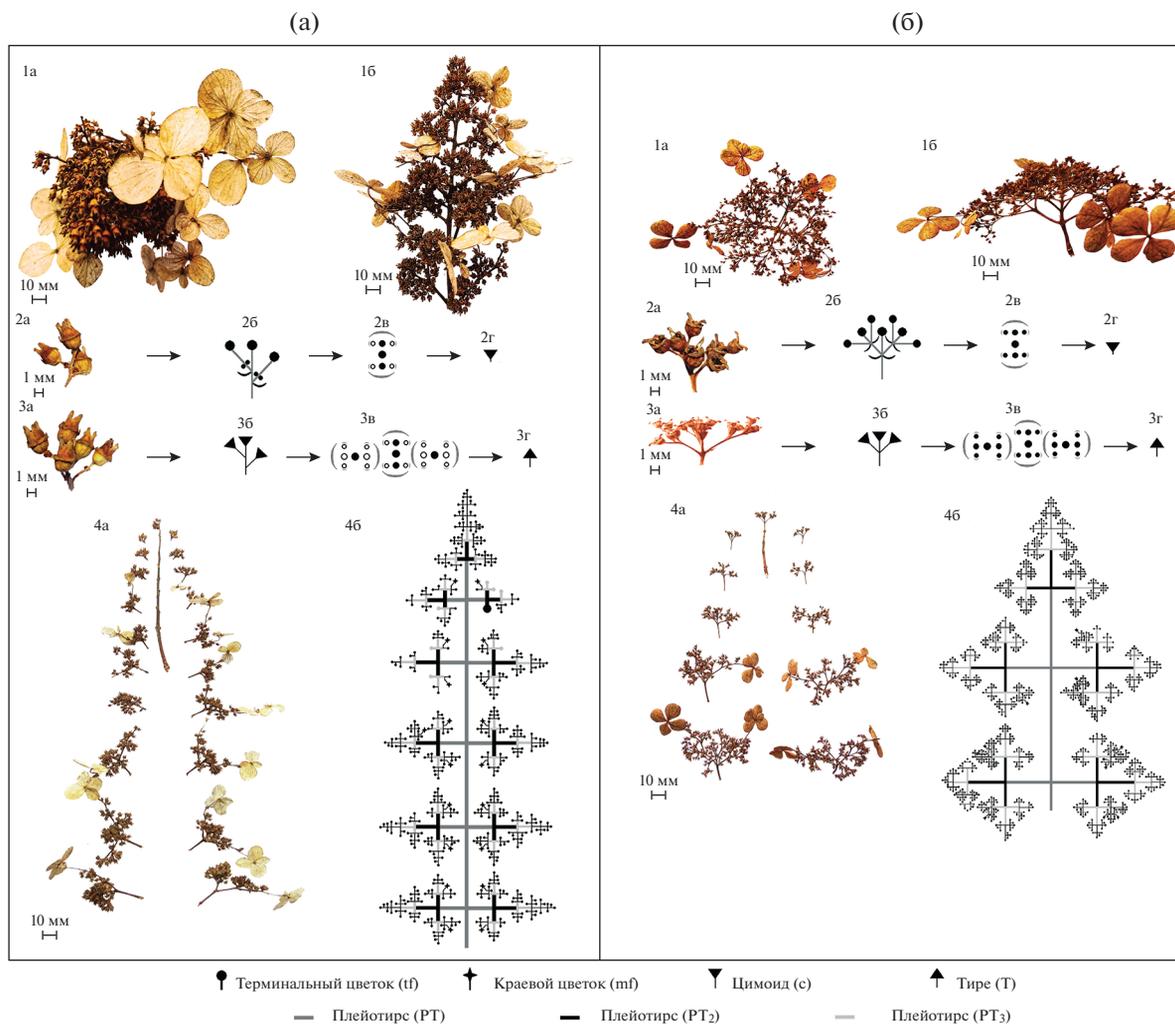
(4а, 4б)). Боковые оси *H. petiolaris* располагаются накрест супротивно, длина междоузлий главной оси соцветия и длина боковых осей, а также число ответвлений на боковых осях сокращаются по направлению снизу вверх (рис. 2а (1б, 4а, 4б)). Удлинением боковых осей нижних ярусов *H. petiolaris* обуславливается расположение всех цветков в одной плоскости, в результате чего соцветие приобретает щитковидную форму (рис. 2а (1а, 1б)). Краевые цветки формируются на боковых осях двух нижних ярусов (рис. 2а (4а)). Оси соцветия нижних ярусов *H. paniculata* располагаются накрест супротивно, с середины соцветия по направлению вверх оси переходят в поочередное расположение, при этом число цветков на них имеет парную симметрию и угол дивергенции между осями сохраняется (рис. 2б (1б)). Начиная со второго порядка ветвления в верхних ярусах и с третьего в нижних ярусах, междоузлия редуцируются, в результате чего боковые оси *H. paniculata* сближены (рис. 2б (4а)). Краевые цветки формируются на боковых осях пяти нижних ярусов (рис. 2б (4а)). Таким образом, на основе совокупности признаков выделены два физиономических типа соцветия: щитковидное (*H. petiolaris*) (рис. 2а (1а, 1б)) и метельчатое (*H. paniculata*) (рис. 2б (1а, 1б)). При расшифровке структуры соцветий для каждого вида составлены подробные схемы, отражающие расположения всех цветков (рис. 2а (4б), 2б (4б)).

**Модульная структура соцветия.** При анализе подробных схем в структуре соцветия выделены следующие модули: основной модуль (I) – плейотирс (PT), промежуточный (II) – тирс (T), исходный (III) – цимоид (с) (рис. 2а, 2б). Плейотирс в структуре соцветия *Hydrangea* повторяется несколько раз (PT, PT<sub>1</sub>, PT<sub>2</sub>) (рис. 2а (4б), 2б (4б)). Вся структура соцветия характеризуется как плейотирс (PT), который образован плейотирса-

ми PT<sub>1</sub>. Различия между видами наблюдаются по количеству и распределению плейотирсов (PT<sub>1</sub>) в общей структуре соцветия. Модуль PT *H. petiolaris* состоит из пяти модулей PT<sub>1</sub>:  $PT = [PT_1 + 2PT_1 + 2PT_1] = 5PT_1$  (рис. 2а (4б)). Один из модулей PT<sub>1</sub> расположен терминально, а остальные четыре – накрест супротивно по отношению к главной оси. Модуль PT *H. paniculata* состоит в среднем из 13 модулей PT<sub>1</sub>:  $PT = 15PT_1$  или  $PT = 13PT_1$  или  $PT = 11PT_1$ , при этом один из модулей PT<sub>1</sub> расположен терминально, остальные – парно накрест супротивно или накрест поочередно (рис. 2б (4б)). Накрест поочередное расположение осей связано с их смещением, так как изначально они закладываются супротивно, а угол дивергенции при смещении сохраняется прежним (180°).

Модуль PT<sub>1</sub> образован несколькими модулями PT<sub>2</sub>, и его структура может быть развита в большей или меньшей степени. При полном развитии модуль PT<sub>1</sub> *H. petiolaris* состоит из девяти модулей PT<sub>2</sub> и имеет следующее строение:  $PT_1 = [3(PT_2 + PT_2 + PT_2)] = 9PT_2$ . Однако чаще всего часть модулей PT<sub>2</sub> может быть недоразвита и представлена тирсами. Также число модулей PT<sub>2</sub> может уменьшаться до семи или даже до трех. В случае если модуль PT<sub>1</sub> образован семью модулями, его структура представлена как модулями PT<sub>2</sub>, так и тирсами (T). Если модуль PT<sub>1</sub> образован тремя модулями, то эти модули представлены только модулями PT<sub>2</sub>:  $PT_1 = [PT_2 + PT_2 + PT_2] = 3PT_2$ .

Модуль PT<sub>1</sub> *H. paniculata*, как правило, имеет большее число модулей PT<sub>2</sub>. Если модуль PT<sub>1</sub> состоит из 5, 7, 9 или 11 модулей, его структура представлена как модулями PT<sub>2</sub>, так и тирсами (T). Если модуль PT<sub>1</sub> состоит из 13 или 15 модулей, то часть модулей PT<sub>2</sub> образована не только тирсами (T), но и цимоидами.



**Рис. 2.** Соцветия *Hydrangea petiolaris* (а) и *H. paniculata* (б). 1а – вид сверху, 1б – вид сбоку, 2а – общий вид цимоида, 2б – схема цимоида, 2в – схематическая диаграмма цимоида, 2г – условное обозначение цимоида, 3а – общий вид тирса, 3б – схема тирса, 3в – схематическая диаграмма тирса, 3г – условное обозначение тирса, 4а – пары боковых осей соцветия; 4б – общая схема строения соцветия.

Модуль  $PT_2$  у обоих видов образован тирсами (Т), один из которых расположен терминально, а остальные накрест супротивно или накрест поочередно:  $PT_2 = [T + T + T] = 3T$ . В случае недоразвития некоторых тирсов модуль  $PT_2$  образован тирсами и цимоидами:  $PT_2 = [T + 2c]$  или  $PT_2 = [T + T + c]$  (их расположение при этом сохраняется).

Тирсы (Т) *Hydrangea* состоят из цимоидов (с), элементы которых могут быть развиты в разной степени в зависимости от яруса и уровня ветвления осей соцветия. Боковые оси тирса в основании располагаются супротивно, а на верхушке – поочередно. Длина боковых осей, число порядков ветвления в его структуре, увеличивается по направлению сверху вниз. Обычно тирс образован тремя цимоидами:  $T = [c^1 + 2c^2]$  (рис. 2а (3а–3г)). При максимальном недоразвитии, у обоих видов

тирс может состоять из пяти цветков ( $T = [tf + 2tf^1 + 2tf^1]$ ), а у *H. paniculata* – из четырех ( $T = [tf + tf^1 + 2tf^1]$ ) (рис. 2б (3а–3г)).

Соцветия исходного уровня у *Hydrangea* представлены цимоидами различной структуры: сложный дихазий (cd) (рис. 3 (1а–1в, 2а)), сложный монохазий (cm), дихазии (d) (рис. 3, (1г)) и монохазии (m) (рис. 3 (1д, 2б)). Боковые оси цимоидов располагаются супротивно (*H. petiolaris*) (рис. 2б (2а–2г), 3 (1а–1г)) или поочередно (*H. paniculata*) (рис. 3 (2а)). Сложный дихазий у *H. petiolaris* обычно имеет 7 цветков:  $cd = [tf + 2tf^1 + 4tf^2]$  или  $cd = [tf + 2(tf^1 + 2tf^2)] = [tf + 2d]$  (рис. 3 (1а)). Его элементы могут быть развиты в разной степени. В результате редукции сложный дихазий может быть представлен дихазием  $d = [tf + 2tf^1]$ , сложным монохазием  $cm = [tf + tf^1 + tf^2 + tf^3]$ , про-

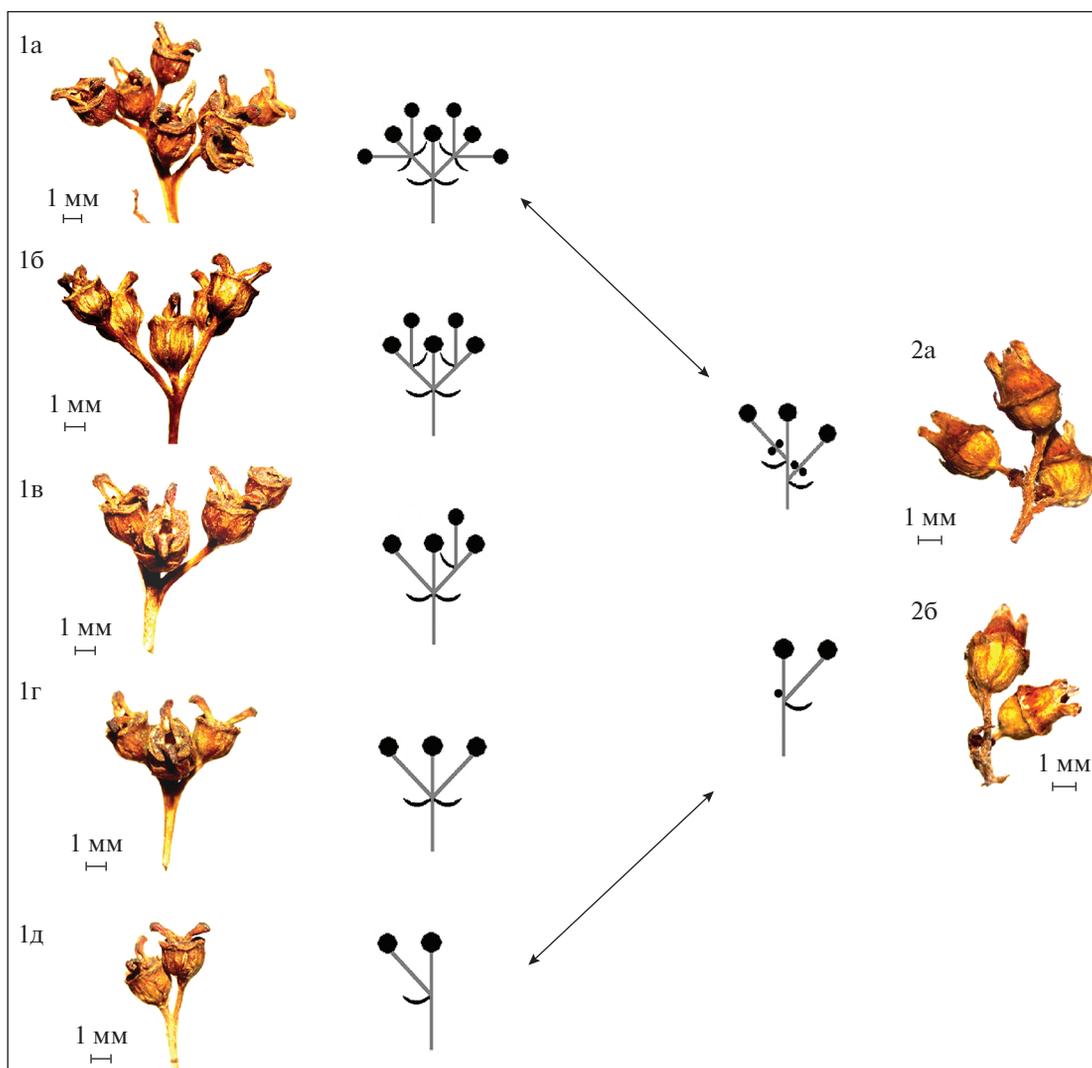


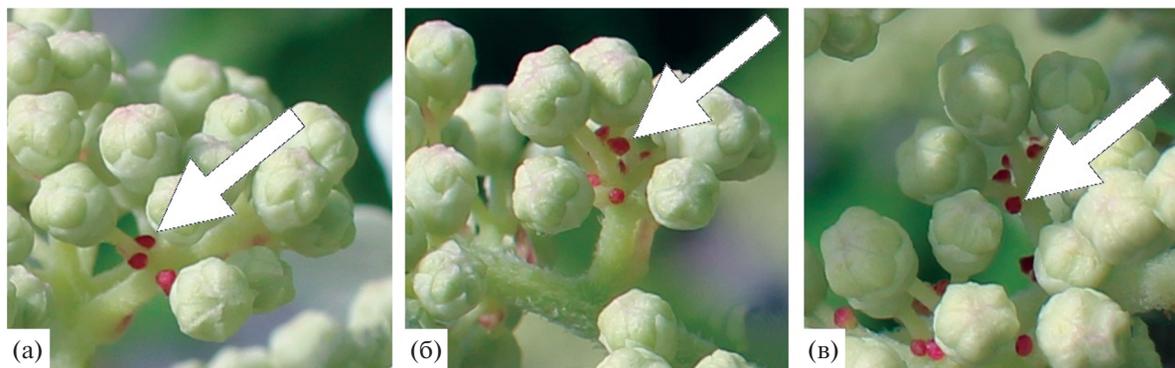
Рис. 3. Цимойды *Hydrangea*. 1а–1д – *Hydrangea petiolaris*, 1а–1в – сложный дихазий (cd), 1г – дихазии (d), 1д – монохазий (m), 2а, 2б – *Hydrangea paniculata*, 2а – сложный дихазий (cd), 2б – монохазий (m).

стым монохазием  $m = [tf + tf^1]$  или терминальным цветком  $[tf]$ . Цимойды *H. paniculata* также имеют 7 цветков, 3 из которых развиты, а 4 недоразвиты и расположены по 2 в основании боковых осей (рис. 2а (2а–2г), 3 (2а), 4 (1а–1в)). В связи с этим такие цимойды могут быть охарактеризованы как недоразвитые сложные дихазии или как простые дихазии. В случае дальнейшего недоразвития элементов дихазии он может быть представлен монохазием или терминальным цветком.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для понимания изменений, происходящих в структуре сложных соцветий, необходимо изначально правильно классифицировать саму структуру. Основу любой классификации составляет разделение соцветий на два противопоставляе-

мых типа ветвления: рацемозное и цимозное. Известно, что в рацемозной структуре главная ось имеет неограниченное число боковых осей, но не имеет осей более высокого порядка. В цимозной структуре на главной оси образуются только две боковые оси, которые в дальнейшем могут ветвиться несколько раз сходным образом. Ветвление в соцветиях обычно начинается рацемозно, а оси более высокого порядка ветвятся цимозно. Такая модель ветвления характерна для тирса. Если основная модель ветвления в соцветии повторяется несколько раз, то цимозные соцветия называют плейотирсами, а рацемозные – составной кистью (Endress, 2010). Анализ соцветий *H. petiolaris* и *H. paniculata* показал, что ветвление в соцветии сходно с ветвлением тирса и повторяется несколько раз. В результате у обоих видов форми-



**Рис. 4.** Пример недоразвития структуры соцветия *Hydrangea*. Стрелки указывают на недоразвитые цветки, расположенные по два в основании развитого цветка.

руется соцветие плейотирс или множественный тирс, конечные ответвления которого представлены цимоидами. Для увеличения числа цветков в рацемозной модели главная ось удлиняется и образует больше боковых цветков, а в цимозной увеличивается число порядков ветвления. На главной оси соцветия *H. petiolaris* формируется до 7 пар боковых осей и до 8 порядков ветвления на нижней паре боковых осей (рис. 2а). На главной оси соцветия *H. paniculata* формируется в среднем 12 пар боковых осей и до 6 порядков ветвления на нижней паре боковых осей (рис. 2б). Увеличение или уменьшение структуры соцветия обоих видов закономерно и происходит за счет увеличения или сокращения числа боковых осей и порядков ветвления.

Тролл (Troll, 1964, 1699) рассматривает соцветия *Hydrangeaceae* как метелки, при этом отмечая нетипичное для этого семейства соцветие – малоцветковый щитковидный тирс (т.е. цимозное) у *Deinanthe*. Метелка при этом, как и тирс, описывается как промежуточная модель между цимозной и рацемозной структурой, так как на главной оси формируется более двух боковых осей первого порядка ветвления (не цимозная), каждая из которых имеет боковые оси более высокого порядка (не рацемозная). В метелке нет ограничений ни в числе порядков ветвления, ни в числе цветков в пределах одного порядка ветвления. Кроме того, конечные ответвления метелки представлены кистями (т.е. рацемозные), а по нашим данным, конечные ответвления гортензии представлены цимоидами, т.е. соцветия *Hydrangeaceae* не могут характеризоваться как метелка.

В соцветии *Hydrangea* отличить дихазий от кисти можно только с помощью анализа взаиморасположения всех элементов соцветия в трехмерном пространстве и при изучении изменений, происходящих в онтогенезе. Это связано с тем,

что не всегда оси дихазия имеют супротивное расположение, а могут располагаться и поочередно (Тахтаджян, 2007). В соцветиях *Hydrangea* в направлении от основания к верхушке наблюдается смещение боковых осей. В результате дихазий с супротивным расположением осей преобразуется в дихазий с очередным расположением осей.

В сформированном соцветии *H. paniculata* часть осей, которые на ранней стадии закладывались изначально супротивно, по мере удлинения междоузлий расходятся и располагаются в верхней части соцветия поочередно по отношению одна к другой (рис. 5а, б). Тирсы *H. paniculata* из-за сильной цветочной редукции состоят из 4–5 цветков и по внешнему облику становятся похожими на кисти (рис. 2б (4б), 3 (2а, 2б)). В результате структура плейотирса *H. paniculata* внешне становится похожей на метелку, что часто вносит путаницу в классификацию соцветия. На сходство соцветия *H. paniculata* с метелкой также указывает порядок распускания цветков. Цветение *H. paniculata* начинается в нижней паре боковых осей с распускания терминальных цветков. Затем начинает зацветать вторая снизу пара боковых осей, далее третья и т.д. (рис. 5в, г), т.е. последовательность цветения отмечается от основания к верхушке, что также было описано ранее (McClintock, 1957).

Сложности при разграничении тирса и метелки возникают из-за того, что эти термины могут иметь несколько значений. Изначально термины “тирс” и “метелка” трактовались чисто габитуально, но в дальнейшем их характеристика претерпела изменения и стала основываться на признаках ветвления осей. При этом старое физиологическое значение терминов не исчезло. В результате такие термины в настоящее время имеют двойной смысл: с одной стороны, они отражают определенный внешний облик собрания

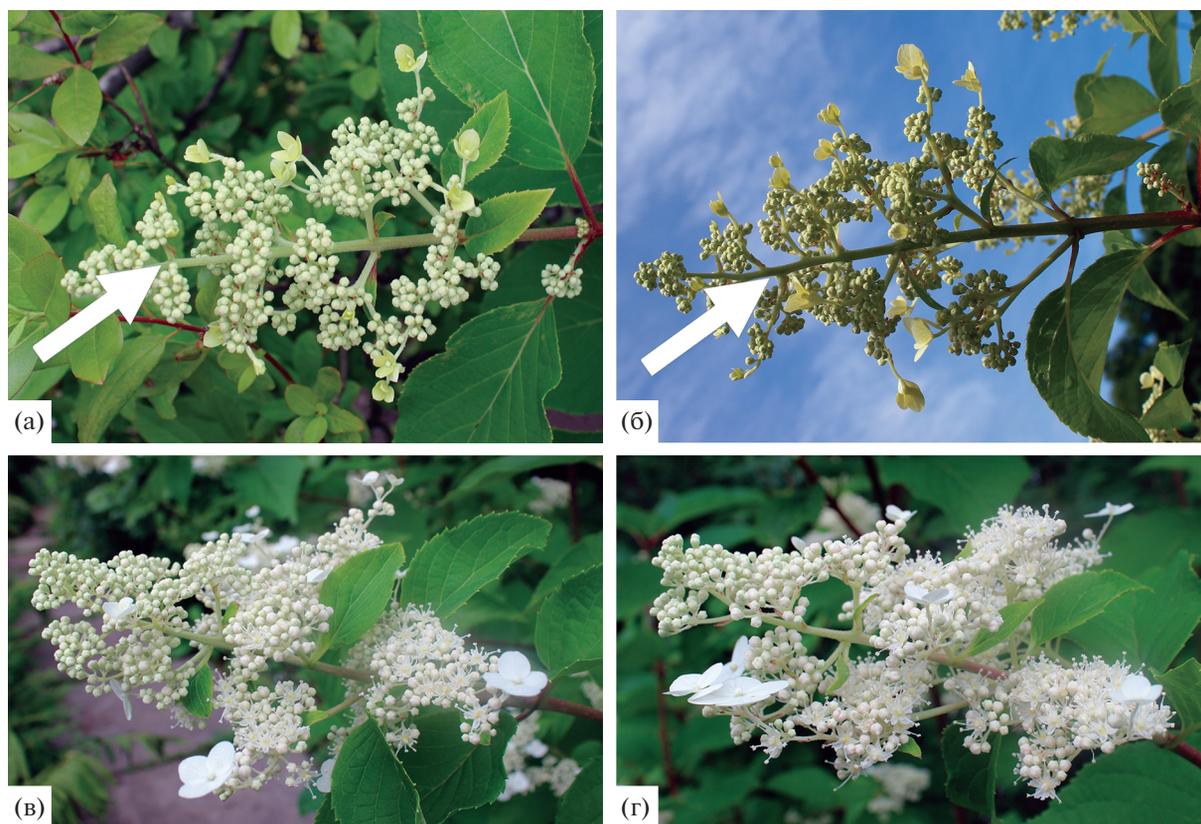


Рис. 5. Соцветие *Hydrangea paniculata*. а и б – стрелки указывают на расположение боковых осей: супротивно (а), поочередно (б); в и г – порядок распускания цветков в соцветии.

цветков, а с другой – структуру осевой системы (Кузнецова, 1991; Кузнецова, Тимонин, 2017). Поэтому следует различать общий вид соцветия и тип разветвления составных частей (Buys, Hilger, 2003). Поскольку выбранный морфологами язык описания напрямую влияет на качество описания и его результаты, то необходимо использовать однозначно понимаемые, непротиворечивые термины, универсальные для специалистов как в области ботаники, так и в области смежных областей знаний. Более ценны в таких исследованиях иллюстрации, так как схемы лучше отображают сравнительные данные, чем описания, и облегчают сравнение отдельных частей соцветия (Kellogg, 2015).

Для морфологического анализа соцветий целесообразно использовать концепцию модульной организации растений, основанную на выделении однотипных закономерно повторяющихся единиц (т.е. модулей) (Нотов, 2001). Проблему повторяющихся единиц в соцветиях попытались решить на примере семейства Eriocaulaceae Martinov (Stützel, Trovó, 2013). Вместо классификации всех видов сильно разветвленных цветочных систем авторы описали основную репродуктивную

единицу, общую для всех цветочных систем. Далее они описали уровни повторения в каждой системе. В структуре соцветий гортензии также были выделены повторяющиеся единицы – модули. Закономерное повторение модели ветвления на разных уровнях сложности привело к образованию сложного соцветия, состоящего из трех видов модулей: основного модуля (I) – плейотирса, промежуточного (II) – тирса, исходного (III) – цимоида. Несмотря на внешние физиономические различия между метелковидным (*H. paniculata*) и щитковидным (*H. petiolaris*) плейотирсами, виды имеют сходную структуру и одинаковый набор модулей. Это согласуется с идеей Эймера (Eimer, 1897) о том, что у организмов одного таксона имеется общая последовательность онтогенетических стадий, но развитие может быть ограничено на разных стадиях. Веберлинг (Weberling, 1989), напротив, считал, что у видов близкородственных таксонов обнаруживаются совершенно различные соцветия, что не позволяет понять, какие же черты строения соцветия характерны для всего таксона. Результаты исследования показали, что физиономически различные соцветия *H. petiolaris* (щитковидное) и

*H. paniculata* (метелковидное) имеют схожую структуру плейотирса.

Поскольку соцветия обладают модификационной пластичностью, то в ответ на различия в условиях произрастания, наследственно закрепленная, характерная для данного вида структура соцветия может внешне изменяться. Такие изменения практически всегда связаны с боковыми осями и носят не качественный, а количественный характер. Они часто связаны с числом цветков и относительной длиной осей соцветий, тогда как основная модель ветвления в основном не затрагивается (Endress, 2010). В зависимости от условий произрастания структура соцветий *Hydrangea* может быть развита в большей или меньшей степени за счет сокращения или увеличения числа ярусов и порядков ветвления боковых осей. Преобразование соцветия закономерно и происходит параллельно на всех уровнях ветвления. Структура плейотирса может быть недоразвита и представлена тирсами РТ → Т. Структура тирса зависит от структуры цимоида и при недоразвитии представлена цимоидом Т → с. При недоразвитии цветков в сложном дихазии его структура может быть представлена дихазием, сложным монохазием, монохазием или терминальным цветком  $cd \rightarrow d/cm \rightarrow m \rightarrow tf$  (рис. 3). Соцветия могут видоизменяться вследствие недоразвития или чрезмерного развития, а изменения структуры закономерны и могут быть симметричными или асимметричными.

Типы модулей и последовательность их формирования в структуре растения заложены генетически и определяют морфологический критерий вида (Савиных, 2013). Число модулей (число первичных, вторичных и третичных ответвлений) также контролируется генетически и у разных видов варьирует. При этом число первичных ответвлений на главной оси варьирует независимо от числа вторичных ответвлений, а отдельные виды часто имеют свой характерный диапазон значений (Kellogg, 2015). Структура соцветий обоих видов *Hydrangea* (*H. paniculata* и *H. petiolaris*) формируется сходным образом по типу дихазия. На начальных этапах онтогенеза в соцветии *H. petiolaris* закладываются пять основных модулей, формирующих первый ярус, и последующее развитие общей структуры соцветия уже происходит параллельно в каждом из них по типу дихазия. Наличие пяти модулей в структуре соцветия также характерно и для других видов *Hydrangea* (например, *H. macrophylla* (Thunb.) Ser., (Wisniewska, Zawadzka, 1962; Galopin et al., 2008)). В соцветии *H. paniculata* по сравнению с *H. petiolaris* образуется больше ярусов на главной оси соцветия, но меньше уровней ветвления на боковых осях, за счет чего число ос-

новных модулей (в среднем 13) увеличивается, а число исходных модулей уменьшается. Удлинение осей отличается от ветвления соцветия, так как оно происходит после окончания разветвления и контролируется разными генами (Kellogg, 2015). Удлинение осей каждого порядка контролируется независимо от других. Из-за этого соцветия с одинаковым числом порядков ветвления и одинаковым числом ветвей в каждом порядке могут выглядеть совершенно по-разному в зависимости от того, какие оси удлиняются (Kellogg, 2015), что характерно и для изученных видов гортензии. Все оси в соцветии *H. petiolaris* удлиняются таким образом, чтобы цветки расположились в одной плоскости, в результате чего соцветие приобретает щитковидную форму – формируется щитковидный плейотирс. В соцветии *H. paniculata* длина осей первого порядка уменьшается от основания к верхушке соцветия, а междоузлия на осях следующих порядков ветвления сближены до такой степени, что создается впечатление, что оси выходят из одной точки. В результате соцветие *H. paniculata* приобретает метелковидную форму – формируется метелковидный плейотирс.

Таким образом совместное использование физиономического, структурного и фрактального подходов позволило точнее описать структуру сложных соцветий *Hydrangea*. На основе совокупности признаков для *Hydrangea* выделено два физиономических типа соцветия: щитковидное (*H. petiolaris*) и метельчатое (*H. paniculata*). В рамках структурного подхода структура соцветий обоих видов характеризуется как плейотирс. С использованием фрактального подхода в соцветии выделены три типа модулей: основной (I) – плейотирс, промежуточный (II) – тирс, исходный (III) – цимоид. Различия между видами выявлены по числу и распределению модулей в структуре соцветия. Структура соцветия изменяется за счет редукции или недоразвития цветков в каждом из модулей, при этом изменения закономерны и происходят параллельно во всех модулях.

Авторы благодарят В.Е. Харченко (Луганский национальный аграрный университет) за идеи и ценные рекомендации при выполнении работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние // Современные методы систематики высших растений. Морфология и экология репродуктивных органов цветковых растений. Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1991. Т. 12. С. 51–124.
- Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (примене-

- ние комплементарных подходов). М.: КМК, 2017. 183 с.
- Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб.: Химико-фармацевтический ин-т, 1992. 127 с.
- Мандельброт Б.Б. Фрактальная геометрия природы. (Перевод с англ.) М.: Ин-т компьютерных исследований, 2002. 656 с.
- Нотов А.А. Концепция модульной организации и проблема организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии живых организмов // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. IX школы по теоретической морфологии растений "Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений". СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2001. С. 119–128.
- Савиных Н.П. Модульная организация цветковых растений и ее последствия // Modern Phytomorphol. 2013. № 3. С. 139–145.
- Савиных Н.П., Мальцева Т.А. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. ТВГУ. Сер. биол. и экол. 2008. № 9. С. 227–234.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Тахтаджян А.Л. Грани эволюции. Статьи по теории эволюции (1943–2006 гг.). СПб.: Наука, 2007. 326 с.
- Bertrand H. Identification of *Hydrangea macrophylla* Ser. cultivars // Acta Hort. 1992. V. 320. P. 209–212.
- Buys M.H., Hilger H.H. Boraginaceae cymes are exclusively scorpioid and not helicoids // Taxon. 2003. V. 52(4). P. 719–724.
- Claßen-Bockhoff R., Bull-Hereñu K. Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity // Ann. Bot. 2013. V. 112(8). P. 1523–1542.
- De Smet Y., Granados Mendoza C., Wanke S., Goetghebeur P., Samain M.S. Molecular phylogenetics and new (intra)generic classification to alleviate polyphyly in tribe *Hydrangeae* (Cornales: *Hydrangeaceae*) // Taxon. 2015. V. 64(4). P. 741–753.
- Eimer T. On orthogenesis and the importance of natural selection in species-formation. Chicago: The Open Court Publ. Company, 1897. 68 p.
- Endress P.K. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms // J. Syst. Evol. 2010. V. 48(4). P. 225–239.
- Engler A. *Hydrangeoideae – Hydrangeae* // Die Natürlichen Pflanzenfamilien / Eds Engler A., Prantl A. Leipzig: Verlag Wilhelm Engelmann, 1891. V. 3. 2A. 142 p.
- Galopin G., Codarin S., Viemont J.D., Morel P. Architectural development of inflorescence in *Hydrangea macrophylla* cv. *Hermann Dienemann* // Hort Sci. 2008. V. 43(2). P. 361–365.
- Granados Mendoza C., De Vos P., Goetghebeur P., Samain M. Tree top climbing: towards an evolutionary tree of *Hydrangea* section *Cornidia*. Ghent: Ghent Univ., 2013. 203 p.
- Hufford L. The families and genera of vascular plants, flowering plants, *Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales* // *Hydrangeaceae* / Ed. Kubitzki K. Berlin: Springer-Verlag Publ., 2004. V. 6. 489 p.
- Hufford L., Moody M.L., Soltis D.E. A phylogenetic analysis of *Hydrangeaceae* based on sequences of the plastid gene *matK* and their combination with *rbcL* and morphological data // Int. J. Plant Sci. 2001. V. 162(4). P. 835–846.
- Jacobs S. Flag flower morphology and phylogeny of *Hydrangeaceae* tribe *Hydrangeae*. Washington: Wash. State Univ., 2010. 207 p.
- Jintang P., Cui zhi G., Shumei H., Chaofen W., Shuying J., Lingdi L., Ohba H., Gornall R.J., Soltis D., Cullen J., Hultgård U.-M., Akiyama S., Bartholomew B., Alexander C. Flora of China // *Sasifragaceae* / Eds Wu Z., Raven P.H. Beijing: Sci. Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden, 2001. V. 8. P. 269–452.
- Kellogg E.A. Flowering Plants. *Monocots: Poaceae* // The Families and Genera of Vascular Plants / Ed. Kubitzki K. Berlin: Springer, 2015. V. 13. 416 p.
- Kirchoff B., Claßen-Bockhoff R. Inflorescences: concepts, function, development and evolution // Ann. Bot. 2013. V. 112(8). P. 1471–1476.
- Kuhlen H. Die *Hortensien*. Zur morphologie und anatomie der gattung *Hydrangea*. Aachen: Verlag Deutsche Gartenborse, 1956. S. 36–47.
- McClintock E. A monograph of the genus *Hydrangea* // Proc. California Acad. Sci. 1957. V. 29. P. 147–256.
- Prusinkiewicz P., Erasmus Y., Lane B., Harder L.D., Coen E. Evolution and development of inflorescence architecture // Science. 2007. V. 316. P. 1452–1456.
- Prusinkiewicz P., Reuille P.B. Constraints of space in plant development // J. Exp. Bot. 2010. V. 61(8). P. 2117–2129.
- Rabaler R.K. Flora of North America North of Mexico // *Hydrangeaceae* / Ed. Freeman C.C. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2016. V. 12. 632 p.
- Samain M.S., Wanke S., Goetghebeur P. Unraveling extensive paraphyly in the genus *Hydrangea* s.l. with implications for the systematics of tribe *Hydrangeae* // Syst. Bot. 2010. V. 35(3). P. 593–600.
- Stützel T., Trovó M. Inflorescences in Eriocaulaceae: taxonomic relevance and practical implications // Ann. Bot. 2013. V. 112(8). P. 1505–1522.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1964. V. I. 615 p.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1969. V. II. 630 p.
- Weberling F. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the *Leguminosae* // Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. 1989. V. 29. P. 35–58.
- Wisniewska E., Zawadzka Z. Przebieg Kształtowania się Kwiatostanu u *Hydrangea macrophylla* Ser. Cv. *Altona* // Acta Agrobot. 1962. V. 11. P. 157–165.

**Modular Inflorescences Structure Two Species Genus of *Hydrangea* L.****I. M. Koksheeva<sup>1, #</sup> and D. V. Nekhaychenko<sup>1</sup>**<sup>1</sup>*Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,  
ul. Makovskogo 142, Vladivostok, 690024 Russia*<sup>#</sup>*e-mail: koksheeva@yandex.ru*

The structure of complex inflorescences *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc. and *Hydrangea paniculata* Sieb. was studied with using of physiognomic, structural and fractal approaches. It is established that physiologically different inflorescences have a general structure – pleiothyse and the same number of flowers. The structure of inflorescences is generally orderly and has a modular organization. Changes in inflorescences structure occur in parallel in all modules owing to a reduction or an underdevelopment of flowers in each of modules.

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753  
(Phaeophyta: Fucales) БАРЕНЦЕВА МОРЯ В ПЕРИОД  
ПРИЛИВНО-ОТЛИВНОГО ЦИКЛА**

© 2021 г. И. В. Рыжик\*, \*\*, @, А. А. Кособрюхов\*\*\*, Е. Ф. Марковская\*\*\*\*, М. В. Макаров\*

\*Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,  
Владимирская, 17, Мурманск, 183010 Россия

\*\*Мурманский арктический государственный университет, ул. Капитана Егорова, 15, Мурманск, 183038 Россия

\*\*\*Институт фундаментальных проблем биологии РАН,  
ул. Институтская, 2, г. Пущино, Московская обл., 142290 Россия

\*\*\*\*Петрозаводский государственный университет, просп. Ленина, 33,  
Петрозаводск, Республика Карелия, 185910 Россия

@E-mail: alaria@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.03.2019 г.

После доработки 15.06.2020 г.

Принята к публикации 15.06.2020 г.

Отмечено, что в течение приливно-отливного цикла у *Fucus vesiculosus* L. происходит потеря влаги растениями (до 30% сырой массы) и наблюдаются синусоидальные изменения фотосинтетической активности. Выявлены три пика увеличения интенсивности фотосинтеза в начале и середине отлива и начале прилива. Установлено, что структурных изменений фотосинтетического аппарата не происходит. С помощью анализа углекислотных кривых CO<sub>2</sub>-газообмена обнаружено лимитирование процессов фотосинтеза растений в воздушной среде активностью световых и темновых реакций. Показано, что увеличение содержания продуктов перекисного окисления липидов, активности каталазы и накопление пролина в талломах *F. vesiculosus* свидетельствует о наличии обратимого окислительного стресса во время отлива.

DOI: 10.31857/S0002332920060119

Произрастание водорослей в литоральной зоне тесно связано с приливно-отливными циклами, влияющими на резкие смены условий существования 4 раза в сутки. Во время отлива, когда водная среда сменяется на воздушную, водоросли подвергаются осушению, изменяются температура среды, освещение, соленость и т.д. В это время у макроводорослей может снижаться содержание влаги в талломе (Камнев, 1989; Bisson, Kirst, 1995; Schagerl, Moostl, 2011), скорость фотосинтетического и дыхательного газообмена (Quadir *et al.*, 1979; Dring, Brown, 1982; Андреев и др., 2012). Приспособление водорослей к периодическому осушению в основном связывают с накоплением веществ, удерживающих влагу (Wiltens *et al.*, 1978; Quadir *et al.*, 1979; Камнев, 1989; Davison, Pearson, 1996; Кузнецов и др., 2006), и изменением активности физиологических процессов на уровне световых реакций фотосинтеза (Андреев и др., 2012).

Представители рода *Fucus* широко распространены по всему миру. На мурманском побережье основная зона обитания *F. vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Phaeophyta: Fucales) – верхний горизонт ли-

торали, в других регионах вид может произрастать как в литоральной зоне, так и в сублиторали (Zaneveld, 1937; Russell *et al.*, 1998; Gylle *et al.*, 2009, 2011; Малавенда, 2014). Предполагается, что одна из причин отсутствия *F. vesiculosus* на больших глубинах в Баренцевом море – его конкуренция с другими видами. Ранее при экспериментальном выращивании *F. vesiculosus* на разных глубинах было показано, что с увеличением глубины произрастания снижается физиологическая активность клеток, на талломах увеличивается количество эпифитов и в итоге происходит гибель организма (Макаров и др., 2010). Возможно, *F. vesiculosus* относится к видам, которым для функциональной активности необходимо периодическое осушение, так как без этого они, в частности верхнелиторальный вид *Pelvetia canaliculata*, погибают (Thomas, 2002).

Цель работы – анализ физиологического состояния *F. vesiculosus* в период приливно-отливного цикла в естественных условиях, а также выявление механизмов его адаптации к периодическому осушению.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в июле—августе 2013 и 2014 гг. на базе Дальнезеленецкой сезонной биостанции ММБИ РАН *in situ* в литоральной зоне губы Зеленецкая (69°07' с.ш., 36°04' в.д.).

Изучались одновозрастные растения (4–5 дихотомических ветвлений) фукуса пузырчатого *F. vesiculosus*, произрастающие в верхнем горизонте литорали. В период проведения экспериментов длительность осушения (время отлива) в зоне произрастания *F. vesiculosus* составляла 6 ч.

Талломы фукусовых водорослей сильноразветвленные, произрастают скученно, с проективным покрытием субстрата до 100%. В период отлива на литорали образуется слой водорослей толщиной до 20 см. При этом отдельные части талломов или целые талломы могут оказаться на поверхности и в значительной степени высохнуть или внутри слоя, где они не подвергаются интенсивному осушению.

Для исследований интенсивности процессов фотосинтеза использовали апикальные участки талломов. Определение проводили в естественных условиях в течение дневного приливно-отливного цикла (интенсивность освещения 650–800 мкмоль E/(м<sup>2</sup> с), температуры воздуха и воды 20–25 и 7–8°C соответственно). Сначала исследовали талломы, находившиеся под водой >6 ч, затем по мере отступления воды во время отлива каждые 30–60 мин исследовали талломы, оказавшиеся на поверхности слоя водорослей и подверженные интенсивному высыханию. После наступления прилива, когда водоросли снова оказывались погруженными в воду, талломы анализировали каждые 10–15 мин в течение 2 ч. Периодичность отбора определялась возможностями прибора и скоростью первичной обработки проб. В опыте для определения влияния содержания влаги в талломах на интенсивность фотосинтеза (ИФ) образцы были взяты как с поверхности слоя водорослей (обсохшие), так и из его толщи (влажные).

ИФ определяли с помощью переносного инфракрасного газоанализатора LCPro+ (ADC Bio-Scientific Ltd, Великобритания). В ассимиляционную листовую камеру газоанализатора помещали апикальную часть таллома, и при установлении стационарных значений определяли скорость CO<sub>2</sub>-газообмена в условиях атмосферной CO<sub>2</sub>, к которой более высокое сродство имеет рибулозобифосфат-карбоксилаза (РБФ-карбоксилаза). Углекислотные зависимости скорости фотосинтеза определяли с учетом изменения концентрации CO<sub>2</sub> в воздухе, подаваемом в ассимиляционную камеру газоанализатора (0–1600 мкмоль CO<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup> с)), при насыщающей интенсивности света. Уровни концентрации CO<sub>2</sub>, подаваемой в листовую камеру, задавали с помощью микропроцессора газоанализатора и изме-

няли последовательно (50, 100, 200, 400, 800, 1200, 1600 мкмоль CO<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup> с)). Анализ углекислотных кривых CO<sub>2</sub>-газообмена проводили по модели Фаркюхара (Farquhar *et al.*, 1980) с модификациями (Caemmerer, Farquhar, 1982; Harley, Sharkey, 1991) с использованием программы Photosyn Assistant Ver. 1.1.2 (Parsons, Ogston, 1999). В соответствии с уравнениями авторов модель позволяет определить максимальную скорость карбоксилирования ( $V_{c\max}$ ), скорость электронного транспорта при световом насыщении ( $J_{\max}$ ), скорость утилизации триозофосфатов и ряд других параметров.

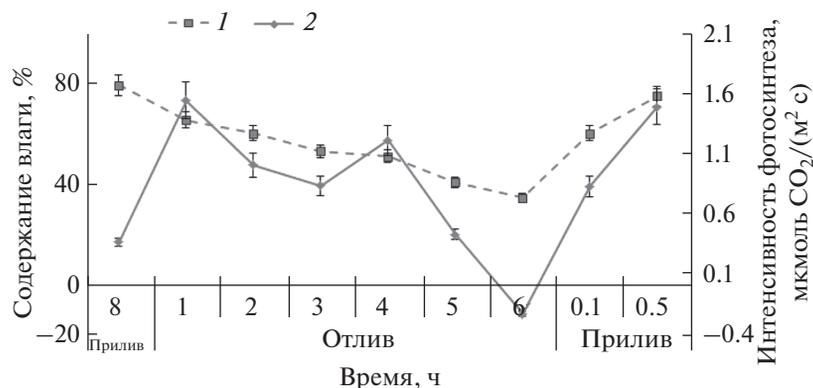
Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрически (спектрофотометр JENWAY 6305 UV/VIS): каротиноиды (β-каротин, виолаксантин, фукоксантин) предварительно разделяли методом бумажной хроматографии, хлорофиллы (А и С (C<sub>1</sub> + C<sub>2</sub>)) определяли в растворе. Качественный и количественный состав пигментов исследовали по модифицированным методикам (Пигменты..., 1964; Ли, 1978; Маслова и др., 1986).

Содержание влаги в талломах рассчитывали по соотношению сырой и сухой масс высечек таллома ( $N = 20$ ). Массу высечек определяли на весах (ВЛТЭ-210, Россия) с точностью до 0.001 г: сырую — после удаления с поверхности высечек капельно-жидкой влаги фильтровальной бумагой, сухую — после высушивания в сушильном шкафу ( $T = 105^\circ\text{C}$ ) в течение 24 ч.

Активность каталазы (АК), уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ) и концентрацию аминокислоты пролин определяли в течение нескольких периодов отлива. Для анализа использовали апикальную вегетативную часть таллома длиной до 0.5 см.

Уровень ПОЛ оценивали по накоплению активных продуктов тиобарбитуровой кислоты (ТБК<sub>ап</sub>) (Esterbauer, Cheesman, 1990; Олениченко и др., 2008). Для этого 100 мг водорослей гомогенизировали в 1.2–1.5 мл дистиллированной воды в фарфоровой ступке. К полученному гомогенату добавляли 1.2–1.5 мл 10%-ной трихлоруксусной кислоты, полученный раствор центрифугировали при 8000 об./мин в течение 15 мин. Далее к 0.5 мл супернатанта добавляли 0.5 мл 0.67%-ного раствора тиобарбитуровой кислоты (ТБК). Полученный раствор выдерживали на кипящей водяной бане в течение 10 мин, затем охлаждали до комнатной температуры, разводили до конечного объема 2 мл. Измерение проводили при длине волны 540 нм.

Активность фермента каталазы определяли с использованием модифицированного спектрофотометрического метода (Королук и др., 1988), основанного на способности перекиси водорода образовывать стойкий окрашенный комплекс с



**Рис. 1.** Содержание влаги (1) и интенсивность фотосинтеза талломов (2) *Fucus vesiculosus* в течение приливно-отливного цикла.

солями молибдена. Навеску водорослей 100 мг растирали на холоду с фосфатным буфером, затем центрифугировали при 8000 об./мин в течение 15 мин. К 0.1 мл надосадочной жидкости добавляли 2 мл перекиси водорода, смесь инкубировали в течение 10 мин при 18°C. Для остановки реакции в смесь добавляли 1 мл 4%-ного молибдата аммония. Измерения проводили на спектрофотометре при длине волны 410 нм.

Содержание свободного пролина в клетках водорослей определяли методом Бейтса с соавт. (Bates *et al.*, 1973) по реакции с нингидрином. Для анализа брали навеску массой 500 мг, гомогенизировали в 3%-ном водном растворе сульфосалициловой кислоты, центрифугировали при 8000 об./мин в течение 15 мин. В пробирки добавляли по 2 мл вытяжки, 2 мл кислого нингидрина и 2 мл ледяной уксусной кислоты. Смесь инкубировали на водяной бане в течение 1 ч, реакцию останавливали на льду. После охлаждения в пробирки добавляли по 4 мл толуола, интенсивно встряхивали в течение 15–20 с. Верхний окрашенный слой толуола отделяли от водной фазы и нагревали до 18°C, измерения проводили при длине волны 520 нм. Концентрацию пролина определяли по калибровочной кривой и рассчитывали по формуле Бейтса (Bates *et al.*, 1973). Измерения проводили на спектрофотометре JENWAY 6305 UV/VIS.

Все определения проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях. Для статистической обработки данных использовали программы Statistica 6.0 и MS Excel 2007. Достоверность результатов оценивали с помощью *t*-кри-

терия Стьюдента при  $P = 0.95$ . На графиках представлены значения средних и доверительный интервал.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

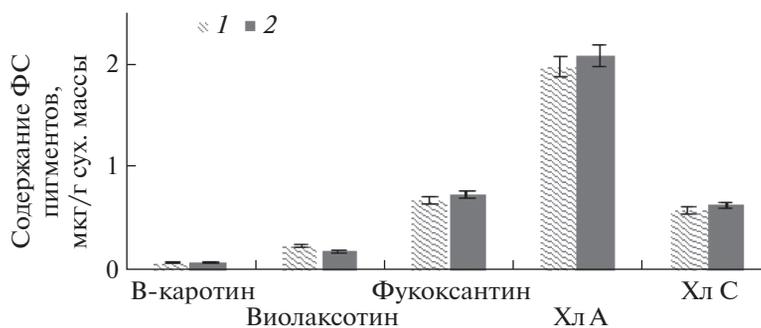
В период прилива, когда водоросли находились в погруженном состоянии, содержание влаги в талломах *F. vesiculosus* составляло ~80%. В период отлива в зависимости от продолжительности осушения, облачности, скорости ветра, температуры и влажности воздуха содержание влаги в талломах снижалось до 40%. При наступлении следующего прилива содержание влаги восстанавливалось до исходного в течение 30 мин независимо от степени осушения (рис. 1).

Во время приливно-отливного цикла (конец прилива—отлив—начало прилива) ИФ *F. vesiculosus* представляет собой трехвершинную кривую с двумя пиками в период отлива и одним пиком в начале прилива (рис. 1). В период приливно-отливного цикла достоверных изменений содержания фотосинтетических пигментов, соотношения хлорофиллов и каротиноидов, а также размеров светособирающего комплекса (ксантосомы), оцениваемого по соотношению Хл А и суммы Хл С + фукоксантин (Makarov, 2012), также не было выявлено (рис. 2, табл. 1).

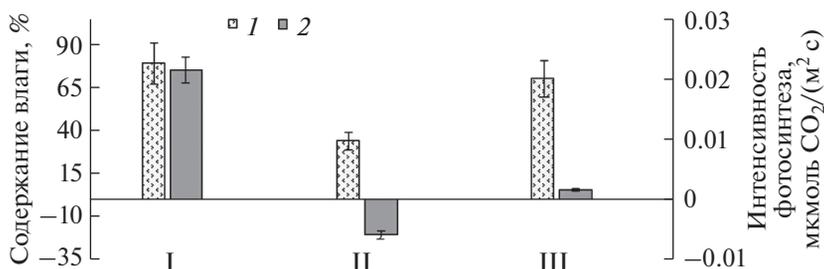
Для определения зависимости ИФ от содержания влаги в талломе были исследованы растения, находившиеся во время отлива как на поверхности, так и в толще слоя водорослей и, соответственно, имеющие разную степень высыхания. За

**Таблица 1.** Соотношение хлорофиллов и каротиноидов, а также относительных размеров ксантосом у *Fucus vesiculosus* в период прилива и отлива

Соотношение	Прилив	Отлив
Хл А/каротиноиды	1.92 ± 0.18	2.02 ± 0.19
Хл А/Хл С + фукоксантин	4.03 ± 0.35	3.98 ± 0.37



**Рис. 2.** Содержание фотосинтетических (ФС) пигментов в клетках водорослей *Fucus vesiculosus* в течение прилива (1) и отлива (2).



**Рис. 3.** Содержание влаги (1) и интенсивность фотосинтеза (2) *Fucus vesiculosus* в зависимости от расположения растений во время отлива. I – прилив, растения в воде; II – отлив 5 ч, растения на поверхности слоя водорослей; III – отлив 5 ч, растения в толще слоя водорослей.

время отлива у талломов, оказавшихся на поверхности слоя, содержание влаги снижалось до 40%, а у растений внутри слоя не изменялось: различия между растениями, находившимися внутри слоя и погруженными в воду, были незначительны. В этот период ИФ растений независимо от их степени осушения снижалась: у талломов с поверхности до отрицательных значений (дыхание превалировало), у талломов, находившихся в толще слоя водорослей, до низких, но положительных (рис. 3).

Сравнительный анализ углекислотных кривых показал сходные максимально возможные значения ИФ водорослей, длительное время находившихся как при отливе (осушенные), так и во время прилива (покрытые водой) (табл. 2). Однако значения данного показателя оказались значительно выше реальных, когда на отливе наблюдался отрицательный газообмен, а на приливе ИФ была в 3 раза ниже. Расчет соотношения световых и темновых реакций фотосинтеза ( $J_{\max}/V_{c\max}$ ) показал, что у растений, длительно находящихся на воздухе (во время отлива) и в воде (>5 ч при приливе), значения  $J_{\max}/V_{c\max}$  оказались приблизительно одинаковыми (2.4 и 2.5 соответственно). Отмеченное сходство значений ИФ обеспечивается одинаковым вкладом соотношения активности световых и темновых реакций фотосинтеза.

Резкое изменение условий окружающей среды в процессе отлива, влекущее за собой изменение содержания влаги и ИФ у *F. vesiculosus*, дает основание предполагать наличие окислительного стресса в клетках водорослей. Анализ содержания в тканях ТБК<sub>ап</sub>, свидетельствующих о наличии процессов ПОЛ, показал достоверное, почти 3-кратное увеличение этих соединений в первые 2 ч осушения. Однако уже через 3 ч их содержание снижалось до исходного, которое поддерживалось до наступления прилива (рис. 4).

Эти данные свидетельствуют о наличии окислительного стресса в первые часы отлива и нарушении мембранных структур. Вследствие работы антиоксидантной и репарационной систем после второго часа осушения наблюдается процесс восстановления. Снижению содержания активных форм кислорода (АФК) способствует фермент каталаза, активность которого отмечается в течение всего периода нахождения растений при отливе, а максимум – на 4-й час (рис. 5).

Определение активности каталазы в течение нескольких приливно-отливных циклов показало, что во всех случаях характер кривой оставался одинаковым. Некоторый сдвиг пика активности фермента в ту или другую сторону зависел от погодных условий (температуры, облачности, скорости ветра, влажности): в более жаркие дни пе-

**Таблица 2.** Параметры аппроксимации углекислотных кривых CO<sub>2</sub>-газообмена *Fucus vesiculosus*, рассчитанные с использованием модели Фаркьюхара

Параметр, мкмоль CO <sub>2</sub> /(м <sup>2</sup> с)	Условия*			
	1	2	3	4
Максимальная скорость поглощения CO <sub>2</sub>	2.2 ± 0.28	4.07 ± 0.11	4.67 ± 0.94	1.78 ± 0.46
Скорость темнового выделения CO <sub>2</sub>	0.23 ± 0.03	0.24 ± 0.04	0.49 ± 0.08	0.67 ± 0.16
Максимальная скорость карбоксилирования РБФ	0.81 ± 0.1	4.65 ± 0.35	3.57 ± 0.95	3.07 ± 0.74
Эффективность карбоксилирования, мкмоль CO <sub>2</sub> /(м <sup>2</sup> с Па)	0.022 ± 0.012	0.032 ± 0.016	0.050 ± 0.013	0.064 ± 0.013
Скорость электронного транспорта при световом насыщении	2.1 ± 0.4	13.1 ± 1.1	16.6 ± 1.5	7.73 ± 2.6
Скорость утилизации триозофосфатов	0.93 ± 0.12	1.19 ± 0.11	1.46 ± 0.14	0.80 ± 0.20
Углекислотный компенсационный пункт	177 ± 5	204 ± 4	114 ± 12	217 ± 14

Примечание. \* – 1 – без воды 5 ч; 2 – в воде 10 мин, глубина 10 см; 3 – в воде 30 мин, глубина 30–40 см; 4 – в воде 10 ч, глубина 40 см.

риоды снижения и повышения активности фермента наступали раньше.

Мониторинг содержания пролина в тканях *F. vesiculosus* в течение нескольких приливно-отливных циклов показал, что в первые часы отлива происходит уменьшение концентрации аминокислоты, после 3–4 ч осушения отмечается резкое ее увеличение, в дальнейшем концентрация снижается (рис. 6).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

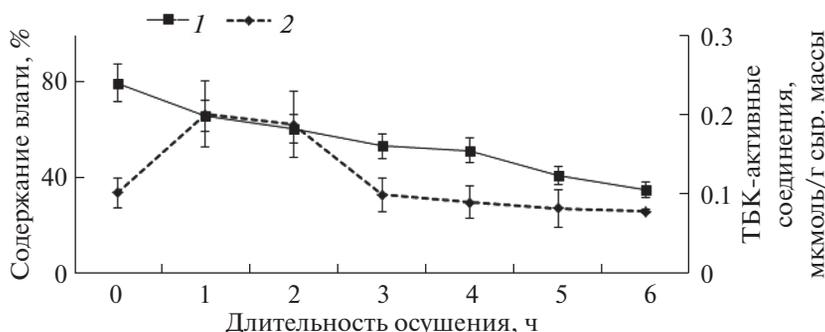
На побережье Баренцева моря в районе биологической станции ММБИ (губа Зеленецкая) в течение приливно-отливного цикла продолжительность осушения верхней литорали составляет – 8 ч, нижней – 2–3 ч. *F. vesiculosus* уникальный вид, который благодаря своим высоким адаптивным возможностям способен произрастать в верхней литорали и опускаться в сублитораль.

Анализ фотосинтетической активности вида показал, что в течение приливно-отливного цикла у водорослей выявляется трехвершинная кри-

вая с двумя максимумами в период отлива и одним в начале прилива. В конце отлива (6 ч осушения) ИФ снижалась до отрицательных значений газообмена. Значения ИФ в начале прилива оказались существенно выше, чем в конце. Отрицательные значения газообмена свидетельствуют о существенном ингибировании процессов фотосинтеза в период осушения.

В процессе приливно-отливного цикла изменения содержания и соотношения фотосинтетических пигментов, а также размеров светособирающего комплекса не наблюдались. Полученные данные свидетельствуют о том, что изменения ИФ происходят за счет изменения скорости световых реакций и связаны с функциональными, а не со структурными перестройками фотосинтетического аппарата.

Дальнейшие расчеты, основанные на полученных данных, показали, что скорость электронного транспорта, максимальная скорость и эффективность карбоксилирования и скорость темнового выделения CO<sub>2</sub> у *F. vesiculosus* во время прилива были в 3–4 раза выше таковых во время отлива.



**Рис. 4.** Содержание влаги (1) и ТБК<sub>ап</sub> в талломах (2) *Fucus vesiculosus* в процессе отлива.

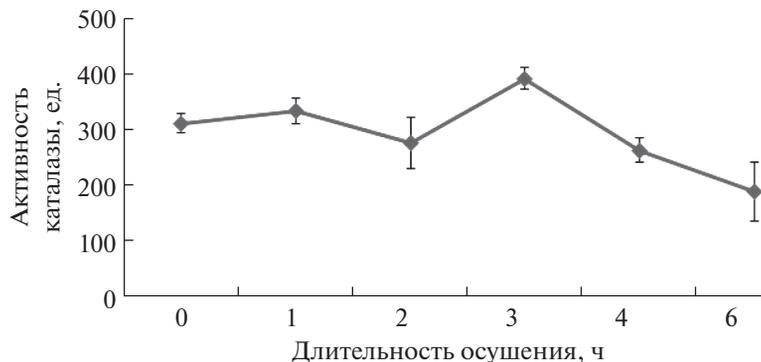


Рис. 5. Активность фермента каталазы в клетках *Fucus vesiculosus* в период отлива.

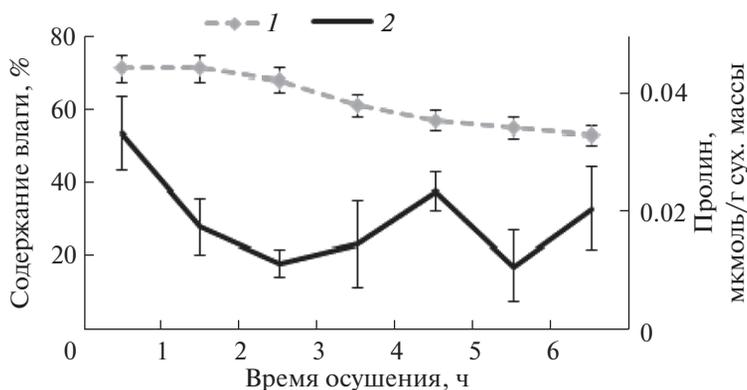


Рис. 6. Содержание влаги (1) и пролина (2) в талломах *Fucus vesiculosus* в период отлива.

Для таких показателей, как скорость утилизации триозофосфатов и углекислотный компенсационный пункт, в периоды прилива и отлива различий не отмечалось. Почти в 2 раза выше были значения ИФ при переходе в водную среду в начале прилива. Этот переход сопровождался быстрым увеличением максимальной скорости карбоксилирования и электронного транспорта, а через 30 мин активизировались и другие процессы (возрастали скорости утилизации триозофосфатов и темнового дыхания). Полученные данные свидетельствуют о том, что с переходом в водную среду подключаются другие механизмы карбоксилирования, которые не фиксируются используемым методом определения ИФ.

В работе использован метод, который учитывает поглощение только атмосферного углерода в форме  $\text{CO}_2$ , который карбоксилируется с участием рибулозобисфосфат карбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О). Однако в водной среде содержание  $\text{CO}_2$  мало и основной источник углерода для водорослей — бикарбонат, который переводится в доступную форму с помощью фермента карбоксилазы. Возможность переключения механизмов карбоксилирования и способность литоральных

водорослей в качестве источника неорганического углерода использовать для фотосинтеза  $\text{CO}_2$  воздуха вместо бикарбоната была обнаружена еще в середине XX в. пионером в области этих исследований Бидвеллом (Bidwell, 1958). В некоторых работах указывается на снижение фотосинтеза литоральных водорослей в период отлива (Bidwell, Craigie, 1963; Williams, Dethier, 2005), что может быть связано с исследованием именно длительного нахождения водорослей в воздушной среде. В нашей работе выявлено увеличение ИФ литоральных водорослей в первую фазу отлива, при краткосрочном осушении, что подтверждается результатами аналогичных исследований (Quadir *et al.*, 1979; Gao *et al.*, 1999). Увеличение достигается, в частности, способностью *F. vesiculosus* аккумулировать углерод в тканях, подобно растениям с метаболизмом, аналогичным таковому у толстянковых, осуществляя тем самым процессы фотосинтеза какое-то время без внешнего источника углерода (Kawamitsu, Boyer, 1999).

Можно предположить, что устойчивость данного вида к осушению определяется его способностью к использованию атмосферной  $\text{CO}_2$ . Однако в большинстве работ, касающихся адаптации

фукусов к осушению, анализировались изменения содержания влаги в талломах. Так, известно, что *F. vesiculosus* способен выдерживать длительное осушение и быстро восстанавливать потерянную влагу: растения способны терять до 91% воды (Kanwisher, 1957) и до 32 ч находиться в воздушной среде без потери жизнеспособности (Kawamitsu *et al.*, 2000; Андреев и др., 2012). Наши исследования показали, что во влажной среде *F. vesiculosus* может находиться ~1 мес. и быстро восстанавливать свою фотосинтетическую активность при попадании в воду. На беломорских фукоидах также отмечено, что литоральные виды медленнее теряют влагу, чем сублиторальные (Андреев и др., 2012).

Описано несколько механизмов, которые предотвращают обезвоживание водорослей во время отлива: выделение на поверхность таллома веществ полисахаридной природы, например фукоидана (Lobban *et al.*, 1985), накопление в клетках веществ, обладающих осмотическими свойствами, например гидриноподобных белков (Wiltens *et al.*, 1978; Quadir *et al.*, 1979; Li *et al.*, 1998), изменение концентраций ионов внутри клеток (Bisson, Kirst, 1995). Однако исследования, проведенные на различных видах водорослей, показали, что высота их произрастания на литорали не зависит от механизмов, регулирующих скорость потери влаги талломом (Dorgelo, 1976; Schonbeck, Norton, 1979; Ji, Tanaka, 2002). Это может означать, что все перечисленные механизмы обеспечивают прежде всего условия для поддержания углекислотного метаболизма в водной среде и при осушении.

У водорослей, длительное время находившихся в воздушной среде во время отлива, функциональные показатели фотосинтетической активности, рассчитанные по модели, были ниже, чем у талломов, находившихся в водной среде. В то же время при длительном нахождении водорослей под водой отмечались увеличение темнового дыхания, высокая скорость и эффективность процесса карбоксилирования, высокая активность транспорта электронов и даже повышение показателя углекислотного компенсационного пункта.

При переходе водорослей в водную среду в начале прилива ИФ увеличивалась почти в 2 раза и этот процесс сопровождался повышением скорости электронного транспорта в ЭТЦ хлоропластов, а значит, и скорости регенерации акцептора  $\text{CO}_2$  – рибулозобисфосфата. Скорость электронного транспорта в течение первых 30 мин увеличилась в 6–8 раз. Максимальная скорость карбоксилирования (активность РБФК/О) увеличивалась также почти в 6 раз, что оказалось сопоставимо с повышением скорости электронного транспорта. Однако значительное повышение скорости данных реакций не приводило к аналогичному повышению ИФ. Показатель  $J_{\max}/V_{c\max}$  в начальный период прилива у растений, находящихся в воде 30 мин,

увеличивался до 4.6, что свидетельствует о возможном лимитировании ИФ активностью РБФК/О. В результате в начале прилива активность РБФК/О хотя и повышается по сравнению с условиями отлива, но вследствие перехода на другой источник углерода (бикарбонат) не реализуется в соответствующем увеличении ИФ.

Результаты определения фотосинтетической активности световой и темновой фаз фотосинтеза у *F. vesiculosus* свидетельствовали об обратимых изменениях в работе фотосинтетического аппарата (ФА) в период отлива, что могло быть вызвано повышением освещенности и температуры и развивающимся окислительным стрессом.

Было показано увеличение ИФ у водорослей в первые часы отлива, когда растения начинали подвергаться воздействию высокой освещенности, которая увеличивалась в 5 раз и более, поскольку в прибрежной зоне Баренцева моря >80% фотосинтетически активной радиации (ФАР) задерживается верхним метровым слоем воды (Макаров и др., 2010). Однако ИФ различных видов литоральных водорослей в первые часы может значительно увеличиваться и снижаться и, как считают исследователи, маловероятно, что данный эффект может быть связан только с увеличением интенсивности освещения (Johnson *et al.*, 1974; Wiltens *et al.*, 1978; Quadir *et al.*, 1979; Oquist, Fork, 1982; Hanelt, 1998; Ganlin *et al.*, 2008).

Изменение ИФ может быть связано с увеличением скорости электронного транспорта и повышением содержания АФК, а также с последующей активизацией защитных реакций на уровне фотохимической стадии фотосинтеза (повышение тепловой диссипации, флуоресценции и т.д.) (Collén, Davison, 1999; Yoshinobu *et al.*, 2000; Колупаев, 2007; Хебер и др., 2007). Об увеличении АФК свидетельствуют полученные нами данные о накоплении продуктов ПОЛ в начальный период осушения. Последующее снижение ПОЛ связано с активизацией антиоксидантных систем, активное функционирование которых может обеспечивать и поддержание второго пика фотосинтетической активности. Повышение содержания каталазы и/или повышение активности данного фермента в период первого пика объясняется накоплением АФК, а дальнейшее снижение активности связано как с уменьшением их концентрации (Радюкина, 2015), так и с подключением других систем антиоксидантной защиты. Мы также предполагаем, что в поддержании физиологической активности и в защите от окислительного стресса может участвовать и свободная аминокислота пролин. Анализ особенностей накопления пролина показал значительное увеличение концентрации через 3–4 ч осушения, что соответствует середине отлива. Ранее было отмечено, что пролин в клетках растений выполняет много функ-

ций, в том числе может выступать как сигнальная молекула для активизации систем организма, ответственных за восстановление растений после стресса (Bates *et al.*, 1973; Szabados, Savouré, 2010). В некоторых работах была определена его роль как антиоксиданта, способного снижать концентрацию АФК и активировать альтернативные пути их детоксикации (Matysik *et al.*, 2002). Вполне возможно, что он участвует в обезвреживании АФК, которые образуются в результате фотосинтетической деятельности в клетках фукоидов в начальный период осушения, а также участвует в активизации синтеза каталазы.

Снижение ИФ у *F. vesiculosus* до отрицательных значений при длительном нахождении талломов в воздушной среде может свидетельствовать либо об ограниченных возможностях фиксации CO<sub>2</sub> атмосферы, либо об ограниченном потенциале антиоксидантных систем, которые обеспечивают активность фотосинтетического аппарата. Первое предположение поддерживается полученными нами данными о возможности быстрого восстановления ФА водорослей после начала прилива и о сохранении его активности при длительном обезвоживании растений, а также ранее опубликованными данными (Bidwell, Craigie, 1963; Quadir *et al.*, 1979; Williams, Dethier, 2005; Schagerl, Moostl, 2011).

Один из механизмов устойчивости *F. vesiculosus* к осушению – его гидролабильность, т.е. способность к потере значительного количества влаги в период отлива и быстрое его восстановление при наступлении прилива. Кроме того, приспособление к условиям местообитания, по-видимому, связано с активизацией защитных антиоксидантных систем и механизмов карбоксилирования. Их эффективность и продолжительность работы, по-видимому, соотносятся со средней продолжительностью периода осушения во время отлива в локальных условиях произрастания вида (Flores-Molina *et al.*, 2014). При этом 3–4 ч осушения (именно такая продолжительность нахождения водорослей данного вида в воздушной среде наблюдалась во время квадратурных приливно-отливных циклов) – переходный период, когда происходила перестройка функциональных систем (переход на замедление фотосинтетических процессов и активизация защитных механизмов). По-видимому, в формировании защитных механизмов принимает участие и аминокислота пролин.

Длительное периодическое нахождение литоральных водорослей в воздушной среде во время отлива имеет и положительную сторону. Многие морские организмы, как животные, так и растения, не способны выдерживать столь продолжительное осушение. И хотя условия обитания для фукусовых водорослей там далеко не оптимальные, произрастание в литоральной зоне дает им дополнительное конкурентное преимущество, защищая от эпифитов и растительноядных животных.

Проведенное исследование показало, что адаптация макроводорослей, обитающих в литоральной зоне, к условиям периодического осушения связана со свойством гидролабильности, с активизацией защитных антиоксидантных систем, включения факультативных механизмов карбоксилирования. Длительность эффективной работы всех защитных механизмов, по-видимому, соотносится со средней продолжительностью периода осушения во время отлива в горизонте произрастания вида и обуславливает его дополнительное конкурентное преимущество.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.П., Маслов Ю.И., Сороколетова Е.Ф. Функциональные особенности фотосинтетического аппарата трех видов *Fucus* в условиях Белого моря. Влияние обезвоживания // Физиология растений. 2012. Т. 59. № 2. С. 244–250.
- Камнев А.Н. Структура и функции бурых водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1989. 200 с.
- Колупаев Ю.Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции // Вісн. Харківськ. нац. аграрн. унів. Сер. Біол. 2007. Вип. 3 (12). С. 6–26.
- Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. Метод определения активности каталазы // Лаб. дело. 1988. № 1. С. 16–19.
- Кузнецов В.В., Радюкина Н.Л., Шевякова Н.И. Полиамины при стрессе: биологическая роль, метаболизм и регуляция // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 5. С. 658–683.
- Ли Б.Д. Экологические аспекты фотосинтеза морских растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 38–54.
- Малавенда С.В. Особенности макрофитобентоса Гренфьорда архипелага Шпицберген // Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа: Матер. Междунар. науч. конф. / Под общ. ред. Матишева Г.Г., Тарасова Г.А. М.: ГЕОС, 2014. С. 190–196.
- Макаров М.В., Рыжик И.В., Воскобойников Г.М., Матишов Г.Г. Влияние глубины произрастания на морфофизиологические показатели *Fucus vesiculosus* L. Баренцева моря // Докл. РАН. 2010. Т. 430. № 3. С. 427–429.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. 1986. Т. 33. № 3. С. 615–619.
- Олениченко Н.А., Городкова Е.С., Загоскина Н.В. Влияние экзогенных фенольных соединений на перекисное окисление липидов у растений пшеницы // С.-х. биология. 2008. № 3. С. 58–61.
- Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследований / Под ред. Сапожникова Д.И. М.: Л.: Наука, 1964. 120 с.
- Радюкина Н.Л. Функционирование антиоксидантной системы дикорастущих видов растений при кратковременном действии стрессоров: Атореф. дис.

- докт. биол. наук. М.: Ин-т физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, 2015. 48 с.
- Хебер У., Ланге О.Л., Шувалов В.А. Запасание и диссипация энергии света растениями как комплементарные процессы, участвующие в поддержании жизни растений // Проблемы регуляции в биологических системах / Под общ. ред. Рубина А.Б. Москва; Ижевск: НИЦ "Регулярная и хаотическая динамика", 2007. 480 с.
- Bates L.S., Waldren S.P., Teare I.D. Rapid determination of proline for water-stressed studies // *Plant Soil*. 1973. V. 39. P. 205–207.
- Bidwell R.G.S. Photosynthesis and metabolism of marine algae. II. A survey of rates and products of photosynthesis in  $C^{14}O_2$  // *Can. J. Bot.* 1958. V. 36. P. 337–349.
- Bidwell R.G.S., Craigie J.S. A note on the greatly reduced ability of *Fucus vesiculosus* to absorb or evolve  $CO_2$  when not submerged // *Can. J. Bot.* 1963. V. 41. № 2. P. 179–182.
- Bisson M.A., Kirst G.O. Osmotic acclimation and turgor pressure regulation in algae // *Naturwissenschaften*. 1995. V. 82. P. 461–471.
- Caemmerer S., Farquhar G.D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange rates of leaves // *Planta*. 1982. V. 153. P. 376–387.
- Collén J., Davison I.R. Stress tolerance and reactive oxygen metabolism in the intertidal red seaweeds *Mastocarpus stellatus* and *Chondrus crispus* // *Plant, Cell & Environ.* 1999. V. 22. P. 1143–1151.
- Davison I.R., Pearson G.A. Stress tolerance in intertidal seaweeds // *J. Phycol.* 1996. V. 32. P. 197–211.
- Dorgelo J. Intertidal fucoid zonation and desiccation // *Hydrobiol.* 1976. V. 10. № 2. P. 115–122.
- Dring M.J., Brown F.A. Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: a renewed search for physiological causes of zonation // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1982. V. 8. P. 301–308.
- Esterbauer H., Cheesman U. Determination of aldehydic lipid peroxidation products: malonaldehyde and 4-hydroxymalonaldehyde // *Meth. Enzymol.* San Diego. 1990. V. 186. P. 302–310.
- Farquhar G.D., Caemmerer S., Berry J.A. A biochemical model of photosynthetic  $CO_2$  assimilation in leaves of C3 plants // *Planta*. 1980. V. 149. № 1. P. 78–90.
- Flores-Molina M.R., Thomas D., Lovazzano C., Nunez A., Zapata J., Kumar M., J.A. Correa, Contreras-Porcia A.C. Desiccation stress in intertidal seaweeds: Effects on morphology, antioxidant responses and photosynthetic performance // *Aquat. Bot.* 2014. V. 113. P. 90–99.
- Guo G., Dong S. Effects of desiccation on the growth and photosynthetic rate of four intertidal macroalgae from different vertical locations // *Transact. Oceanol. Limnol.* 2008. V. 4. P. 78–84.
- Gao K., Ji Y., Aruga Y. Relationship of  $CO_2$  concentrations to photosynthesis of intertidal macroalgae during emersion // Sixteenth Inter. Seaweed Sympos. Springer Netherlands, 1999. P. 355–359.
- Gylle A.M., Nygard C.A., Ekelund N.G.A. Desiccation and salinity effects on marine and brackish *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) // *Phycologia*. 2009. V. 48. № 3. P. 156–164.
- Gylle A.M., Rantamaki S., Ekelund N.G.A., Tyystjarvi E. Fluorescence emission spectra of marine and brackish-water ecotypes of *Fucus vesiculosus* and *Fucus radicans* (Phaeophyceae) reveal differences in light-harvesting apparatus // *J. Phycol.* 2011. V. 47. P. 98–105.
- Hanelt D. Capability of dynamic photoinhibition in Arctic macroalgae is related to their depth distribution // *Mar. Biol.* 1998. V. 131. P. 361–369.
- Harley P.C., Sharkey T.D. An improved model of C3 photosynthesis at high  $CO_2$ : Reversed  $O_2$  sensitivity explained by lack of glycerate re-entry into the chloroplast // *Photosynth. Res.* 1991. V. 27. P. 169–178.
- Ji Y., Tanaka J. Effect of desiccation on the photosynthesis of seaweeds from the intertidal zone in Honshu // *Jap. Phycol. Res.* 2002. V. 50. P. 145–153.
- Johnson W.S., Gigon A., Gulmon S.L., Mooney H.A. Comparative photosynthetic capacities of intertidal algae under exposed and submerged conditions // *Ecol. Soc. Am.* 1974. V. 55. № 2. P. 450–453.
- Kanwisher J. Freezing and drying in intertidal algae // *Biol. Bull.* 1957. V. 113. № 2. P. 275–285.
- Kawamitsu Y., Boyer J.S. Photosynthesis and carbon storage between tides in a brown alga, *Fucus vesiculosus* // *Mar. Biol.* 1999. V. 133. № 2. P. 361–369.
- Kawamitsu Y., Driscoll T., Boye J.S. Photosynthesis during desiccation in an intertidal alga and a land plant // *Plant Cell Physiol.* 2000. V. 41. № 3. P. 344–353.
- Li R., Brawley S.H., Close T.J. Proteins immunologically related to dehydrins in fucoid algae // *J. Phycol.* 1998. V. 34. P. 642–650.
- Lobban C.S., Harrison P.J., Duncan M.J. The physiological ecology of seaweeds. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1985. 242 p.
- Makarov M.V. Adaptation of the light-harvesting complex of the Barents Sea brown seaweed *Fucus vesiculosus* L. to light conditions // *Dokl. Biol. Sci.* 2012. V. 442. № 1. P. 58–61.
- Matysik J., Alia Bhalu B., Mohanty P. Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants // *Curr. Sci.* 2002. V. 82. № 5. P. 525–532.
- Oquist G., Fork D.C. Effects of desiccation on the excitation energy distribution from phycoerythrin to the two photosystems in the red alga *Porphyra perforate* // *Physiol. Plant.* 1982. V. 56. P. 56–62.
- Parsons R., Ogston S. Photosyn Assistant Ver 1.1.2. Dundee: Dundee Scientific, 1999.
- Quadir P., Harrison J., DeWreede R.E. The effects of emergence and submergence on the photosynthesis and respiration of marine macrophytes // *Phycologia*. 1979. V. 18. № 1. P. 83–88.
- Russell G., Ruuskanen A., Kiirikki M. Sunlight, shade and tidal night: photoadaptation in *Fucus vesiculosus* L. // *Sarsia*. 1998. V. 83. P. 381–386.
- Schagerl M., Moostl M. Drought stress, rain and recovery of the intertidal seaweed *Fucus spiralis* // *Mar. Biol.* 2011. V. 158. P. 2471–2479. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1748-x>
- Schonbeck M.W., Norton T.A. An investigation of drought avoidance in intertidal fucoid seaweeds // *Bot. Mar.* 1979. V. 22. P. 133–144.

- Szabados L., Savouré A.* Proline: a multifunctional amino acid // Trends Plant Sci. 2010. V. 15. № 2. P. 89–97.
- Thomas D.* Seaweeds. Life Series. London: Nat. History Museum, 2002. 253 p.
- Williams S.N., Dethier M.N.* High and dry: variation in net photosynthesis of the intertidal seaweed *Fucus gardneri* // Ecology. 2005. V. 86. P. 2373–2379.
- Wiltens J., Schreiber U., Vidaver W.* Chlorophyll fluorescence induction: an indicator of photosynthetic activity in marine algae undergoing desiccation // Can. J. Bot. 1978. V. 56. P. 2787–2794.
- Yoshinobu K., Driscoll T., Boyer J.S.* Photosynthesis during desiccation in an intertidal alga and a land plant // Plant Cell Physiol. 2000. V. 41. № 3. P. 344–353.
- Zaneveld J.S.* The littoral zonation of some Fucaceae in relation to desiccation // J. Ecol. 1937. V. 25. № 2. P. 431–468.

## Photosynthetic Capacity of the Barents Sea *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Phaeophyta: Fucales) During the Tidal Cycle

I. V. Ryzhik<sup>1, 2, #</sup>, A. A. Kosobryukhov<sup>3</sup>, E. F. Markovskaya<sup>4</sup>, and M. V. Makarov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, ul. Vladimirskaia 17, Murmansk, 183010 Russia

<sup>2</sup>Murmansk Arctic State University, ul. Kapitana Egorova 15, Murmansk, 183038 Russia

<sup>3</sup>Institute of Fundamental Problems of Biology of the Russian Academy of Sciences, ul. Institutskaya 2, Pushchino, Moscow region, 142290 Russia

<sup>4</sup>Petrozavodsk State University, prosp. Lenina 33, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910 Russia

<sup>#</sup>e-mail: alaria@yandex.ru

It was determined that while *Fucus vesiculosus* L. presence on the air during the tidal cycle it loses moisture (up to 30% of the dry weight), its photosynthetic apparatus has no structural transformation but sinusoidal changes of photosynthetic activity: there are three peaks of increasing at the beginning and middle of low tide and the beginning of high tide. By the carbon dioxide curves of CO<sub>2</sub>-gas exchange analysis, it was defined that photosynthetic capacity of *F. vesiculosus* on the air is limited by the activity of reactions of light and dark phases of photosynthesis. Increased content of lipid peroxidation products, amino acid proline and catalase activity indicates the presence of reversible oxidative stress in the cells of algae.

**ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СУКЦИНАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ И МАЛАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ В ЛИСТЯХ ШПИНАТА *Chenopodium foliosum* L. И АМАРАНТА *Amaranthus caudatus* L. ПРИ СОЛЕВОМ СТРЕССЕ**

© 2021 г. А. Т. Епринцев\*,<sup>@</sup>, Д. Н. Федорин\*, О. С. Федорина\*

\*Воронежский государственный университет, Университетская пл., 1, г. Воронеж, 394018 Россия

<sup>@</sup>E-mail: bc366@bio.vsu.ru

Поступила в редакцию 08.04.2019 г.

После доработки 22.06.2019 г.

Принята к публикации 22.06.2019 г.

Показано, что воздействие хлорида натрия вызывает изменение активности и изоферментного состава митохондриальной малатдегидрогеназы (МДГ), что проявляется в индукции дополнительной изоформы в листьях амаранта (C<sub>4</sub>-тип). Отмечено, что в растениях шпината (C<sub>3</sub>-тип) засоление не вызывает значительных изменений активности исследуемых ферментов и изоферментного состава, активность сукцинатдегидрогеназы (СДГ) в листьях амаранта при засолении увеличивается в несколько раз, изоферментный состав СДГ в листьях растений остается без изменений. Обнаружено, что уровни транскриптов генов четко коррелируют с изменением активности МДГ и СДГ в листьях амаранта и шпината, а солевой стресс усиливает экспрессию генов *mdh-mtx* (митохондриальной формы) и *mdh-cyt* (цитоплазматической) в листьях амаранта на протяжении всего эксперимента. Для гена *sdha* установлено снижение содержания транскриптов, что четко коррелирует с уменьшением активности СДГ.

DOI: 10.31857/S000233292006003X

Исследования биохимических аспектов адаптивной реакции клеточного метаболизма у растений в условиях солевого стресса проводятся, как правило, на энзиматическом уровне (Hasegawa *et al.*, 2000; Bajji *et al.*, 2002). Известно, что универсальная особенность адаптации растительного метаболизма к солевому стрессу – недопуск Na<sup>+</sup> в особо чувствительные к засолению ткани, такие как апикальные меристемы, листовые пластинки и генеративные органы. Кроме того, поддержка значений градиентов водного потенциала в системе целого растения должна обеспечивать непрерывный ток воды в восходящем направлении даже в отсутствие транспирации (Балнокин и др., 2005).

Для регулирования осмотического баланса, складывающегося между цитоплазмой и вакуолью, необходимы дополнительный биосинтез осмолитов и накопление ионов калия. Для этого требуются повышение уровня энергетических эквивалентов и перестройка углеводного и азотного обмена (Igamberdiev, Eprintsev, 2016). Считается, что наибольший адаптационный потенциал имеет C<sub>4</sub>-тип растений, обладающих более сложной морфофизиологической структурой (Kranz – анатомия листа). Особый интерес представляют метаболические пути, с помощью которых осуществляется интеграция мезофилла и обкладки в

стрессовых условиях. Типичный представитель этих растений – амарант (аспартатный тип C<sub>4</sub>-метаболизма) – характеризуется высокой продуктивностью и повышенным уровнем засухо- и солеустойчивости. В то же время растения, относящиеся к C<sub>3</sub>-группе (шпинат), солечувствительны и не выдерживают последствий солевого стресса (Chow *et al.*, 1991; Shannon, Grieve, 1999).

Известно, что адаптивную реакцию осуществляют ферментные системы цикла Кребса и других метаболических путей. Ранее нами была показана для кукурузы (C<sub>4</sub>-растение) адаптивная реакция на уровне малатдегидрогеназной (МДГ) системы, обусловленная изменением активности и изоферментного состава (Епринцев, Федорина, 2007). В связи с этим большой интерес вызывает сравнительный анализ изменения активности ферментов цикла Кребса у C<sub>4</sub>- и C<sub>3</sub>-растений. Следует отметить, что биохимический механизм регуляции ферментативной активности у растений в стрессовых условиях недостаточно изучен, причем особенно это касается представлений о молекулярных аспектах адаптивной реакции. В перспективе в нашей лаборатории будут проведены исследования экспрессионной регуляции и выявление тонких молекулярных способов управления работой генов при солевом стрессе. Важнейший момент –

исследование регуляции транскрипции и трансляции ферментных систем с помощью геноспецифических промоторов, транскрипционных факторов и трансдукторов белковой природы (Schulze *et al.*, 2002; Zeng *et al.*, 2015).

Цель работы — изучение изменения активности ключевых ферментов цикла трикарбоновых кислот (ЦТК) малатдегидрогеназы (МДГ, КФ 1.1.1.37) и сукцинатдегидрогеназы (СДГ, КФ 1.3.99.1), их изоферментного состава и экспрессии кодирующих их генов в листьях шпината и амаранта, характеризующихся различной устойчивостью к засолению.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили 14-суточные проростки амаранта *Amaranthus caudatus* L. сорта “Рыжик” и шпината земляничного *Chenopodium foliosum* L. Растения были выращены гидропонным способом в воде при 16-часовом световом дне с интенсивностью света 25 Вт/м<sup>2</sup> при 25°C. Солевой стресс моделировали инкубацией проростков в растворе 150 мМ NaCl. В качестве контроля использовали образцы, экспонированные в воде. Первую пробу брали до начала инкубации, а затем после 1, 3 и 6 ч экспозиции.

Содержание пролина в разделенных тканях амаранта определяли методом Бейтса (Bates *et al.*, 1973). Экстракцию пролина из растительного материала (5 г) осуществляли толуолом. Количественное определение осуществляли спектрофотометрически при длине волны 520 нм, поглощаемой комплексом, образующимся при реакции пролина с нингидрином.

Разделение клеток мезофилла и обкладки амаранта проводили на холоду, механически (Faripeau, 1975). Листья амаранта (5 г) растирали в среде выделения: 0.1 М Tris-HCl-буфер, pH 8.0; 10 мМ MgCl<sub>2</sub> · 6H<sub>2</sub>O; 4 мМ ЭДТА; 4 мМ дитиотреитола (ДТТ). Гомогенат фильтровали через 4 слоя марли. Фильтрат центрифугировали 5 мин при 3000 g. Полученный супернатант представлял собой мезофилл. Чтобы выделить обкладку, разрушенные ткани растирали со стеклом в той же среде. Гомогенат центрифугировали 10 мин при 5000 g. Надосадок представлял собой разрушенные клетки обкладки. Чистоту разделенных тканей определяли по активности маркерных ферментов — фосфоенолпируваткарбоксилазы и НАДФ-зависимой глицероальдегидфосфатдегидрогеназы. В данной работе из листьев амаранта удалось получить мезофильную и обкладочную фракции со степенью перекрестного загрязнения не более 7.8 и 16.1% соответственно (Юзбеков, 1990). Для разрушения листьев шпината (3 г) применяли такую же среду выделения, как и для амаранта, и после центрифугирования (3000 g) получали клеточный экстракт.

Активность МДГ определяли спектрофотометрически на СФ-2000 при длине волны 340 нм (поглощение восстановленного НАДН) в среде спектрофотометрирования следующего состава: 100 мМ трис-HCl, pH 8.0; 1 мМ оксалоацетат, 0.2 мМ НАДН, 10 мМ MgCl<sub>2</sub> и 400 мкг белка (Епринцев, Федорина, 2007).

Активность СДГ определяли на спектрофотометре при длине волны 600 нм. Среда фотометрирования представляла собой 30 мМ фосфатный буфер (pH 7.8), содержащий 1 мМ феназинметасульфата (ФМС), 0.08 мМ дихлорфенолиндофенола, 2 мМ азида натрия, 20 мМ сукцината натрия и 400 мкг белка (Попов и др., 2007). За единицу ферментативной активности принимали такое количество фермента, которое катализировало превращение 1 мкМ субстрата за 1 мин при 25°C и оптимальных значениях pH.

Для выделения митохондрий из листьев исследуемых растений проводили гомогенизацию 5 г растительного материала в фарфоровой ступке в соотношении 1 : 10 в растворе (100 мМ трис-HCl-буфер, pH 7.6, содержащий 0.3 М сахарозы, 1 мМ ЭДТА, 5 мМ ДТТ). Затем гомогенат отфильтровывали через 4 слоя марли. После центрифугирования при 1300 g в течение 5 мин осадок отбрасывали, а супернатант центрифугировали снова при 14000 g в течение 20 мин. Осадок, содержащий митохондрии, разрушали осмотическим шоком в 1 мл 100 мМ трис-HCl-буфера, pH 7.6, содержащего 5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 1 мМ ЭДТА и 5 мМ ДТТ (15 мин). Надосадочная жидкость представляла цитозольную фракцию. В полученных экстрактах измеряли активность ферментов и их изоферментный состав, который исследовали с помощью электрофореза в полиакриламидном геле методом Девиса (Davis, 1994). Концентрация верхнего геля составляла 2%, а разделяющего — 8%. Специфическое проявление гелей осуществляли тетразолиевым методом в среде следующего состава: 0.05 М трис-HCl-буфер, pH 8.0, 0.05 М малат, 0.02 М НАД<sup>+</sup>, 0.01 М ФМС и 0.01 М нитросинего тетразолия (Fieldes, 1992).

Суммарную клеточную РНК из листьев исследуемых растений выделяли методом фенолхлороформной экстракции с использованием в качестве осадителя LiCl (Chomczynski, Sacchi, 1987). Нуклеиновые кислоты разделяли в 1%-ном геле агарозы (Helicon, Россия). Обратную транскрипцию РНК осуществляли с использованием обратной транскриптазы M-MuLV RT (Fermentas, Литва) для синтеза первой цепи кДНК согласно рекомендациям производителя.

Праймеры подбирали на основе сравнения нуклеотидных последовательностей искоемых генов с помощью программы Primer3. Праймеры к гену *mdh-mtx*: прямой — 5'-ggatgaccgwgayggatctc-3', обратный — 5'-traanauctcwgwgcaaty-3'. Праймеры к гену *mdh-cyt*: прямой — 5'-ttatgcttggtgcagaccag-3',

обратный – 5'-gtgcattataataggggtgg-3'. Праймеры к гену *sdha*: прямой – 5'-сааасgggtcacttссааct-3', обратный – 5'-ссааааctgtccсacgtctt-3'.

Для выяснения изменения уровня экспрессии генов проводили ПЦР в реальном времени на приборе Bio-Rad DNA Engine Thermal Cycler Chromo 4 (Bio-Rad, США) с использованием в качестве красителя SYBR Green I. Количество матрицы контролировали с помощью параллельной амплификации фактора элонгации *ef-1 $\alpha$*  с геноспецифичными праймерами (Nicot *et al.*, 2005). Определение относительного уровня экспрессии исследуемых генов проводили с применением 2<sup>- $\Delta\Delta$ Ct</sup>-метода (Livak, Schmittgen, 2001) с использованием программного обеспечения Opticon Monitor™ Software (Bio-Rad).

Опыты проводили в трехкратной повторности, аналитические определения для каждой пробы осуществляли в трех повторностях. На рисунках приводятся данные типичных опытов, причем каждое значение – среднее трех измерений. Для установления достоверности результатов определений применяли метод вариационной статистики. Полученные данные обрабатывали с использованием статистических критериев (Лакин, 1990). Обсуждаются статистически достоверные различия при  $p < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведенные с растениями амаранта и шпината исследования показали, что в тканях листьев (мезофилл и обкладка) исследуемых объектов в условиях солевого стресса наблюдается повышение содержания пролина. Концентрация данной аминокислоты была на 40–43% выше в условиях опыта по сравнению с контрольными значениями в клетках мезофилла в течение первых 3 ч. После 6-часовой экспозиции наблюдали увеличение содержания пролина на 13% выше контрольного во всех исследуемых тканях (данные не представлены). Аналогичные результаты были получены для листьев шпината, при этом содержание пролина в опытном варианте повышалось до 26% в течение 3-часовой экспозиции. Ранее аналогичные результаты были получены для кукурузы, экспонируемой в солевом растворе (Chow *et al.*, 1991; Popov *et al.*, 2003).

Влияние солевого стресса на функционирование НАД-зависимой МДГ из тканей представителей С<sub>3</sub>- и С<sub>4</sub>-растений – шпината *C. foliosum* L. и амаранта *A. caudatus* L. – характеризовалось изменением активности данного фермента в листьях изучаемых растений (рис. 1). Показано, что под действием хлорида натрия как в мезофилле, так и в обкладке амаранта происходила значительная активация НАД-зависимой МДГ после 6 ч экспозиции (рис. 1а и б). В клетках мезофилла активность НАД-МДГ выросла в 9.3, а в обкладке – в

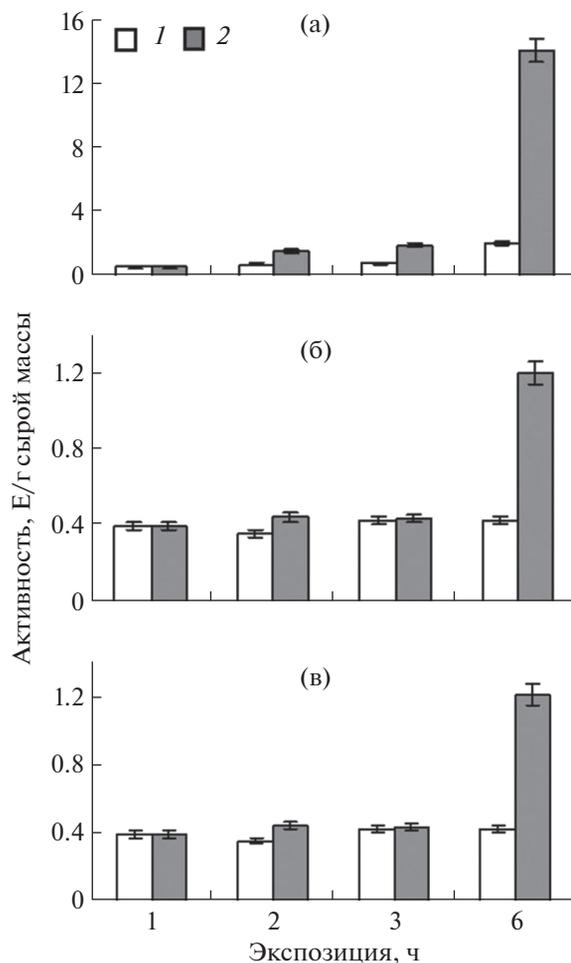
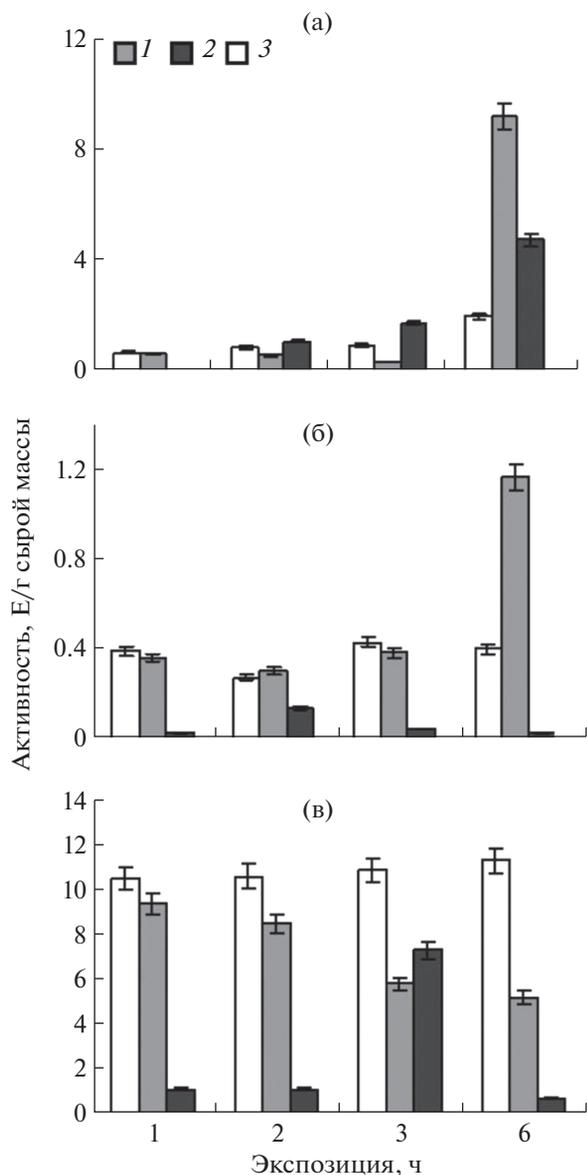


Рис. 1. Динамика активности НАД<sup>+</sup>-МДГ в клетках мезофилла (а) и обкладки амаранта (б) и листьях шпината (в) в норме (1) и при засолении (2).

2.8 раза по сравнению с контрольными значениями. В листьях шпината подобную активацию фермента не наблюдали, напротив, после 6 ч действия засоления активность НАД-МДГ уменьшилась почти в 2 раза (рис. 1в).

Исследование динамики активности митохондриальной и цитозольной форм МДГ в листьях амаранта показало, что в первые 3 ч уменьшалась активность митохондриальной формы исследуемого фермента и немного увеличивалась активность цитозольной формы (рис. 2а). К шестому часу эксперимента митохондриальная форма МДГ активировалась более чем в 4.5 раза в клетках мезофилла амаранта и в 3 раза в клетках обкладки. Цитоплазматическая форма МДГ активировалась в листьях амаранта в клетках мезофилла, а в клетках обкладки оставалась на начальном уровне.

В листьях шпината динамика активности разных клеточных изоформ МДГ свидетельствовала о снижении данного показателя для митохондриальной МДГ на протяжении всего эксперимента.



**Рис. 2.** Динамика активности митохондриальной (1) и цитоплазматической (2) форм НАД<sup>+</sup>-МДГ в клетках мезофилла (а) и обкладки (б) амаранта и листьях шпината (в) в норме и при засолении. 3 – контрольные растения, экспонированные в воде.

При этом для цитозольной формы характерно 4-кратное увеличение активности при 3-часовой экспозиции растений в солевом растворе, что соотносится с увеличением общей активности МДГ в листьях шпината (рис. 2в). Видимо, увеличение общей активности МДГ в листьях шпината на 3 ч солевого стресса связано с активацией цитозольной формы МДГ.

Были исследованы изоферментные спектры НАД-МДГ в зеленых листьях шпината и дифференцированных тканях амаранта. В листьях шпината удалось обнаружить присутствие трех изо-

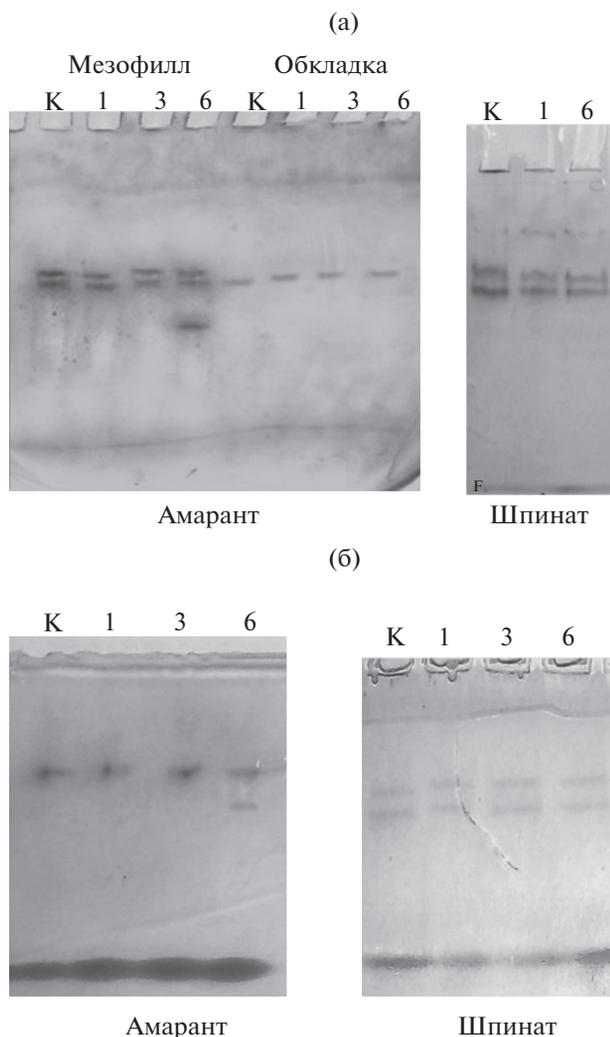
форм этого фермента как в норме, так и при стрессе (рис. 3а). В тканях амаранта в контроле присутствовали две изоформы фермента, одна из которых ( $R_f = 0.6$ ) была обнаружена как в мезофилле, так и в обкладке, а вторая ( $R_f = 0.55$ ) оказалась специфична для клеток мезофилла. Солевой стресс индуцировал появление еще одной дополнительной молекулярной формы НАД-МДГ с  $R_f = 0.66$  в клетках мезофилла, тогда как в обкладке стресс-индуцированных изменений изоферментного спектра у амаранта не было обнаружено. Установлено, что индуцибельная форма НАД-МДГ имеет митохондриальную локализацию (рис. 3б).

Ранее было показано, что засоление вызывало изменение функционирования ферментов МДГ-системы в дифференцированных тканях листьев кукурузы, при этом наблюдался аналогичный характер динамики трансформации активности МДГ не только в клетках мезофилла, но и в обкладке кукурузы (Епринцев, Федорина, 2007).

Для амаранта показано стрессиндуцированное увеличение активности маркерного фермента ЦТК – сукцинатдегидрогеназы как в мезофилле, так и в обкладке амаранта (рис. 4а и б), причем в клетках мезофилла активация фермента в первые 3 ч была менее выражена по сравнению с таковой в обкладке. В обеих тканях активность достигала максимальных значений к 6-му часу экспозиции. Активность СДГ при засолении в тканях шпината заметно снижалась по сравнению с контролем (рис. 4в).

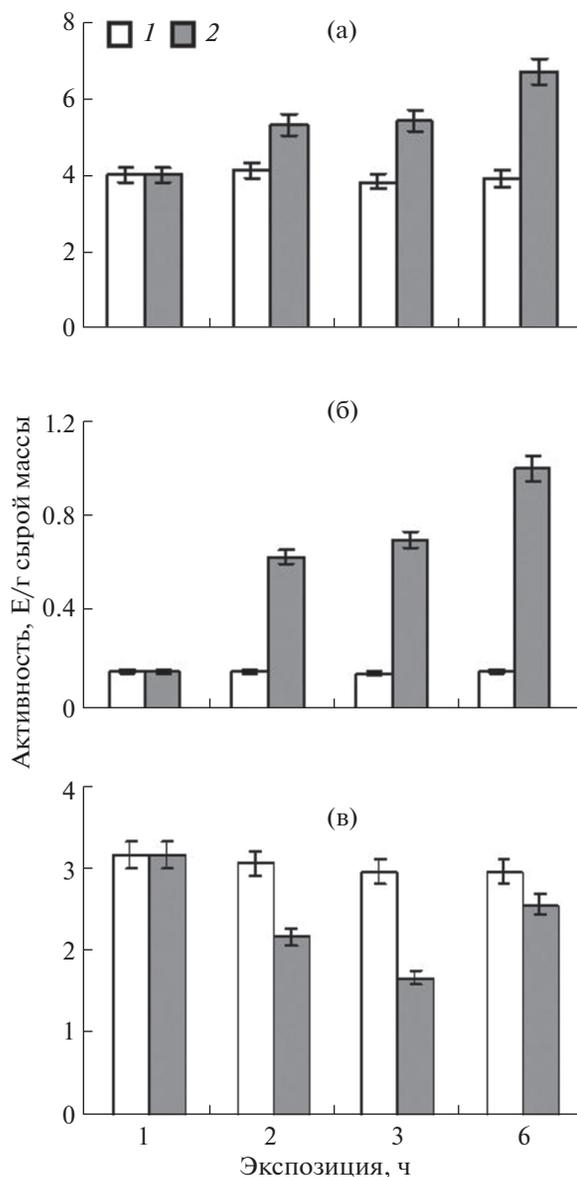
Анализ изоферментного состава СДГ в клетках мезофилла и обкладки амаранта, а также в клетках листьев шпината показал, что в норме и в условиях солевого стресса не наблюдалось изменение числа изоферментов СДГ (рис. 5). Во всех исследуемых образцах как у амаранта, так и у шпината были обнаружены две формы СДГ. В тканях амаранта в отличие от тканей шпината под действием соли происходила активация двух важнейших ферментов – МДГ и СДГ, причем в мезофилле амаранта была обнаружена индуцибельная форма МДГ, тогда как изоферментный состав МДГ в обкладке, как и в клетках шпината, не изменялся при засолении.

Для изучения экспрессионной регуляции солевых зависимой индукции активности изоферментов МДГ и СДГ была выделена суммарная клеточная РНК из амаранта и шпината. Праймеры для изучения экспрессии генов МДГ и СДГ были разработаны на основе нуклеотидных последовательностей из GeneBank. Для этого проводили выравнивание последовательностей с помощью программы AliBee – Multiple alignment Release 2.0 – в целях выявления наиболее консервативных участков. Специфичность разработанных праймеров проверяли путем сравнения их сходства с известными последовательностями мРНК и генов в базе данных GeneBank: для шпината – ген митохондри-



**Рис. 3.** Изоферментный состав  $\text{NAD}^+$ -МДГ в дифференцированных тканях амаранта и в листьях шпината (а) и митохондриальной  $\text{NAD}^+$ -МДГ в клетках мезофилла амаранта и в листьях шпината (б) в нормальных и стрессовых условиях. К – контрольные растения; 1, 3, 6 – время экспозиции растений в солевом растворе; для рис. 3, 5, 6.

альной МДГ *mdh-mtx* (LOC110788228), ген цитоплазматической МДГ *mdh-cyt* (LOC110787385), ген СДГ *sdha* (LOC110803652). Поскольку для амаранта не было обнаружено аннотированных генов исследуемых ферментов, праймеры были разработаны методом сравнительного анализа генов ферментов растений на основе высококонсервативных участков: для гена митохондриальной формы МДГ – арабидопсиса (NM\_104202.3), кукурузы (NM\_001138756.1), риса (XM\_015783979.2), крысы (NM\_031151.2), кишечной палочки (NP\_417703.1); для гена цитоплазматической формы МДГ – арабидопсиса (NM\_123699.4), кукурузы (NM\_001153688.1), риса (NC\_029265.1), крысы (NM\_001316877.1), кишечной палочки



**Рис. 4.** Динамика активности СДГ в клетках мезофилла и обкладки амаранта (а) и листьях шпината (б) в норме (1) и при засолении (2).

(NP\_417703.1), для гена сукцинатдегидрогеназы – арабидопсиса (NM\_127401.3), кукурузы (NC\_024465.2), риса (NC\_029263.1), крысы (NC\_005100.4), кишечной палочки (NC\_025167.1). Полученные праймеры были апробированы ранее (Хаба и др., 2013).

В опытах по влиянию засоления на уровень экспрессии генов митохондриального и цитоплазматического изоферментов МДГ в клетках амаранта было показано, что воздействие стрессового фактора индуцирует изменения в работе генетического аппарата, приводящие к увеличению количества мРНК обоих генов (рис. 6а) Так, наибольший уровень экспрессии генов *mdh-mtx* и *mdh-cyt* наблюдали после 6-часового воздействия

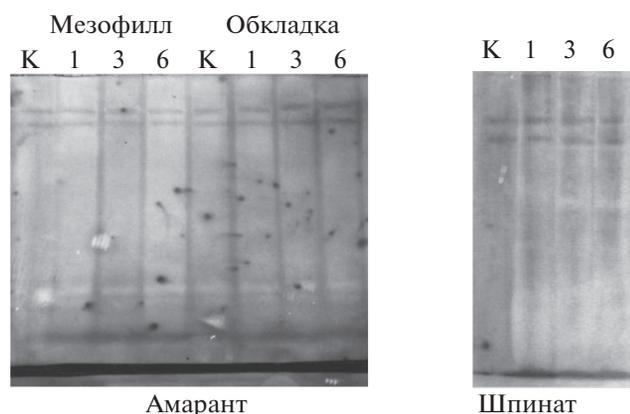


Рис. 5. Изоферментный состав СДГ в дифференцированных тканях амаранта и в листьях шпината в нормальных и стрессовых условиях.

стрессора, что совпадает с пиком активности НАД-МДГ. Анализ данных по изменению функционирования гена *sdha* в исследуемых растениях на протяжении всего опыта воздействия на них хлорида натрия показал, что увеличивается концентрация матричной РНК гена. Для амаранта было установлено увеличение содержания матричной РНК этого гена, которая зависела прямо пропорционально от времени экспозиции растения в растворе 150 мМ NaCl.

Реакция генетического аппарата шпината в норме и при солевом стрессе оказалась противоположной по отношению к СДГ, т.е. при экспозиции шпината в солевых условиях наблюдалось резкое снижение содержания транскриптов гена *sdha* (рис. 6б). Динамика содержания транскриптов генов митохондриальной и цитоплазматической форм МДГ имела сходный характер. В первые 3 ч действия солевого стресса наблюдалось небольшое увеличение содержания мРНК исследуемых генов. Однако к 6-му часу экспозиции уровень транскриптов данных генов снижался в 1.5–2 раза.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты позволяют сделать заключение о важной роли ключевых ферментов цикла Кребса и глиоксилатного пути в механизме адаптивной реакции у  $C_3$ - и  $C_4$ -растений. Анализ данных изменения активности и изоферментного состава МДГ- и СДГ-ферментных систем в тканях листьев амаранта и шпината показал, что у  $C_4$ -растений (амарант) наблюдалось увеличение активности этих ферментов при действии засоления. Следует отметить, что в мезофилле зеленых листьев амаранта обнаружилось появление дополнительной изоформы после 6-часовой экспозиции. Выявленные изменения в динамике активности и изоферментном составе НАД-МДГ и

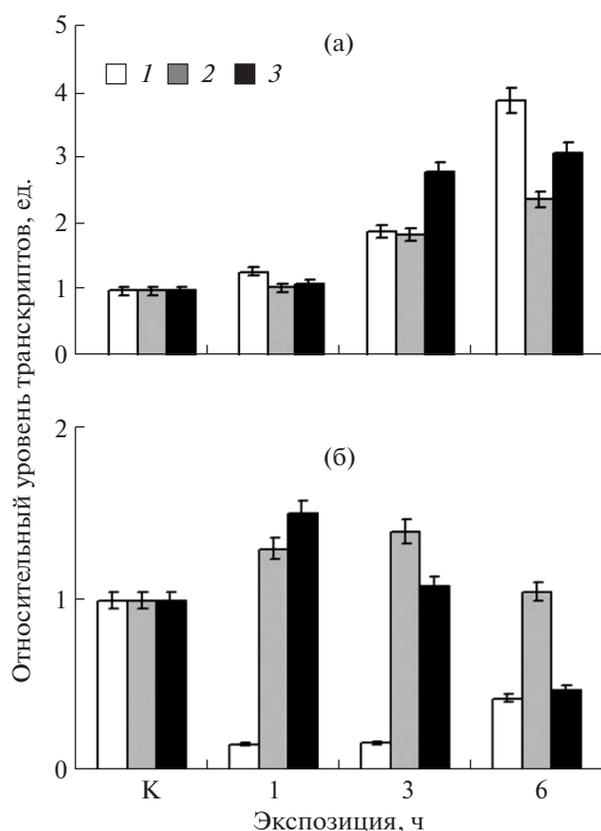


Рис. 6. Динамика экспрессии генов *sdha* (1), *mdh-mtx* (2) и *mdh-cyt* (3) в листьях амаранта (а) и шпината (б) в норме и при солевом стрессе.

СДГ свидетельствовали о том, что наблюдаемая активация ферментов в мезофилле зеленых листьев амаранта при засолении происходила при 6-часовой экспозиции. В обкладке зеленых листьев амаранта активация НАД-МДГ в ответ на засоление была менее выражена, что в определенной степени подтверждается индикаторными показателями развития стрессовых реакций. Более высокие значения концентраций пролина были обнаружены в клетках мезофильной ткани по сравнению с клетками обкладки. В листьях шпината ( $C_3$ -тип) стрессиндуцибельных изоформ МДГ не было обнаружено. Неспособность этих растений при засолении усилить функционирование МДГ и СДГ свидетельствует о низком уровне их адаптации. Более того, экстремальные условия подавляют в листьях шпината активность изучаемых ферментов.

Для определения роли отдельных изоформ МДГ в интеграции адаптивной реакции к засолению важное значение имеют результаты по изменению активности цитоплазматической и митохондриальной форм. Известно, что НАД-МДГ в мезофилле амаранта при засолении может существенно влиять на скорость окисления малата в клетках растений, что позволяет максимально приспособить их энергетическую систему к меня-

ющимися условиям среды и перейти на новый стационарный уровень функционирования (Епринцев, Попов, 1999; Eprintsev *et al.*, 2016). Известно, что малат в растительной клетке способен не только накапливаться в больших количествах, но и выполнять функцию транспортного эквивалента органического вещества, что может играть важную роль в адаптивной реакции клеточного метаболизма (Igamberdiev, Eprintsev, 2016). По-видимому, хлорид натрия интенсифицирует работу цикла Кребса, о чем свидетельствует в первую очередь сильное увеличение активности его маркерного фермента (СДГ) и митохондриальной изоформы НАД-МДГ, активируемых при солевом стрессе. Этот эффект обусловлен известным в физиологии растений явлением — «солевым дыханием» (Полевой, 1989).

Ранее было показано, что НАД<sup>+</sup>-зависимая МДГ растительных клеток представлена широким спектром множественных молекулярных форм (Faleiro *et al.*, 2003). Индукция дополнительного синтеза изоформ данного фермента при стрессе позволяет клеткам компенсировать энергетические затраты и поставлять промежуточные метаболиты (углеродные скелеты) из яблочной кислоты, запасенной в вакуолях. Оксалоацетат, образуемый этим ферментом, — известный осмолит, способный фиксировать аминокислоты для нейтрализации повышенных концентраций солей или связывания свободной воды, защищая, таким образом, организм от нарушения его важнейших метаболических функций (Пинейру де Карвалью и др., 1991; Faleiro *et al.*, 2003).

В значительной степени эти предположения были подтверждены полученными данными о количественных характеристиках экспрессии генов, кодирующих изучаемые ферментные системы. Отметим, что проведение данного исследования стало возможно благодаря разработанным нами специфическим праймерам для генов *sdha*, *mdh-cyt* и *mdh-mtx*. Выявлено, что интенсификация работы обоих энзимов коррелирует с увеличением уровня транскрипции соответствующих генов в клетках амаранта. При этом солевой стресс усиливает экспрессию генов (концентрацию транскриптов) как митохондриальной, так и цитоплазматической изоформ МДГ в листьях амаранта. Четкая зависимость значений этих показателей от активации исследуемых энзимов свидетельствует, по-видимому, о многократном увеличении активности исследуемых ферментов путем синтеза *de novo*. Так, например, многократное увеличение активности цитоплазматической формы МДГ обусловлено резким возрастанием числа транскриптов гена *mdh-cyt*. Это в определенной степени свидетельствует об участии цитоплазматической формы МДГ в метаболических реакциях, обеспечивающих поддержание осмотического баланса клетки путем регуляции метаболизма вакуолярного малата (Igamberdiev, Eprintsev, 2016).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что в условиях кратковременного хлоридного засоления в растительных клетках значительно менялось функционирование ферментов, участвующих в регуляции окислительных процессов и метаболизма запасного малата. При этом в клетках шпината, относящегося к С<sub>3</sub>-типу растений, солевое воздействие не вызывало изменений в изоферментном составе МДГ и в итоге приводило к угнетению ее активности, а также к ингибированию маркерного фермента ЦТК — СДГ. Для амаранта (С<sub>4</sub>-растение) показана стрессиндуцированная активация изученных ферментов, сопровождающаяся появлением дополнительной формы МДГ в клетках мезофилла. Очевидно, в тканях амаранта солевая зависимость интенсификация митохондриальной и цитоплазматической форм МДГ, а также СДГ регулируется на уровне транскрипции соответствующих генов, кодирующих исследуемые энзимы, так как увеличение концентрации транскриптов генов *sdha*, *mdh-cyt* и *mdh-mtx* четко коррелирует с интенсификацией их функционирования в условиях солевого стресса. Адаптивная реакция клеточного метаболизма амаранта к засолению обусловлена интенсификацией работы генетического аппарата, что обеспечивает, по-видимому, усиление окислительного метаболизма и синтеза осмолитов, что в свою очередь позволяет скомпенсировать негативное стрессовое воздействие и вносит вклад в адаптивную реакцию, повышающую общую солеустойчивость организма. В то же время ферментные системы окислительного метаболизма шпината недостаточно вариабельны и не способны обеспечить достаточную адаптационную защиту клеток при засолении, вследствие чего проростки шпината чувствительны к хлориду натрия и испытывают угнетение.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания вузам в сфере научной деятельности на 2020–2022 годы, проект № FZGU-2020-0044.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балнокин Ю.В., Котов А.А., Мясоедов Н.А., Хайлова Г.Ф., Куркова Е.Б., Луньков Р.В., Котова Л.М. Участие дальнего транспорта Na<sup>+</sup> в поддержании градиента водного потенциала в системе среда–корень–лист у галофита *Suaeda altissima* // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 549–557.
- Епринцев А.Т., Попов В.Н. Ферментативная регуляция метаболизма ди- и трикарбоновых кислот в растениях. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1999. С. 134–135.
- Епринцев А.Т., Федорина О.С. Функционирование малатдегидрогеназной системы в мезофилле и обкладке листьев кукурузы в условиях солевого стресса // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 820–827.

- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 351 с.
- Пине́йру де Карвалью М.А.А., Землянухин А.А., Епринцев А.Т. Малатдегидрогеназа высших растений. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1991. 216 с.
- Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.
- Попов В.Н., Епринцев А.Т., Федорин Д.Н. Световая регуляция экспрессии сукцинатдегидрогеназы в листьях *Arabidopsis thaliana* // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 409–415.
- Хаба А.М., Федорина О.С., Сальников А.В., Зайчикова М.В., Епринцев А.Т. Экспрессионная регуляция генов малатдегидрогеназы в амаранте сорта “Харьковский” при засолении // Вестн. ВГУ, Серия: Химия. Биология. Фармация. 2013. № 2. С. 88–90.
- Юзбеков А.К. Спектрофотометрические способы определения активности ключевых ферментов фотосинтетического метаболизма у C<sub>3</sub>- и C<sub>4</sub>-растений. Препринт. Киев: 1990. 32 с
- Bajji M., Kinet J.-M., Lutts S. Osmotic and ionic effects of NaCl on germination, early seedling growth, and ion content of *Atriplex halimus* (Chenopodiaceae) // Can. J. Bot. 2002. № 3. V. 80. P. 297–304.
- Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies // Plant Soil. 1973. V. 39. P. 205–207.
- Chomczynski P., Sacchi N. Single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate-phenol-chloroform extraction // Anal. Biochem. 1987. V. 162. P. 156–159.
- Chow W.S., Ball M.C., Anderson J.M. Growth and photosynthetic responses of spinach to salinity: Implications of K<sup>+</sup> nutrition for salt tolerance // Austral. Plant Physiol. 1991. V. 17. P. 563–578.
- Davis B.J. Disc electrophoresis II. Method and application to human serum protein // Ann. N.Y.: Acad. Sci., 1994. V. 121. P. 404–427.
- Eprintsev A.T., Gataullina M.O., Lyashchenko M.S. Physicochemical and catalytic properties of NAD<sup>+</sup>-dependent malate dehydrogenase isoforms from maize mesophyll // Prikl. Biokhim. Mikrobiol. 2016. V. 52. P. 365–369.
- Faleiro A.C., Gazoli R.A., Pires da Silva M., Machado M. Malate dehydrogenase isozyme patterns in cladophylls of a *Opuntia ficus-indica* Mill. (Cactaceae) clonal population // Acta Sci. Biol. Sci. 2003. V. 25. P. 207–211.
- Farineau J. Photoassimilation of CO<sub>2</sub> by isolated bundle-sheath strands of *Zea mays*. L. Stimulation of CO<sub>2</sub> assimilation by adding of various intermediates of the photosynthetic cycle; Evidence for a deficient photosystem II activity // Physiol. Plant. 1975. V. 33. P. 300–309.
- Fieldes M.A. An explanation of the achromatic bands produced by peroxidase isozymes in polyacrylamide electrophoresis gels stained for malate dehydrogenase // Electrophoresis. 1992. V. 13. P. 82–86.
- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.-K., Bohnert H.J. Plant cellular and molecular responses to high salinity // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 2000. V. 51. P. 463–499.
- Igamberdiev A.U., Eprintsev A.T. Organic acids: the pools of fixed carbon involved in redox regulation and energy balance in higher plants // Front Plant Sci. 2016. V. 7: 1042.
- Livak K.J., Schmittgen T.D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2<sup>-ΔΔC<sub>t</sub></sup> method // Methods. 2001. V. 25. P. 402–408.
- Nicot N., Hausman J.F., Hoffmann L., Evers D. Housekeeping gene selection for real-time RT-PCR normalization in potato during biotic and abiotic stress // J. Exp. Bot. 2005. V. 56. P. 2907–2914.
- Popov V.N., Dmitrieva E.A., Eprintsev A.T., Igamberdiev A.U. Glycolate oxidase isoforms are distributed between the bundle sheath and mesophyll tissues of maize leaves // J. Plant Physiol. 2003. V. 160. P. 851–857.
- Schulze J., Tesfaye M., Lijens R.H.M.G., Bucciarelli B., Trepp G., Miller S., Samac D., Allan D., Vance C.P. Malate plays a central role in plant nutrition // Plant Soil. 2002. V. 247. P. 133–139.
- Shannon M.C., Grieve C.M. Tolerance of vegetable crops to salinity // Sci. Hort. 1999. V. 78. P. 5–38.
- Zeng H., Xu L., Singh A., Wang H., Du L., Poovaiah B.W. Involvement of calmodulin and calmodulin-like proteins in plant responses to abiotic stresses // Front Plant Sci. 2015. V. 6.: 600.

## Features of Functioning of Succinate Dehydrogenase and Malate Dehydrogenase in Spinat Leaves *Chenopodium foliosum* L. and *Amaranta Amaranthus caudatus* L. in Salt Stress

A. T. Eprintsev<sup>1, #</sup>, D. N. Fedorin<sup>1</sup>, and O. S. Fedorina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Voronezh State University, Universitetskaya pl. 1, Voronezh, 394018 Russia

<sup>#</sup>e-mail: bc366@bio.vsu.ru

It was shown that the effect of sodium chloride causes a change in the activity and isoenzyme composition of mitochondrial malate dehydrogenase (MDH), which manifests itself in the induction of an additional isoform in amaranth leaves (C<sub>4</sub>-type). It was noted that in spinach plants (C<sub>3</sub>-type), salinization does not cause significant changes in the activity of the studied enzymes and isoenzyme composition, the activity of succinate dehydrogenase (SDH) in amaranth leaves during salinity increases several times. The isoenzyme composition of SDH in plant leaves remains unchanged. It was found that the levels of gene transcripts clearly correlate with changes in the activity of MDH and SDH in amaranth and spinach leaves, and in salt stress it enhances the expression of *mdh-mtx* (mitochondrial) and *mdh-cyt* (cytoplasmic) genes in amaranth leaves throughout the experiment. For the *sdha* gene, a decrease in the content of transcripts was found, which clearly correlates with a decrease in the activity of SDH.

УДК 576.895.133:595.133

## СТРУКТУРА И ФОРМИРОВАНИЕ КАПСУЛЫ ВОКРУГ СКРЕБНЯ *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 В ЕСТЕСТВЕННОМ ПАРАТЕНИЧЕСКОМ ХОЗЯИНЕ – РЫБЕ *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904. Ч. 1. СТРУКТУРА КАПСУЛЫ ИЗ РЫБ, ИНВАЗИРОВАННЫХ ЕСТЕСТВЕННЫМ ОБРАЗОМ

© 2021 г. Е. М. Скоробрехова\*, В. П. Никишин\*, \*\*, @

\*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия

\*\*Северо-Восточный государственный университет, ул. Портовая, 13, Магадан, 685000 Россия

@E-mail: nikishin@ibpn.ru

Поступила в редакцию 02.05.2019 г.

После доработки 02.07.2019 г.

Принята к публикации 21.08.2019 г.

Изучена ультраструктура поверхностной части тегумента скребня *Corynosoma strumosum* и окружающей его капсулы в толстошке Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*. На поверхности тегумента скребня обнаружен толстый слой гликокаликса, предположительно защищающий его от клеточной реакции хозяина. Отмечено, что основные клеточные элементы капсулы – лейкоциты и фибробласты, позволяющие отнести ее к лейкоцитарному типу. Не установлено существенных различий в строении капсул, располагающихся на разных органах толстошечков.

DOI: 10.31857/S0002332921010136

Паратенический паразитизм является особенностью жизненных циклов многих паразитов (преимущественно, гельминтов), по общепринятому мнению, облегчающей передачу инвазии от промежуточного хозяина к дефинитивному. Несмотря на столь важное экологическое значение, сведения о разных его аспектах в большинстве случаев фрагментарны, систематические же исследования носят единичный характер, вследствие чего эта форма паразитизма относится к числу наименее исследованных. Детальный анализ развития концепции паратенического паразитизма был проведен ранее (Шарпило, Саламатин, 2005). Авторы монографии подчеркивают, что имеющиеся данные позволяют усомниться в ряде существующих представлений об этом явлении, в частности о том, что паразит в паратеническом хозяине не претерпевает никакого развития, а также об отсутствии элементов специфичности в отношениях паразита и паратенического хозяина (Шарпило, Саламатин, 2005).

Наиболее широко эта форма паразитизма представлена в типе *Acanthoscephala* (Шарпило и др., 1996). Известно, что в паратеническом хозяине скребни окружаются капсулами из клеток хозяина и их производных (Петроченко, 1956). В то же время имеющиеся сведения о структуре этих капсул носят либо фрагментарный, либо те-

зисный характер (Bogitsh, 1961; Amin *et al.*, 1995, 1996), а механизм их формирования остается практически не изученным (Taraschewski, 2000).

Скребень *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 – широко распространенный паразит морских млекопитающих и рыбоядных птиц. В качестве промежуточных хозяев он использует морских ракообразных рода *Pontoporeia*, а к паратеническим хозяевам относятся морские, проходные и пресноводные рыбы множества видов (Петроченко, 1958). Ранее нами было показано, что капсула, окружающая коринозом в организме паратенического хозяина, зависит от его видовой принадлежности (Никишин, Скоробрехова, 2007; Skorobrechova, Nikishin, 2011; Скоробрехова, Никишин, 2013). Были выделены три формы капсул: фибробластические, состоящие преимущественно или исключительно из фибробластов; лейкоцитарные, в составе которых преобладают лейкоциты и макрофаги; промежуточные, образованные фибробластами с включением умеренного количества лейкоцитов (Скоробрехова, Никишин, 2013). Мы предположили, что такие различия могут быть обусловлены разной степенью сбалансированности взаимоотношений коринозом с хозяевами и соответствовать разным стратегиям этих отношений (Никишин, Скоробрехова, 2018). Кроме того, полученные ранее результа-

ты позволили предположить, что капсулы, окружающие коринозом на разных внутренних органах паратенического хозяина, также могут несколько различаться по своему строению (Скоробрехова, Никишин, 2013).

Цель работы – проверка вышеизложенных предположений, а также изучение структуры и механизма формирования капсулы в естественном паратеническом хозяине на примере скребня *C. strumosum* в толстошке Миддендорфа *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Толстошек Миддендорфа *H. middendorffii* – эндемичный вид эндемичного рода, распространенный в северо-западной части Тихого океана (Черешнев и др., 2001). Он обитает в литоральной зоне и на глубинах до 30 м, достигает в длину 25 см. Биология этой рыбы не изучена.

Толстошек отлавливали в прибрежной зоне Охотского моря в окрестностях г. Магадана. пойманных рыб подвергали парциальному вскрытию, обнаруженных скребней вместе с фрагментами окружающих тканей фиксировали в том или ином фиксаторе, причем период между вскрытием животного и фиксацией был минимальным, что позволяло сохранить живыми клетки, формирующие капсулу.

**Светомикроскопические исследования.** Образцы фиксировали в 70%-ном этаноле или жидкости Буэна, обезживали в спиртах восходящей концентрации (70, 80, 90, 96 и 100%) по 3 ч и заключали в парафин. Срезы толщиной 5–7 мкм изготавливали на санном микротоме, окрашивали в соответствии с задачами исследования и заключали в канадский бальзам.

Для выявления коллагеновых волокон срезы окрашивали методом Маллори, а для выявления эозинофилов – гематоксилин-эозином и азури-П-эозином. Препараты просматривали в световых микроскопах Биомед-2 и Olympus CX41 и фотографировали с использованием цифровых фотокамер Olympus E-420 и Canon Powershot A95.

Светомикроскопические исследования были частично проведены на полутонких срезах, полученных с препаратов, подготовленных к электронной микроскопии. Всего светомикроскопическими методами было исследовано 35 инкапсулированных скребней.

**Электронно-микроскопические исследования.** Для электронной микроскопии скребней отбирали случайным образом и фиксировали в течение 2 сут при 4°C в 2%-ном глутаровом альдегиде на 0.1 М фосфатном буфере. Для лучшей пропитки эпоксидными смолами гельминтов в процессе фиксации разрезали пополам. Постфиксацию проводили в 1%-ном растворе тетраоксида осмия

на 0.2 М фосфатном буфере в течение 2 ч при комнатной температуре. Затем образцы обезживали в спиртах возрастающей концентрации, в процессе обезживания контрастировали в течение ночи в 1%-ном растворе уранилацетата на 70%-ном спирте и заключали в смесь эпона и аралдита.

Полутонкие срезы толщиной 1–2 мкм, полученные на ультрамикротоме LKB IV и РТ-РС, монтировали на предметных стеклах, окрашивали метиленовым синим (Morgenstern, 1969) или смесью кристаллического фиолетового и метиленового синего, просматривали в световых микроскопах и фотографировали. Ультратонкие срезы монтировали на медные сеточки (300–1000 меш) без подложки или на бленды с подложкой из пилоформа и контрастировали цитратом свинца (Reynolds, 1963). Препараты просматривали и фотографировали с помощью электронных микроскопов JEM-7, JEM-1011, JEM-1400PLUS и ZEISS LIBRA-120. Электронно-микроскопически были изучены три инкапсулированных скребней.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Интенсивность инвазии исследованных рыб составила 1–19 скребней. Всего в 12 вскрытых рыбах обнаружили 62 скребня: 57 из них локализовались на брыжейке кишечника, 3 – на селезенке и 2 – на печени (табл. 1). У двух рыб на брыжейке были обнаружены крупные капсулы: в одной было 6 скребней, во второй – 2.

**Скребни на брыжейке кишечника.** Из 57 скребней, найденных на брыжейке кишечника, исследовали 33. Обычно скребни были заключены в капсулу и имели инвагинированный хоботок, однако в одном случае скребень, также с инвагинированным хоботком, не был инкапсулирован. Капсулы располагались на брыжейке кишечника относительно свободно, связываясь с ней немногочисленными тяжами соединительной ткани.

Толщина капсулы у исследованных скребней варьировала от 31 до 45 мкм (рис. 1а). В ее составе выделялись три слоя: внутренний, средний и наружный. Внутренний слой капсулы толщиной 4–14 мкм на полутонких срезах окрашивался наиболее интенсивно и состоял из дегенерирующих клеток. Средний и наружный слои капсулы окрашивались слабо, но различались особенностями организации составляющих их элементов. Средний слой толщиной 15–18 мкм характеризовался плотно расположенными клетками с небольшими или отсутствующими межклеточными пространствами. Наружный слой толщиной 11–19 мкм отличался рыхлым расположением клеток с более или менее выраженными межклеточными пространствами.

В составе капсулы были обнаружены фибробласты, лейкоциты и эритроциты, более или менее равномерно распределенные по всей ее толщине. В наружном слое капсулы наблюдались еще и фиброциты, кровеносные сосуды, а иногда небольшие группы клеток поджелудочной железы и/или пигментных клеток.

Электронно-микроскопически на поверхности скребня был обнаружен слой гликокаликса (рис. 2а) толщиной 0,6–2,4 мкм, образованный плотно расположенными филаментами умеренной электронной плотности, среди которых были рассеяны мелкие плотные гранулы. Узкий внутренний слой гликокаликса прерывистый или с волнистой поверхностью, имеет повышенную электронную плотность (рис. 2а). С гликокаликсом в большинстве случаев контактируют клетки капсулы. В некоторых случаях между гликокаликсом и капсулой наблюдалось более или менее выраженное “пустое” пространство, образовавшееся, вероятно, в результате препарирования.

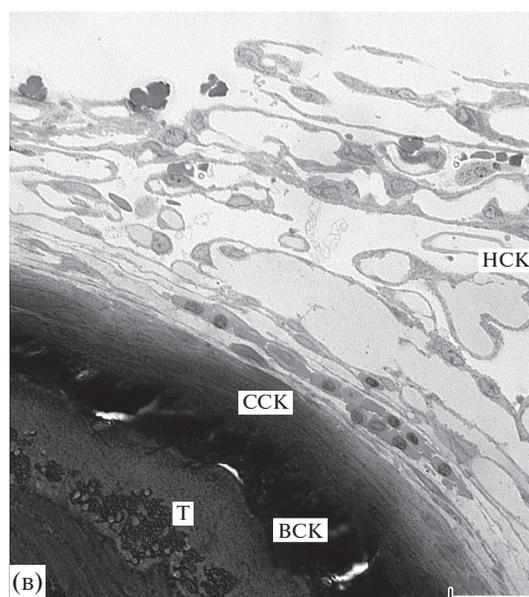
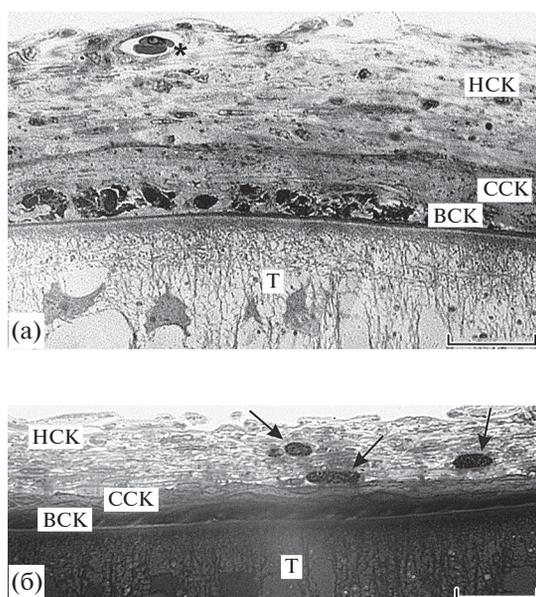
Внутренний слой капсулы образован 1–2 сплошными или прерывистыми рядами дегенерирующих клеток высокой электронной плотности, границы которых определяются не во всех случаях (рис. 2а). Клетки размерами  $4.4\text{--}5.9 \times 2.0\text{--}3.7$  мкм имеют разнообразную форму с крупными отростками и располагаются довольно свободно, так что между ними видны узкие межклеточные пространства. Их ядра отличаются плотной кариоплазмой, в которой гетерохроматин концентрируется вдоль ядерной оболочки. Цитоплазма

**Таблица 1.** Число и локализация обнаруженных (в скобках – исследованных) скребней *Corynosoma strumosum* из толстошека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*

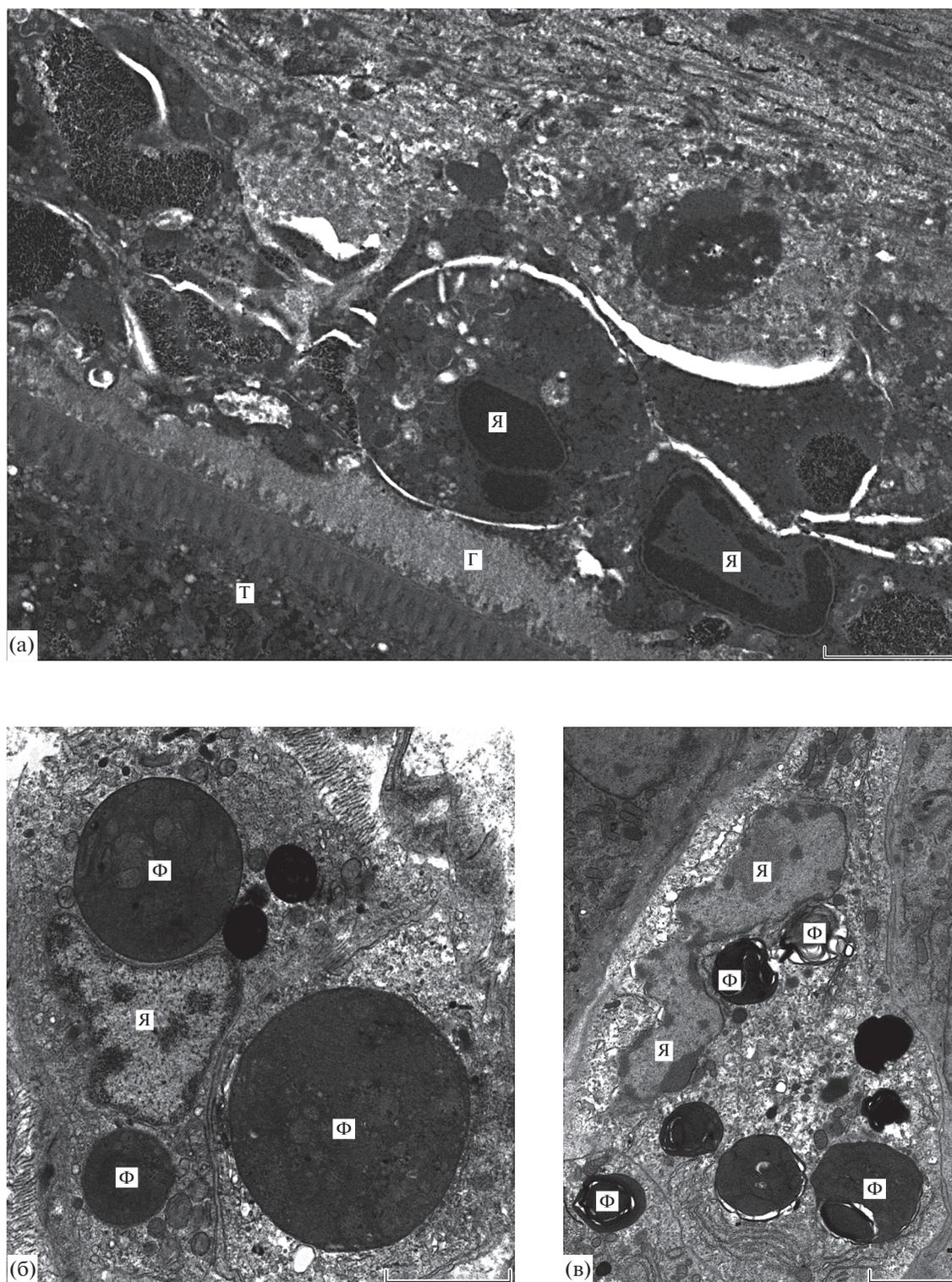
Длина, см, и пол рыбы	Локализация и число (экз.) скребней			
	брыжейка кишечника	печень	селезенка	всего
16.0 ♀	1 (1)	–	–	1 (1)
13.5 ♀	1 (1)	–	–	1 (1)
13.3 ♀	1 (1)	–	–	1 (1)
13.8 ♂	1 (1)	–	–	1 (1)
15.8 ♀	2 (2)	–	–	2 (2)
11.0 ♀	8 (6)	–	3 (1)	11 (7)
17.0 ♂	3 (1)	–	–	3 (1)
16.2 ♀	7 (3)	–	–	7 (3)
14.2 ♀	6 (2)	–	–	6 (2)
17.0 ♂	6 (6)	1 (1)	–	7 (7)
18.0 ♂	18 (7)	1	–	19 (7)
14.1 ♂	3 (2)	–	–	3 (2)
Всего	57 (33)	2 (1)	3 (1)	62 (35)

Примечание. “–” – отсутствие данных.

электронно-плотная со светлыми везикулярными образованиями, структуру которых, а также состав и строение цитоплазматических органелл определить не удалось. Отростки клеток иногда пронизывали гликокаликс и контактировали с



**Рис. 1.** Общий вид капсул, окружающих скребня *Corynosoma strumosum* на брыжейке кишечника (а), печени (б) и селезенке (в) толстошека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*. ВСК – внутренний слой капсулы, НСК – наружный слой капсулы, ССК – средний слой капсулы, Т – тегумент скребня, стрелками показаны эозинофилы, звездочка – кровеносный сосуд. Масштаб: 20 мкм.



**Рис. 2.** Макрофаги капсулы, окружающей скребня *Corynosoma strumosum* на брыжейке кишечника толстошечка Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*. а – толстый слой гликокаликса на поверхности скребня и разрушенные клетки внутреннего слоя капсулы; б, в – макрофаги наружного (б) и среднего (в) слоев капсулы. Г – гликокаликс, Т – тегумент скребня, Ф – фагосомы, Я – ядра. Масштаб: 2 мкм.

тегументом скребня. Организация хроматина в ядре и наличие крупных отростков свидетельствуют о возможной их принадлежности к лейкоцитам.

Лейкоциты капсулы представлены макрофагами, эозинофилами, нейтрофилами и лимфоцитами. Размеры макрофагов  $8.7\text{--}12.0 \times 6.6\text{--}8.4$  мкм (рис. 2б, в). Их ядра отличаются разнообразной формой и содержат умеренно-плотную кариоплазму, одно или два ядрышка и немногие скопления гетерохроматина вдоль ядерной оболочки. В цитоплазме выявляются каналцы гранулярной эндоплазматической сети (ГЭС), митохондрии сферической или вытянутой формы, хорошо развитый комплекс Гольджи, мелкие лизосомоподобные гранулы с гомогенным электронно-плотным содержимым и фагосомы, максимальные размеры которых (до 4.8 мкм) могут превышать размеры ядра (рис. 2б). Имеются также многочисленные остаточные тельца и “пустые” вакуоли.

Эозинофилы имеют типичную для этого типа клеток внешность (рис. 3а, б). Их форма неправильно-округлая, с крупными инвагинатами, а также с короткими и широкими цитоплазматическими отростками (размеры  $10.0\text{--}13.3 \times 4.0\text{--}9.5$  мкм). Ядра смещены к периферии клеток и характеризуются удлинено-неправильной формой; плотность кариоплазмы умеренная и равна плотности цитоплазмы; крупные скопления гетерохроматина многочисленны и располагаются вдоль ядерной оболочки. Из органоидов имеются комплекс Гольджи, представленный системой цистерн и мелких везикул, короткие каналцы ГЭС и митохондрии. Однако наиболее многочисленны в цитоплазме гранулы, заполненные гомогенным, электронно-плотным содержимым. Они имеют овальную, округлую или миндалевидную формы, а их диаметр колеблется от 0.3 до 1.0 мкм. Это позволяет легко наблюдать их в световой микроскоп на полутонких и парафиновых срезах (рис. 3а).

Нейтрофилы характеризуются несколько меньшими размерами ( $7.2\text{--}13.0 \times 3.0\text{--}5.6$  мкм), неправильной формой с немногими отростками и нечетким разделением цитоплазмы на эндоплазму и эктоплазму (рис. 3в). Ядра неправильной формы, часто с неглубокими инвагинатами, эксцентричные или занимают центральное положение и включают в себя ядрышко и крупные скопления хроматина, частично рассеянные в кариоплазме. Цитоплазма содержит многочисленные овальные или удлинённые гранулы размерами  $0.3\text{--}0.9 \times 0.1\text{--}0.2$  мкм с содержимым, электронно-плотным на периферии гранул и менее плотным в их центральной части, каналцы ГЭС, митохондрии и скопления мелких плотных зерен неясной природы.

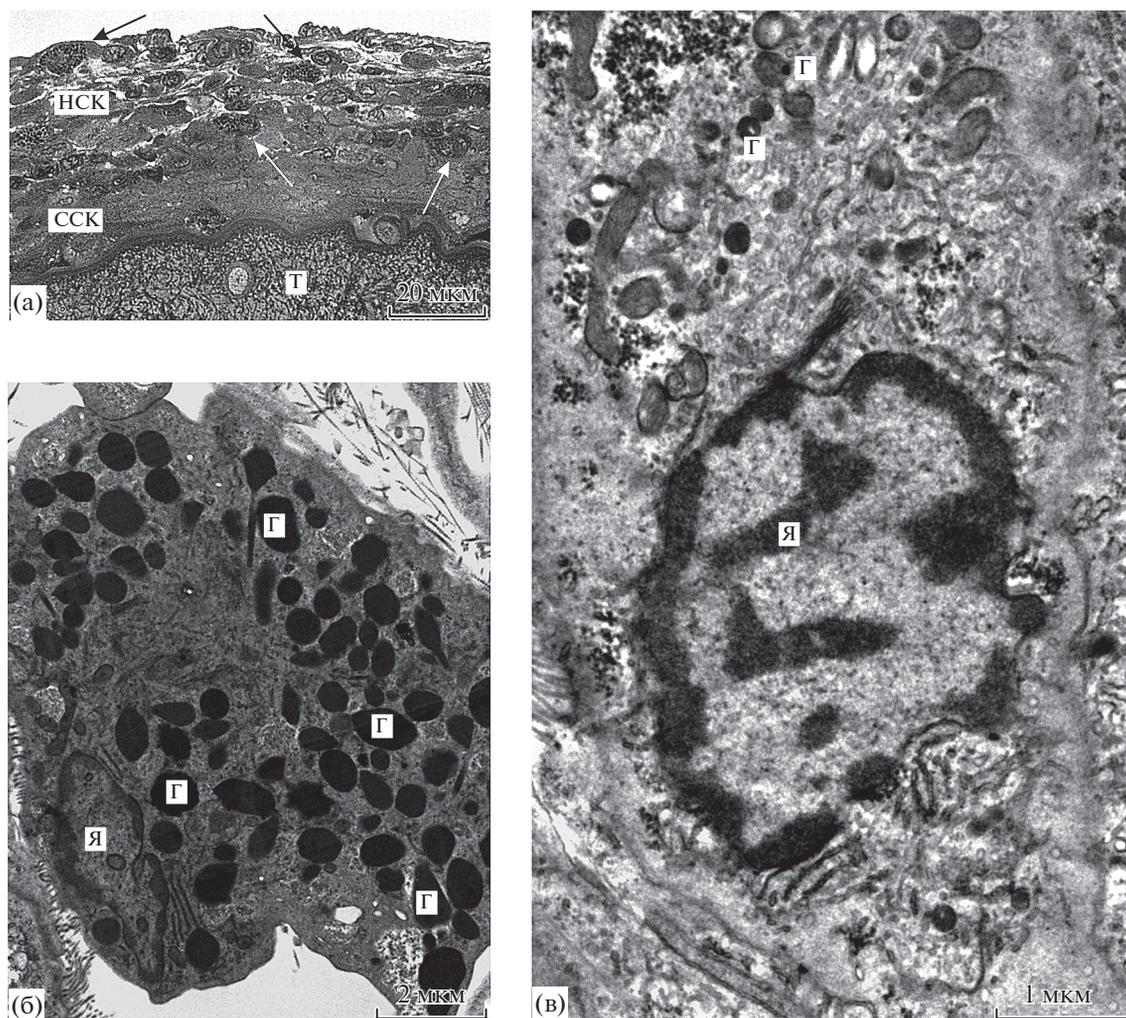
Лимфоциты ( $4.3\text{--}7.6 \times 1.9\text{--}3.7$  мкм) отличаются высоким ядерно-плазменным отношением и

относительно высокой общей электронной плотностью (рис. 4а). Их ядра с глубокими инвагинатами, часто сегментированные, отличаются обилием гетерохроматина в виде сплошного периферического “пояска” и грубых скоплений, не связанных с ядерной оболочкой. Набор органоидов и включений минимален по разнообразию и количеству и состоит из митохондрий, коротких каналцев ГЭС и мелких вакуолей со светлым содержимым.

Фибробласты имеют вытянутую форму с длинными отростками, ориентированными параллельно поверхности скребня (рис. 4б, в). В среднем слое капсулы фибробласты и их отростки располагаются вплотную и связаны между собой многочисленными десмосомами (рис. 4б), однако пучки коллагеновых волокон в этом слое немногочисленны. Ядра фибробластов содержат светлую кариоплазму, нечеткое ядрышко и немногие мелкие скопления гетерохроматина, тогда как для цитоплазмы характерны длинные, часто извитые каналцы ГЭС, немногочисленные мелкие митохондрии и редкие зоны Гольджи (рис. 4б). Фиброциты и их отростки располагаются рыхло в наружном слое капсулы, уплощены в еще большей степени, а протяженные пространства между ними включают в себя многочисленные пучки коллагеновых волокон (рис. 4в).

В двух исследованных случаях, как уже отмечалось, капсула содержала более одного скребня. Эта капсула тонкая (ее толщина  $<40$  мкм), представляет собой непрерывное образование и также организована из трех слоев (рис. 5). Однако если наружный слой капсулы “общий” для всех скребней, заключенных в нее, то внутренний и средний слои у каждого паразита собственные, и только в редких случаях наблюдается слияние этих слоев с такими слоями у соседнего скребня.

*Скребни на печени.* Из двух найденных на печени скребней светомикроскопически исследован один. Паразит расположен на печени, слегка вдавливаясь в ткань органа. Как и в предыдущих случаях, капсула, окружающая его, имеет трехслойное строение (рис. 1б). Ее толщина варьирует и в некоторых участках достигает 153 мкм. Внутренний слой представлен погибшими клетками и на всем его протяжении имеет примерно одинаковую толщину (12–15 мкм). Толщина среднего слоя также относительно постоянна и составляет 15–19 мкм. Этот слой отличается настолько плотным расположением клеток, что их границы едва заметны. Ядра этих клеток округлые светлые, а цитоплазма более темная и иногда содержит мелкие плотные гранулы. Клеточные элементы наружного слоя капсулы располагаются рыхло, разделены широкими пространствами, размеры которых уменьшаются по направлению к паразиту. Клетки слоя уплощены, имеют длинные и тонкие отростки и по форме напоминают



**Рис. 3.** Лейкоциты капсулы, окружающей скребня *Corynosoma strumosum* на брыжейке кишечника толстошека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*. а – эозинофилы (стрелки) в наружном и среднем слоях капсулы, б – ультраструктура эозинофила из наружного слоя капсулы, в – ультраструктура нейтрофила из среднего слоя капсулы. Г – гранулы, НСК – наружный слой капсулы, ССК – средний слой капсулы, Т – тегумент скребня, Я – ядра.

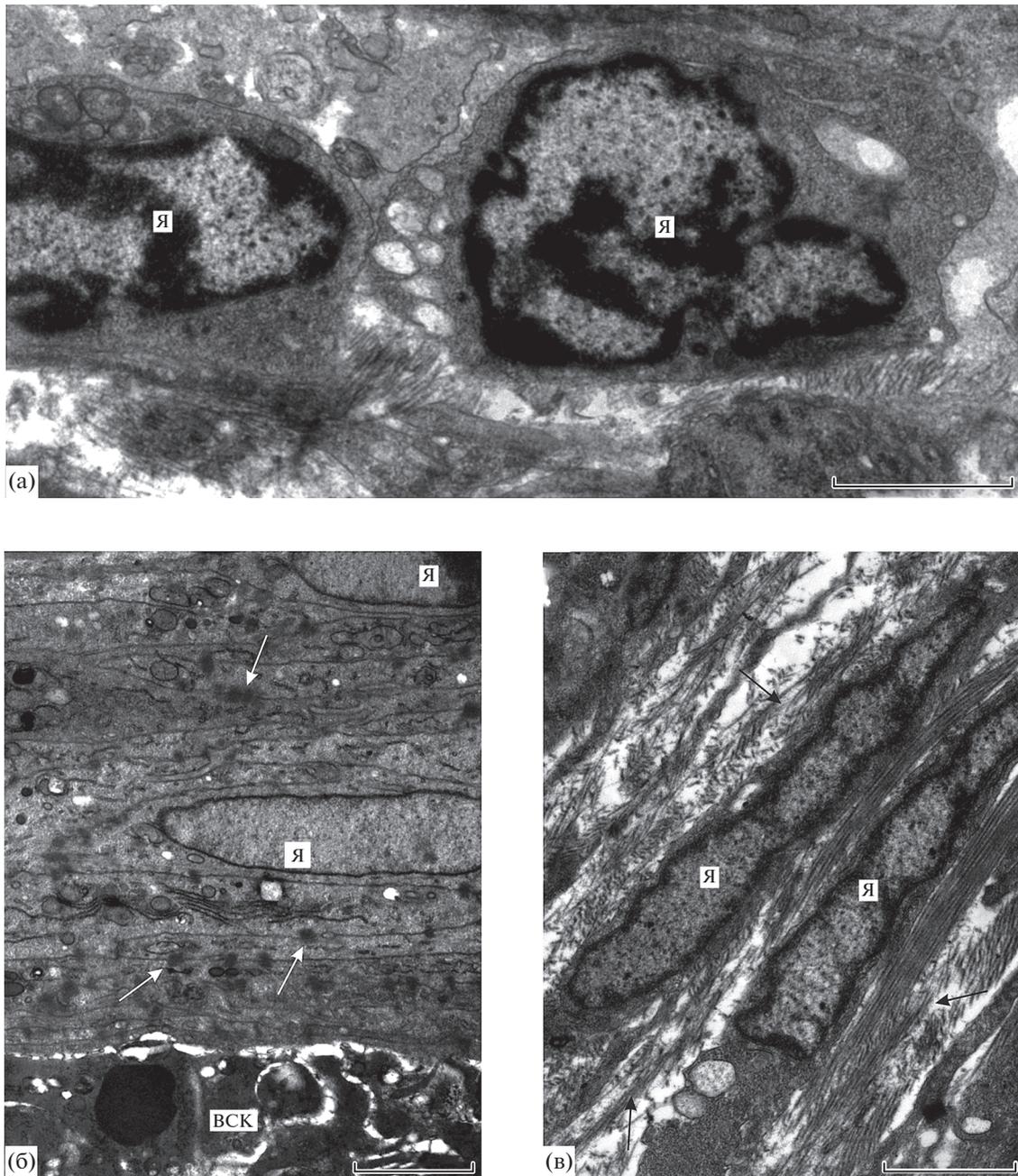
фибробласты. Границы клеток выражены четко, их светлые овальные ядра включают в себя плотное ядрышко. Содержание волокнистых структур (предположительно коллагеновых волокон) между этими клетками незначительное. На границе наружного и среднего слоев иногда наблюдаются небольшие группы (из 4–10 на одном срезе) эритроцитов. В наружном слое кроме фибробластов встречаются гранулоциты и макрофаги. Гранулоциты легко выявляются благодаря обилию в их цитоплазме плотных гранул; размеры этих клеток составляют  $7.3\text{--}10.5 \times 5.7\text{--}6.6$  мкм. Макрофаги ( $8.7\text{--}11.4 \times 6.5\text{--}6.6$  мкм) характеризуются бобовидным эксцентричным ядром и гранулярной цитоплазмой.

**Скребни на селезенке.** На селезенке обнаружены три скребня, светомикроскопически исследован один. Капсула подразделяется на три отчет-

ливых слоя: тонкий и плотный внутренний, примерно одинаковой толщины средний и наиболее толстый наружный (рис. 1в). Общая толщина капсулы составляет 25–30 мкм. Ее внутренний слой плотно прилежит к поверхности скребня и представляет собой зону некроза; его структура не определяется. Основу среднего слоя составляют уплощенные, плотно организованные фибробласты. Наружный слой также образован фибробластами, которые, однако, располагаются менее плотно и разделены узкими межклеточными пространствами. Кроме того, в этом слое выявляются лейкоциты, среди которых определяются эозинофилы.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

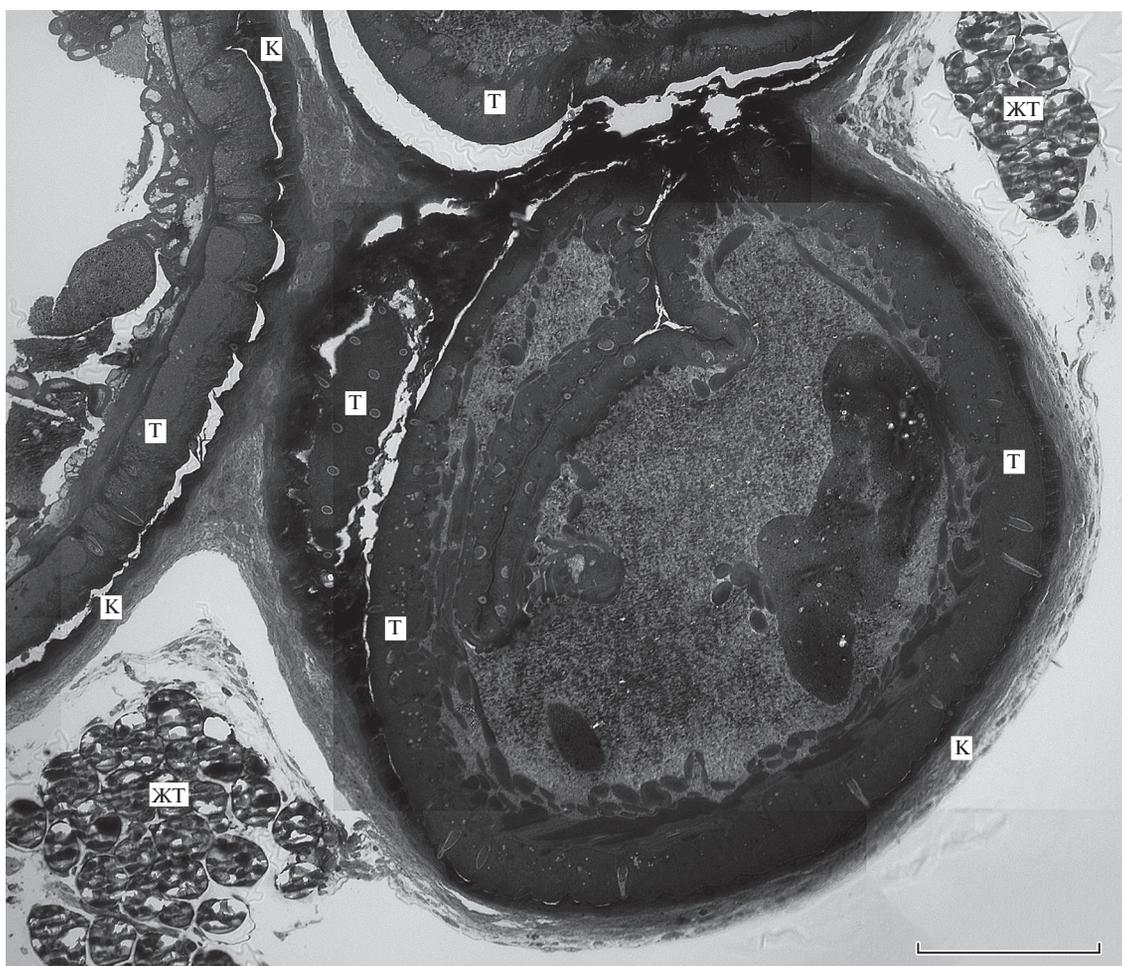
Особенность тегумента исследованных скребней – толстый слой гликокаликса на его поверх-



**Рис. 4.** Клетки капсулы, окружающей скребня *Corynosoma strumosum* на брыжейке кишечника толстошека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*. а – лимфоциты в наружном слое капсулы, б – фибробласты в среднем слое капсулы, в – фиброциты в наружном слое капсулы. ВСК – внутренний слой капсулы, Я – ядра. Десмосомы – белые стрелки, коллагеновые волокна – черные стрелки. Масштаб: 2 мкм.

ности. По своей толщине, а также по характеру образующего его материала этот гликокаликс сходен с гликокаликсом, который покрывает полностью сформированных цистакантов скребней других видов, а также цистицеркоидов цестод (Никишин, 2016, 2018). Именно это сходство не позволяет согласиться с интерпретацией его как стенки цисты (Marchand, Grita-Timoulali, 1992).

Ранее мы обнаруживали такой же мощный слой гликокаликса у коринозом, инвазирующих естественных паразитических хозяев многих видов вне зависимости от того, какой капсулой эти скребни были окружены (Никишин, Скоробрехова, 2007; Skorobrechova, Nikishin, 2011; Скоробрехова, Никишин 2013). В то же время у коринозом из камбаловых рыб гликокаликс был значительно



**Рис. 5.** Несколько скребней *Corynosoma strumosum* в одной общей капсуле на брыжейке кишечника толстошека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*. ЖТ – жировая ткань, К – капсула, Т – тегумент скребней. Масштаб: 100 мкм.

тоньше; при этом скребни в этих рыбах были окружены только лейкоцитарными капсулами (Skorobrechova, Nikishin, 2011; Скоробрехова, Никишин, 2017). Не образовывался вокруг коринозом толстый слой гликокаликса и в неестественных паратенических хозяевах, зараженных экспериментально (Скоробрехова, Никишин, 2012; Skorobrechova *et al.*, 2012). Анализ этих и смежных фактов привел к предположению о существовании как минимум двух стратегий взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами, различающихся рядом морфологических признаков (Никишин, Скоробрехова, 2018). Взаимоотношения коринозом с толстошеком Миддендорфа вписываются в рамки первой стратегии, один из характерных признаков которой – формирование на поверхности скребня толстого слоя гликокаликса. Есть основания предполагать, что столь толстый гликокаликс обеспечивает защиту паразита от клеточной реакции хозяина (Никишин, 2018).

Полученные результаты свидетельствуют, что все исследованные скребни *C. strumosum* в обычном паратеническом хозяине толстошеке Миддендорфа, инвазированном естественным образом, заключены в капсулы, состоящие из лейкоцитов и элементов фибробластического ряда. Похожие капсулы окружают коринозом в желтоперой камбале *Limanda aspera* (Pallas, [1814]) и керчаке Стеллера *Myoxocephalus stelleri* (Pallas, [1814]), а также в восточной бельдюге *Zoarces elongatus* Kner, 1868 и тихоокеанском белокором палтусе *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904 (Skorobrechova, Nikishin, 2011; Скоробрехова, Никишин, 2013, 2017). Такие капсулы мы назвали лейкоцитарными, поскольку в их составе лейкоциты численно либо преобладают, либо составляют значительную долю всех клеток. В отличие от них капсулы из зубастой *Osmerus mordax dentex* Steindachner et Kner, 1870 и малоротой *Hypomesus olidus* (Pallas, [1814]) корюшек и тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) – фибробластические, поскольку состоят исключительно или преимущественно из фибробластов

(Skorobrechova, Nikishin, 2011; Скоробрехова, Никишин, 2013). Промежуточные капсулы из пятистого терпуга образованы преимущественно фибробластами с включением небольшого количества лейкоцитов (Скоробрехова, Никишин, 2013).

Различия в строении капсул, окружающих гельминтов в случаях тканевого паразитизма, могут рассматриваться как выражение степени сбалансированности отношений паразита с хозяином (Пронина, Пронин, 1988). Можно предполагать, что преобладание в составе капсул лейкоцитов свидетельствует об относительно менее сбалансированной паразитарной системе, а преобладание элементов фибробластического ряда — об относительно более сбалансированной (Никишин, Скоробрехова, 2018). Таким образом, наличие вокруг скребня *C. strumosum* лейкоцитарной капсулы можно рассматривать как свидетельство относительно более конфликтных взаимоотношений между паразитом и хозяином, тогда как фибробластическая капсула, например, в зубастой корюшке может отражать относительно менее конфликтные взаимоотношения. Надо подчеркнуть, что наличие лейкоцитарной капсулы не свидетельствует о нежизнеспособности паразита. Для экспериментальных исследований процесса инкапсуляции коринозом в толстошке мы использовали паразитов, извлеченных, в том числе, и из толстошек, зараженных естественным образом, и многие из этих скребней успешно прижились в экспериментальных рыбах.

Особенность всех исследованных капсул — внутренний слой, состоящий из остатков разрушенных клеток, которые, по всей видимости, поглощаются макрофагами среднего слоя капсулы. Другая особенность — определенное различие в составе среднего и наружного слоев капсулы. Основу среднего слоя составляют фибробласты с небольшим количеством коллагеновых волокон между ними, тогда как в наружном слое визуально преобладают лейкоциты и наблюдаются основная масса коллагеновых волокон и фиброциты. Эти результаты позволяют предполагать, что процесс образования капсулы в толстошке происходит в несколько этапов. На первом этапе сразу после проникновения скребней в полость тела хозяина они окружаются клетками, скорее всего макрофагами и/или лейкоцитами, которые достаточно быстро погибают, а их остатки сохраняются в виде плотного внутреннего слоя капсулы. На втором этапе формирования капсулы в нее мигрируют фибробласты и в относительно меньшей степени лейкоциты. Эти клетки формируют второй слой капсулы, при этом, однако, фибробласты продуцируют небольшое количество коллагеновых волокон. На третьем этапе продолжается миграция в состав капсулы лейкоцитов и фибробластов, трансформируемых в фиброциты,

и синтез коллагеновых волокон достигает своего максимума.

Существенных качественных различий в строении капсул, располагающихся на разных органах исследованных рыб, не обнаружено.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют, что взаимоотношения скребня *C. strumosum* с толстошкой Миддендорфа сходны с взаимоотношениями этого паразита с керчаком Стеллера и восточной бельдюгой. Во всех случаях гельминт окружается лейкоцитарной капсулой, состоящей из трех слоев лейкоцитов и фибробластов, а на его поверхности формируется толстый слой гликокаликса. Эти признаки характеризуют первую стратегию взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами. Наличие внутреннего слоя капсулы из разрушенных клеток может рассматриваться как аргумент в пользу участия гликокаликса в защите паразита от клеточной реакции организма хозяина на инвазию на начальном этапе образования капсулы.

Лейкоцитарная капсула в противоположность фибробластической вследствие преобладания в ее составе лейкоцитов может свидетельствовать об относительно меньшей сбалансированности системы скребень—паратенический хозяин. При этом скребень сохраняет свою жизнеспособность и инвазивен для дефинитивного хозяина. Возможно, срок жизни червя в этом случае может быть менее продолжительным, однако исследования в этом направлении не проводили.

Анализ клеточного состава слоев капсулы позволяет предположить трехэтапную схему ее формирования. На первом этапе к паразиту мигрируют макрофаги и лейкоциты, часть которых погибает, на втором в миграцию включаются фибробласты, на третьем синтез коллагеновых волокон фибробластами и фиброцитами достигает своего максимума. Для проверки этого предположения проведено экспериментальное исследование процесса формирования капсулы вокруг коринозом в толстошке, результаты которого изложены в следующем сообщении.

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме “Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии” № ААА-А17-117012710031-6.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Никишин В.П. Морфофункциональное разнообразие гликокаликса у ленточных червей // Успехи со- врем. биологии. 2016. Т. 136. № 5. С. 506–526.

- Никишин В.П. Модификации гликокаликса скребней // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 1. С. 42–54. <https://doi.org/10/7868/S000233291801006X>
- Никишин В.П., Скоробрехова Е.М. Инкапсуляция скребней *Corynosoma* sp. в резервуарных хозяевах двух видов // Докл. РАН. 2007. Т. 417. № 4. С. 566–569.
- Никишин В.П., Скоробрехова Е.М. Две стратегии взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 9. С. 1100–1109. <https://doi.org/10.1134/S0044513418090106>
- Петроченко В.И. Акантоцефалы домашних и диких животных. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 436 с.
- Петроченко В.И. Акантоцефалы домашних и диких животных. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 458 с.
- Пронина С.В., Пронин Н.М. Взаимоотношения в системах гельминты–рыбы (на тканевом, органном и организменном уровнях). М.: Наука, 1988. 176 с.
- Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Инкапсуляция скребня *Corynosoma strumosum* в рыбе *Hemichromis bimaculatus*: предварительное экспериментальное изучение // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2012. № 3. С. 52–58.
- Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Зависимость строения капсулы, окружающей скребня *Corynosoma strumosum* от видовой принадлежности естественного паратенического хозяина // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 6. С. 696–712. <https://doi.org/10.7868/S0002332913050160>
- Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Морфологические особенности скребня *Corynosoma strumosum* (Polyacanthocephala) в паратенических хозяевах бельдюге *Zoarces elongatus* (Kner, 1868) (Zoaridae) и палтусе *Hippoglossus stenolepis* (Schmidt, 1904) (Pleuronectidae) // Биология моря. 2017. № 1. С. 39–46.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2001. 197 с.
- Шарпило В.П., Саламатин Р.В. Паратенический паразитизм: становление и развитие концепции. Киев: ЛОГОС, 2005. 240 с.
- Шарпило В.П., Сонин М.Д., Лисицына О.И. Паратенический паразитизм: распространение и закономерности проявления // Вестн. зоологии. 1996. № 6. С. 3–10.
- Amin O.M., Heckmann R.A., Inchausti V., Vasquez R. Immature *Polyacanthorhynchus rhopalorhynchus* (Acanthocephala: Polyacanthorhynchidae) in venton, *Hoplias malabaricus* (Pisces) from Moca Vie River, Bolivia, with notes on its apical organ and histopathology // J. Helmintholog. 1996. V. 63. № 1. P. 115–119.
- Amin O.M., Heckmann R.A., Mesa R., Mesa E. Description and host relationships of cystacanths of *Polymorphus spindlatus* (Acanthocephala: Polymorphidae) from their paratenic fish hosts in Peru // J. Helmintholog. 1995. V. 62. № 2. P. 249–253.
- Bogitsh B.J. Histological and histochemical observations on the nature of the cyst of *Neoechinorhynchus cylindratus* in *Lepomis* sp. // Proc. Helmintholog. Soc. Washington. 1961. V. 28. № 1. P. 75–81.
- Marchand B., Grita-Timoulali Z. Comparative ultrastructural study of the cuticle of larvae and adults of *Centro-rhynchus milvus* Ward, 1956 (Acanthocephala, Centro-rhynchidae) // J. Parasitol. 1992. V. 78. № 2. P. 355–359.
- Morgenstern E. Vergleichende lichtoptische Untersuchungen im Rahmen elektronenmikroskopischer Arbeiten an ultradünnen Schnitten. II. Färbemethoden // Mikroskopie. 1969. Bd 25. S. 250–260.
- Reynolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. 1963. V. 17. № 1. P. 208–212.
- Skorobrekhova E., Nikishin V. Structure of capsule surrounding acanthocephalans *Corynosoma strumosum* in paratenic hosts of three species // Parasitol. Res. 2011. V. 108. № 2. P. 467–475. <https://doi.org/10.1007/s00436-010-2088-3>
- Skorobrekhova E., Nikishin V., Lisitsyna O. Structure of capsule around acanthocephalan *Corynosoma strumosum* from uncommon paratenic hosts – lizards of two species // Parasitol. Res. 2012. V. 110. № 1. P. 459–467. <https://doi.org/10.1007/s00436-011-2512-3>
- Taraschewski H. Host-parasite interactions in Acanthocephala: a morphological approach // Adv. Parasitol. 2000. V. 46. P. 1–179.

## Structure and Formation of Capsule Around Acanthocephalan *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 in Natural Paratenic Host – a Fish *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904. H. 1. Structure of Capsule from the Naturally Invaded Fish

E. M. Skorobrekhova<sup>1</sup> and V. P. Nikishin<sup>1, 2, #</sup>

<sup>1</sup>Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, ul. Portovaya, 18 Magadan, 685000 Russia

<sup>2</sup>North-East State University, ul. Portovaya, 13, Magadan, 685000 Russia

#e-mail: nikishin@ibpn.ru

Ultrastructure of the surface part of tegument of acanthocephalan *Corynosoma strumosum* and surrounding capsule in the fish *Hadropareia middendorffii* have been studied. There is a thick layer of glycocalyx on the surface of acanthocephalans' tegument supposedly protecting them from cellular response of the host. Main cellular elements of the capsule are represented by fibroblasts and leucocytes, allowing referring it to leucocytal type. No essential differences in capsule structure located in different organs of fish were revealed.

УДК 591.481.1+595.726

## ГРИБОВИДНЫЕ ТЕЛА ПАЛОЧНИКОВ (Phasmatodea: Insecta): СТРУКТУРА И ИСТОЧНИКИ ФОРМИРОВАНИЯ

© 2021 г. А. А. Панов®

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия  
®E-mail: tortrix@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.11.2018 г.  
После доработки 24.04.2019 г.  
Принята к публикации 24.04.2019 г.

Установлено, что грибовидные тела палочников формируются клетками Кеньона, собранными в многочисленные группы, причем отростки клеток Кеньона первоначально формируют индивидуальные пучки, следующие в чашечку. Найдено, что большинство таких пучков теряют обособленность уже в клеточном слое, поэтому в чашечку обычно входят сложные пучки. Обнаружено, что слияние пучков прогрессирует внутри чашечки, однако даже ножка сохраняет пучковое строение, а классическую концентрическую структуру имеют только доли. Показано, что у эмбрионов грибовидные тела образуются двумя пролиферативными центрами с одним нейробластом в каждом. Предположено, что эти нейробласты относятся к нейробластам II типа, а прародители групп клеток Кеньона – промежуточные нейральные прогениторы.

DOI: 10.31857/S0002332921010094

Палочники, или привидениевые, – относительно небольшой отряд насекомых. Современная фауна палочников насчитывает ~3000 видов, населяющих преимущественно субтропики и тропики (Grimaldi, Engel, 2005). Все палочники растительноядны, с ночной активностью и характеризуются длительными сроками эмбрионального и постэмбрионального развития. Большая часть современных палочников бескрыла. Форма их тела имитирует различные части растений: сучки, веточки или листья. Многим палочникам свойствен кататрепис. Простота содержания палочников некоторых видов в домашних условиях уже давно сделала их “домашними любимцами” и объектами экспериментальных исследований (Bedford, 1978).

Мозг палочников, включая грибовидные тела, один из важнейших нервных центров мозга насекомых, был впервые описан у *Carausius morosus* (Kühnle, 1913). В каждой половине мозга был обнаружен только один “глобулус” (совокупность тел собственных нейронов грибовидного тела), а “шапочка” (современная чашечка) была описана как массивный полушар, выпуклой стороной направленный от мозга. Было указано существование многочисленных входов мощных пучков волокон в чашечку со стороны слоя глобулярных клеток. Однако Кюнле не нашел какого-либо порядка в их расположении. Позже Ганстрем исследовал грибовидные тела у листовидки *Phyllium pulchrifolium* (Hanström, 1930) и более подробно

описал их у *C. morosus* и *Diapheromera femorata* (Hanström, 1940). У всех трех видов чашечка выглядела как единая нейропиллярная структура, пронизанная пучками волокон глобулярных клеток, которые, сходясь, формировали ножку. Ножка затем делилась на двураздельную балку (бета-долю), возвратный стебелек (альфа-долю) и так называемый нижний стебелек, идущий сбоку от центрального тела и описанный еще Кюнле как “нижний корешок”.

Особняком стоит находка, сделанная Гольмгреном (Holmgren, 1916), который у не определенного им южно-американского тропического крылатого (следовательно, по мнению Гольмгрена, более древнего) палочника обнаружил двураздельную чашечку и две обособленные группы глобулярных клеток. На этом основании он считал, что единая чашечка, найденная до этого у *Dixippus (Carausius)*, образовалась вторично.

Генезис грибовидных тел исследовался лишь однажды у *C. morosus*, причем только у эмбрионов (Malzacher, 1968). Автор обнаружил, что у этого палочника, как и у американского таракана, каждое грибовидное тело возникает из двух скопленных нейробластов. К моменту выхода личинки у *Carausius* двойная природа грибовидных тел исчезает благодаря слиянию зачатков и окончанию деятельности нейробластов.

Цель работы – подробное исследование структуры слоя клеток Кеньона и нейропиллярных от-

делов грибовидных тел у имаго, а также изучение их генезиса у эмбрионов и нимф.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Были исследованы: *C. morosus* Sinety – самки неизвестного возраста (8 экз.), *Extatosoma tiaratum* Macleay – самки неизвестного возраста (6 экз.), *Medauroidea extradentata* Brunner – самцы и самки неизвестного возраста (8 экз.), *Phasma gigas* L. – эмбрионы стадий VII<sub>2</sub>–VII<sub>7</sub> (15 экз.) и *Sungaya inexpectata* Zompro – самцы неизвестного возраста (6 экз.), нимфы разных возрастов (11 экз.), эмбрионы стадий III<sub>4</sub>–VII<sub>7</sub> (68 экз.). Эмбриональные стадии определяли по описаниям и рисункам Фурнье (Fournier, 1967). У наркотизированных имаго и нимф для облегчения доступа фиксатора внутрь головы срезали глаза и отрезанную по шее голову фиксировали в течение 3–4 сут в жидкости Буэна. Яйца вплавляли в дно восковой ванночки, которую заполняли забуференным рингером PBS (Phosphate Buffered Saline). Осторожно вскрывали хорион и далее разрезали оболочки, окружающие желток. Яйца палочников крайне богаты желтком, и эмбрионы ранних стадий находятся на его поверхности у заднего полюса яйца. Эмбрионы с желтком выдавливали из оболочек, затем эмбрионы отмывали от излишков плохо режущегося желтка и переносили на несколько суток в жидкость Буэна. У эмбрионов поздних стадий на голове прорезали собственную кутикулу эмбрионов. Вычлененные мозги имаго и эмбрионов заливали в парапласт, а 6- и 10-микронные срезы окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну (Ромейс 1953) или паральдегид-тионином с флоксином (ПТФ) (Панов, 1980). Цифровые изображения были получены с помощью микроскопа Leica DMR (Германия), снабженно-го камерой JVC KYF55B (Япония), и обработаны с помощью программы Adobe Photoshop CS2. Морфологические структуры измеряли вручную на растянутых цифровых отпечатках с помощью измерительной линейки с масштабом 0.35 мкм в 1 мм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Грибовидное тело имаго.* На обычных гистологических препаратах в грибовидных телах палочников можно различить два морфологических типа глобулярных клеток (клеток Кеньона). Клетки Кеньона 1-го типа характеризуются относительно крупными размерами и особенно тем, что содержимое их ядер собрано в единую округлую глыбку, окруженную светлым двориком (рис. 1а). Только при сильной дифференцировке железного гематоксилина или при окраске ПТФ в глыбке удастся различить мелкие ядрышки и участки хроматина. Именно такого типа клетки Кеньона можно видеть на рисунках и фотографиях, приве-

денных в цитированных выше работах (Kühnle, 1913; Hanström, 1930, 1940). Клетки Кеньона 2-го типа идентифицируются только по их ядрам, которые мелки, и хроматин в них распределен по всему ядру (рис. 1б). Слой цитоплазмы у этих клеток настолько тонок, что не различается при средних увеличениях светового микроскопа.

Встречаемость этих типов клеток Кеньона и их распределение в слое тел клеток грибовидных тел очень сильно различаются у исследованных видов палочников. Так, у *C. morosus* большинство особей имело только клетки Кеньона 1-го типа. Напротив, у исследованных экземпляров *E. tiaratum* клетки Кеньона большей частью имели ядра с равномерно распределенным хроматином, т.е. они могли быть отнесены ко 2-му типу. У некоторых особей были встречены и клетки Кеньона 1-го типа с содержимым ядра, собранным в компактную, сильно окрашивающуюся массу. Но их было немного, они лежали преимущественно на периферии, ближе к оболочке мозга, где были перемешаны с клетками Кеньона 2-го типа.

У имаго *S. inexpectata* и *M. extradentata* имелись клетки Кеньона обоих типов, но их распределение в клеточном слое было различным. У *Sungaya* клетки 2-го типа, особенно на ранних стадиях развития, небольшими группами концентрировались около чашечки (рис. 1е), а у *Medauroidea* они были собраны в две большие группы, по высоте занимавшие всю толщину клеточного слоя грибовидных тел (рис. 1б). У имаго исследованных видов тела клеток Кеньона образуют обычно единую массу, в которой нельзя выделить какие-либо клеточные группировки.

Как отмечено выше, уже Кюнле (Kühnle, 1913) обнаружил, что из слоя тел глобулярных клеток в нейропил чашечки входит множество пучков отростков клеток, которые затем сходятся в ножку. Подсчет числа этих пучков обнаружил сильные видовые различия (табл. 1). Пучки отростков сильно различаются по толщине и составу волокон. На гистологических препаратах, окрашенных железным гематоксилином, у самых тонких пучков имеется только один темноокрашенный центр, а у толстых пучков таких центров несколько (рис. 1в). Поскольку отростки клеток Кеньона собираются в пучки, можно утверждать, что сами клетки Кеньона имеют первичную организацию в виде групп (кластеров), простых или сложных. Сложность крупных групп была подтверждена полицентричностью пучков их отростков и результатами анализа структуры больших групп клеток 2-го типа у *M. extradentata* (рис. 1г). В этих группах самые мелкие ядра клеток 2-го типа, лежащие рядом с чашечкой, окрашиваются сильнее других, более удаленных от чашечки. На рис. 1г видно, что самые мелкие и темнее окрашенные ядра расположены не равномерным слоем, а собраны в



**Таблица 1.** Число пучков отростков клеток Кеньона, входящих в нейропиле чашечки

Вид	Стадия развития	Серия	Число пучков на правой/левой сторонах мозга
<i>Carausius morosus</i>	Самка	88-52-1	40/40
То же	»	88-52-3	43/41*
»	»	88-52-9	39/48
<i>Extatosoma tiaratum</i>	»	88-56-2	23(4)/18(4)**
<i>Medauroidea extradentata</i>	»	88-54-1	15/19
То же	»	88-54-2	18/17
<i>Sungaya inexpectata</i>	Самец	18-21-1	56/56
То же	»	18-24-1	67/64
»	Нимфа 1-го возр.	18-18-1	39/36
»	То же	18-18-2	37/44

Примечание. \* — из-за посредственной фиксации очень тонкие пучки не учитывались, \*\* — в скобках указано число наиболее крупных пучков.

несколько первичных групп, имеющих общий вход в чашечку. Было установлено, что чем меньшее число пучков пересекает чашечку, тем более толстыми и сложными по составу они являются. Это хорошо демонстрируется сравнением структуры чашечки у *S. inexpectata* и *E. tiaratum* (рис. 1в и д).

Составы клеток Кеньона, связанные с определенным пучком, могут различаться. Это могут быть клетки только 1-го типа, только 2-го типа либо обоих типов. В последнем случае клетки разных типов располагаются полярно: ближе к поверхности мозга располагаются клетки 1-го типа, а рядом с чашечкой — клетки 2-го типа. Такая поэтажность расположения разных типов клеток Кеньона четко выступает на ранних стадиях развития (рис. 1е).

Проходя через нейропиле чашечки, пучки отростков клеток Кеньона постепенно сливаются друг с другом, и поэтому чашечку покидает значительно меньшее число пучков, чем входит в нее. Большим своеобразием структуры характеризуется ножка грибовидного тела палочников. На всем ее протяжении сохраняется пучковая организация (рис. 2а). Только в месте перехода ножки в доли происходит реорганизация структуры, в результате которой доли становятся типично концентрически организованными структурами (рис. 2б).

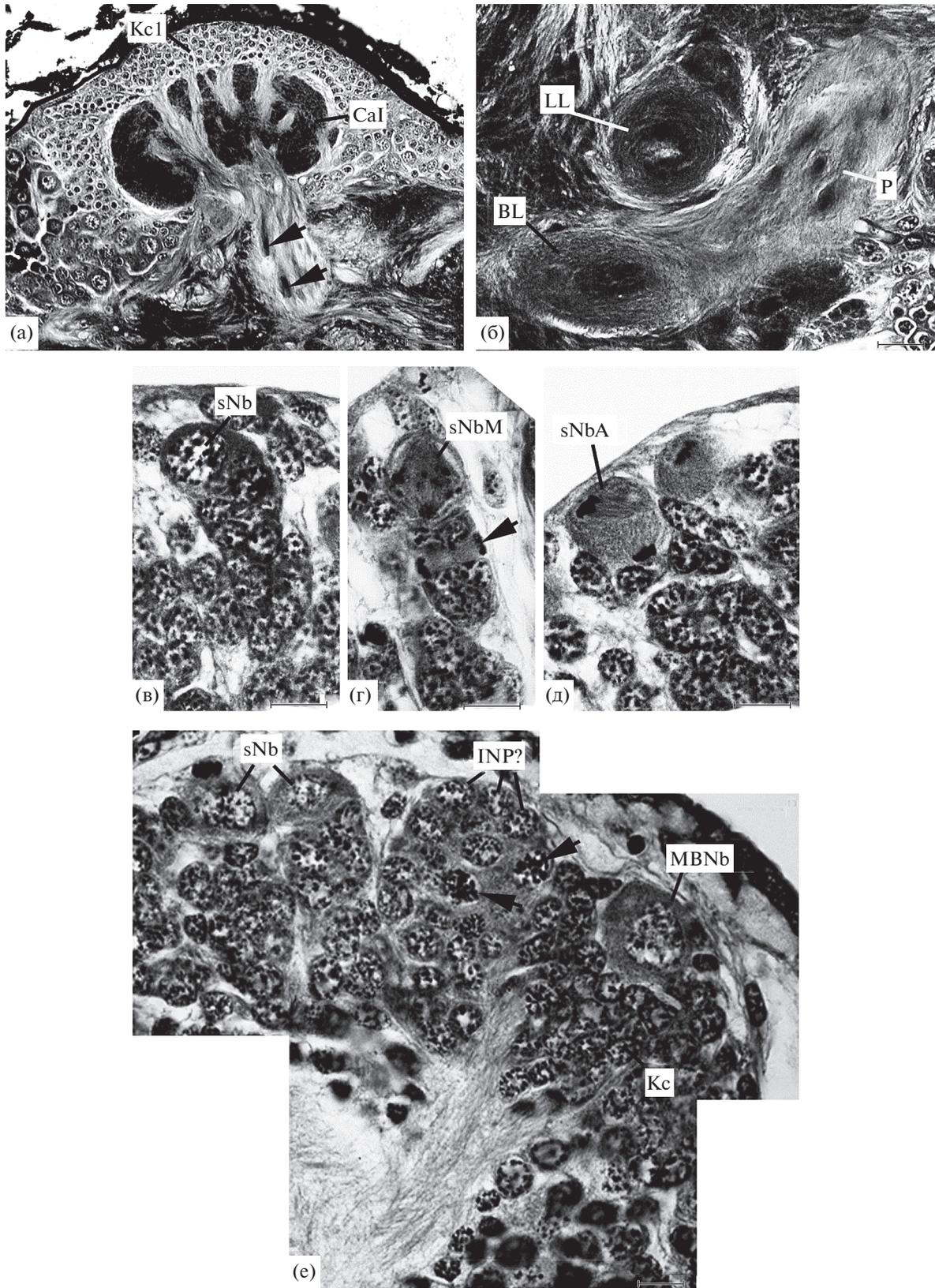
*Грибовидные тела эмбрионов.* Исследование развития грибовидных тел у *S. inexpectata* было начато со стадии  $V_5$ , на которой нейропиле центрального мозга был образован только комиссуральными волокнами. В клеточной коре имелись многочисленные одиночные нейробласты, возглавлявшие колонки клеток-потомков (рис. 2в). Нейробласты типично делились асимметрично, а

рядом с ними были встречены симметричные деления ганглиозных материнских клеток (рис. 2г, д).

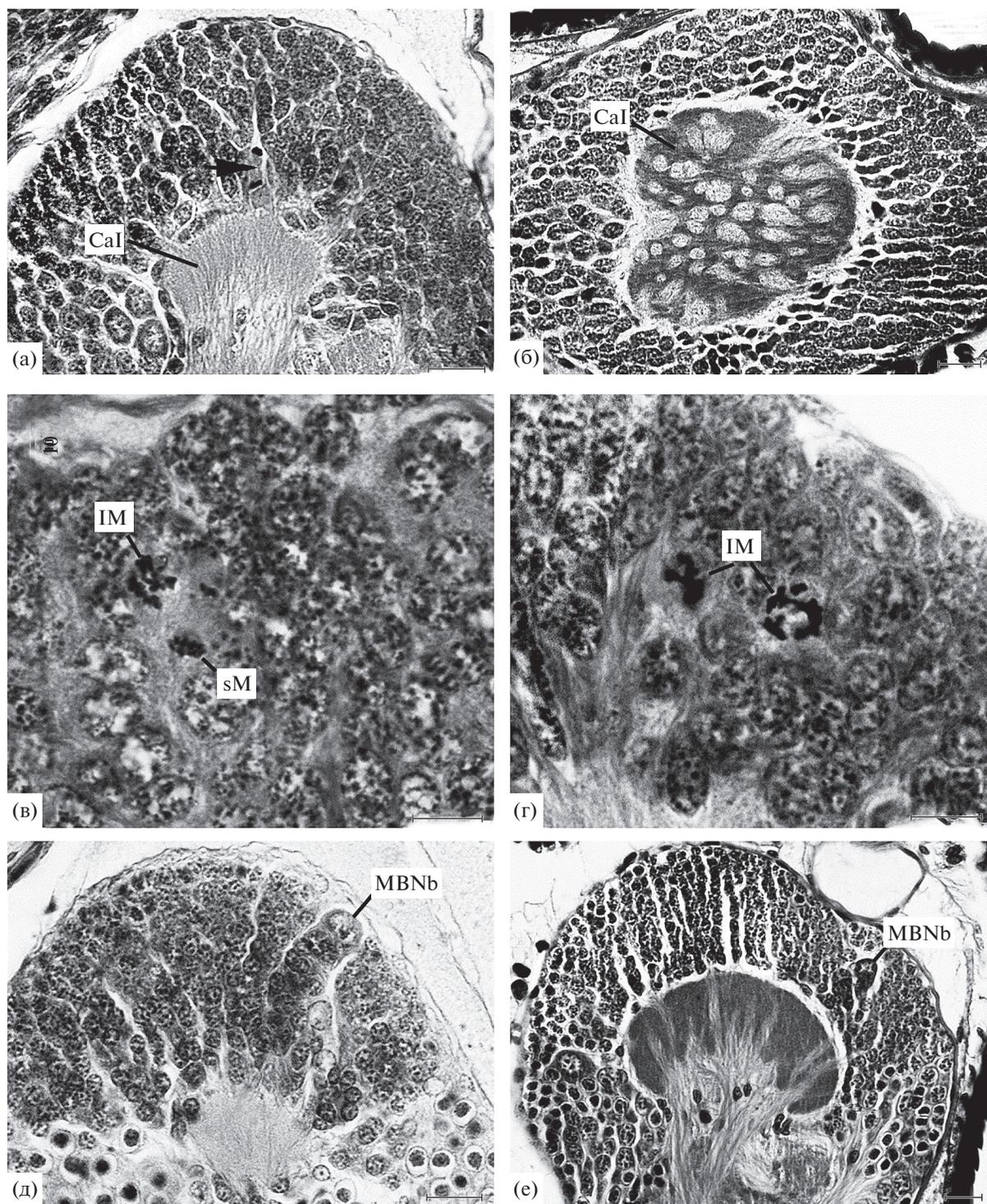
Первые отчетливые следы начала формирования грибовидных тел были обнаружены на эмбриональной стадии  $VI_2$  (~37% эмбриогенеза). К этому времени на дорсокаудальной поверхности нейропиля каждой протоцеребральной доли образуется небольшой бугорок, сформированный отростками уже образовавшихся немногочисленных клеток Кеньона (рис. 2е). Ножка и доли еще отсутствуют.

К началу стадии VII (46–54% эмбриогенеза) чашечка значительно увеличивается и на фронтальных срезах имеет вид перевернутой трапеции, основанием обращенной к клеточному слою. Отростки клеток Кеньона, входящие в основание трапеции, сконцентрированы преимущественно по ее краям. На этой стадии внутри чашечки появляются участки “синаптического” нейропиля, разделяющего проходящие пучки отростков клеток Кеньона. Хорошо сформированы не только ножка, но и доли. Таким образом, к стадии завершения обрастания желтка зародышем происходит формирование основных отделов грибовидных тел.

К стадии  $VII_2$  в чашечке сильно возрастает доля синаптического нейропиля и чашечка приобретает вид толстой двояковыпуклой линзы (рис. 3а). На протяжении позднего эмбриогенеза завершается формирование основных черт организации нейропилярных структур грибовидных тел, которые приобретают характеристики, свойственные имагинальным грибовидным телам. В чашечке, однако, синаптического нейропиля еще значительно меньше, чем у нимф и имаго, поэтому пучки отростков клеток Кеньона тесно сближены (рис. 3б).



**Рис. 2.** Грибовидные тела имаго и эмбрионов палочников (продолжение). а – *Carausius morosus*, чашечка и начало ножки; б – то же, сечения ножки и долей рядом с местом трифуркации ножки; в – *Sungaya inexpectata*, одиночный нейробласт с колонкой клеток-потомков; г – то же, одиночный нейробласт в метафазе митоза и ганглиозная материнская клетка в поздней анафазе; д – то же, асимметричное деление одиночного нейробласта; е – *S. inexpectata*, два пролиферативных центра грибовидного тела (а, б – имаго, в–д – эмбрион стадии V<sub>5</sub>, е – эмбрион стадии VI<sub>2</sub>). Масштаб: 10 (в–е), 20 (б) и 50 (а) мкм.



**Рис. 3.** Развитие грибовидных тел у эмбрионов *Sungaya inexpectata*. а – клетки Кеньона и чашечка (стрелкой указан митоз ганглиозной материнской клетки в анафазе); б – поперечное сечение чашечки; в – два типа митозов в пролиферативном центре; г – крупные митозы в пролиферативном центре; д – один из двух пролиферативных центров грибовидного тела; е – грибовидное тело с колонками клеток Кеньона и дегенерирующим пролиферативным центром (эмбриональные стадии: а – VII<sub>2</sub>, б – VII<sub>7</sub>, в – VI<sub>4</sub>, г – VII<sub>1</sub>, д – VII<sub>3</sub> и е – VII<sub>7</sub>). Масштаб: 10 (в, г) и 20 (а, б, д–е) мкм.

Тела клеток Кеньона у молодых эмбрионов невозможно отличить от тел соседних нейронов, и единственный способ их идентификации – про-

слеживать вход их отростков в будущую чашечку (рис. 2е). Только к стадиям VI<sub>5</sub> и VI<sub>6</sub> они начинают четко отличаться меньшими размерами их

ядер от соседних нейронов клеточной коры. Становится видно, что пучки волокон, входящие в чашечку, формируются определенными группами клеток Кеньона. В одних случаях эти группы клеток имеют классическую колонковидную форму, в других — группы гроздевидные, а отходящие от них пучки более толстые. Все клетки Кеньона выглядят одинаковыми. Ни на этой стадии, ни позже мы не обнаружили каких-либо особых клеток, которые были бы связаны с колонками клеток Кеньона.

На стадиях VII<sub>3</sub> и VII<sub>4</sub> основную массу клеток Кеньона образуют клетки того же типа, которые встречались на предыдущих стадиях развития. Клетки крайне бедны цитоплазмой, их ядра невелики, а глыбки хроматина равномерно заполняют ядро. По своей структуре они соответствуют клеткам Кеньона 2-го типа, найденным у имаго.

У *Sungaya* мы смогли уверенно идентифицировать нейробласты, связанные с грибовидными телами, только начиная со стадии VI<sub>2</sub> эмбриогенеза (рис. 2е). До этой стадии одиночные нейробласты, располагавшиеся в дорсолатеральном протоцеребруме между зачатками центрального комплекса и зрительных долей, ничем не отличались друг от друга. Поэтому нельзя было определить, какие из них — нейробласты грибовидных тел. Но у эмбрионов стадии VI<sub>2</sub>, как отмечено выше, уже формируется некоторое число клеток Кеньона, отростки которых формируют зачаток чашечки. Именно вхождение отростков клеток в зачаток чашечки позволяет точно идентифицировать источник их образования. Было установлено, что у *Sungaya* на этой стадии развития в составе каждого грибовидного тела имеются только два нейробласта, которые вместе со своим потомством образуют два пролиферативных центра (рис. 2е). В противоположность клеткам других типов, нейробласты богаты цитоплазмой. Поперечник нейробластов равен ~20, а их ядер ~14 мкм. Как и одиночные нейробласты клеточной коры, нейробласты грибовидных тел располагаются недалеко от перинейриума. Проксимальнее нейробласта обычно находится группа клеток с зернистыми ядрами поперечником ~8 мкм и крайне тонким слоем цитоплазмы. Некоторые из этих ядер находились в профазе митоза. Клетки Кеньона располагались вокруг каждого пролиферативного центра и имели ядра поперечником ~6 мкм.

Приблизительно такое же общее строение клеточный слой грибовидного тела сохраняет и на стадии VI<sub>4</sub>. К этому времени число клеток Кеньона значительно возрастает и пролиферативные центры отодвигаются один от другого. Поэтому веер волокон, входящих в чашечку, становится более широким. На этой стадии во всем объеме клеточного слоя грибовидных тел были встречены митозы, у которых поперечник экваториальной пла-

стинки был равен ~8 мкм. В дополнение к ним у эмбрионов стадий VI<sub>4</sub> — VI<sub>7</sub> в слое клеток, и особенно рядом с входом пучков отростков в чашечку, имелись более мелкие митозы поперечником ~5 мкм. От митозов первого типа их отличало также более плотное расположение хромосом в экваториальной пластинке (рис. 3в).

У эмбрионов стадии VII<sub>1</sub>, когда завершается обрастание желтка эмбрионом, в каждом грибовидном теле продолжают хорошо идентифицироваться два пролиферативных центра, в которых нейробласты находятся рядом с перинейриумом. Как и на предшествующих стадиях развития, рядом с ними лежат относительно крупные клетки с зернистыми ядрами. В клеточном слое грибовидных тел по-прежнему встречаются митозы двух типов: более мелкие располагаются рядом с чашечкой, а более крупные — по всему клеточному слою и рядом с нейробластом (рис. 3г). Деление самих нейробластов было встречено только однажды на стадии метафазы. Поэтому мы не можем полно их охарактеризовать. В клеточной коре остаются многочисленные одиночные нейробласты, сопровождаемые небольшими группами их потомков. На этой и на более поздних стадиях развития деления одиночных нейробластов встречались очень редко. У некоторых эмбрионов стадии VII<sub>3</sub> еще сохранилось поверхностное положение нейробластов грибовидных тел (рис. 3д), но позднее происходило их смещение в глубину клеточного слоя. Еще сильнее выступает колонковидное расположение клеток Кеньона. К концу эмбрионального развития пролиферативные центры сохраняются, но они становятся менее заметными среди многочисленных клеток Кеньона (рис. 3е).

Данные о ходе нейрогенеза у *S. inexpectata* получили полное подтверждение при исследовании поздних эмбрионов *P. gigas*, которые уже обросли желток (стадия VII). На стадии VII<sub>1</sub> клеточная кора местами была образована из колонок клеток с расположенными на их вершине одиночными нейробластами. Четко выделялись группы пролиферировавших клеток, формировавших центральный комплекс. В коре дорсального протоцеребрума с каждой стороны были хорошо видны два пролиферативных центра грибовидных тел во главе с двумя нейробластами, которые отличались от одиночных нейробластов значительно более крупными группами клеток-потомков. Клетки Кеньона были немногочисленны, и их тела не отличались морфологически от таковых у соседних нейронов. Как и у *Sungaya*, на ранних стадиях формирования грибовидных тел клетки Кеньона идентифицировались только благодаря вхождению их отростков в зачаток чашечки.

У эмбрионов стадии VII<sub>1</sub> нейробласты грибовидных тел лежали под самым перинейриумом, но в конце эмбриогенеза они погружались в массу

клеток Кеньона. На всех имевшихся стадиях эмбрионального развития были встречены митозы двух размеров: более крупные были найдены преимущественно недалеко от нейробластов, более мелкие – рядом с чашечкой. Уже со стадии VII<sub>2</sub> клетки Кеньона подразделялись на две категории, которые у *Sungaya* мы обозначили как клетки Кеньона 1-го и 2-го типов.

*Грибовидные тела нимф.* Развитие грибовидных тел в ходе нимфального развития было прослежено на примере *S. inexpectata*. Новорожденные нимфы имели грибовидные тела в целом имагинального типа. Однако у имевшихся в нашем распоряжении нимф все клетки Кеньона относились ко 2-му типу и число пучков их отростков было значительно меньше, чем у имаго (табл. 1). Нейробласты грибовидных тел достоверно обнаружены не были. Отсутствовали крупные митозы в слое клеток Кеньона, но были многочисленны мелкие митозы рядом с нейропилем чашечки. У нимф средних и старших возрастов происходит дифференциация клеток Кеньона на два типа, 1-й и 2-й, причем клетки 2-го типа располагаются слоем у наружной поверхности чашечки. Исследование единичных препаратов нимфального мозга *M. extradetata* подтвердило наступление дифференциации клеток Кеньона в ходе нимфального развития и концентрацию клеток 2-го типа у поверхности чашечки.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование показало, что при кажущейся простоте грибовидные тела палочников обладают сложной и весьма своеобразной организацией. Хотя у взрослого насекомого явно выступает унитарность структуры грибовидного тела, его развитие отчетливо свидетельствует об исходной бинарности грибовидных тел палочников. Это впервые было предположено Гольмгреном (Holmgren, 1916), который на заре изучения нервной системы насекомых вообще считал, что исходное число глобулосов у *Pterygota* – два. Бинарность закладки грибовидных тел у *Carausius* была продемонстрирована Мальцахером (Malzacher, 1968) и подтверждена в данной работе. Это значит, что по общему характеру организации грибовидных тел палочники гораздо ближе к предполагаемому исходному типу, широко распространенному среди гемиметаболических насекомых (Farris, 2005), чем родственные им прямокрылые, у которых генезис грибовидных тел существенно отличается от предполагаемого исходного типа (Панов, 2019).

Вторая характерная особенность грибовидных тел палочников – объединение клеток Кеньона в отдельные группы. Отростки клеток группы формируют единый пучок, который обособленно, или сливаясь с себе подобными, входит в нейропиле чашечки. Эти группы нейронов очень напо-

минают так называемые линиджи (lineages), которые формируют клеточную кору центральной нервной системы насекомых и представляют собой совокупности клеток, последовательно происходящих от одного родоначальника. Их отростки объединяются в общий пучок, имеющий единый вход в нейропиле и единую зону концевых ветвлений в нейропиле (Lovick *et al.*, 2013; Wong *et al.*, 2013). Эти группы клеток формируются непосредственно нейробластами типа I или в случае нейробластов типа II – промежуточными нейральными прогениторами.

У палочников каждой чашечке соответствуют только два нейробласта и несколько десятков пучков отростков клеток Кеньона. Так как пучки в основном сложные, число линиджей клеток Кеньона в каждом грибовидном теле может быть значительным. Следовательно, можно предположить, что нейробласты грибовидных тел палочников – нейробласты II типа, при делении которых образуются не ганглиозные материнские клетки, а промежуточные нейральные прогениторы (Bello *et al.*, 2008; Boone, Doe, 2008). Предположительно именно их крупные митозы наблюдались у эмбрионов стадий VI и VII *Sungaya* почти во всем объеме клеточного слоя грибовидного тела. К сожалению, мы не смогли идентифицировать этот тип пролиферирующих клеток, но состав клеток Кеньона позволяет предположить значительную продолжительность их образования нейробластами и длительность их митотической активности. Поэтому можно думать, что клетки Кеньона 1-го типа являются наиболее “старыми” глобулярными нейронами, внучатыми потомками наиболее рано образовавшихся промежуточных нейральных прогениторов и дочерними клетками более ранних ганглиозных материнских клеток.

Клетки Кеньона 2-го типа, соответственно, являются наиболее “молодыми” глобулярными нейронами. Полярность расположения этих двух типов клеток в линиджах и концентрация более мелких митозов около поверхности чашечки позволяют предположить, что в ходе нейрогенеза клеток Кеньона ганглиозные материнские клетки смещаются в основание группы, там делятся, и вновь образованные нейроны отодвигают более старые ближе к поверхности мозга. Это хорошо иллюстрируется строением клеточной коры грибовидных тел преимущественно на преимагинальных стадиях и у некоторых имаго. В итоге возникшие в разное время предполагаемые промежуточные нейрональные прогениторы образуют линиджи разного возраста. Поэтому у нимф последних возрастов и имаго часть (или большинство) пучков волокон, входящих в нейропиле чашечки, образуются “старыми” клетками Кеньона, для которых характерно объединение содержимого ядра в единую глыбку. Линиджи сред-

него возраста включают в себя как “старые” клетки Кеньона, лежащие дальше от чашечки, так и “молодые”, для которых характерно диспергированное состояние содержимого ядра и “отсутствие” цитоплазмы, не видимой при средних увеличениях светового микроскопа. Наконец, могут встречаться пучки отростков, образованные только “молодыми” клетками Кеньона — потомками наиболее поздно сформированных промежуточных нейральных прогениторов и ганглиозных материнских клеток.

Насколько уникальным делает нейрогенез грибовидных тел палочников предполагаемая природа нейробластов грибовидных тел как нейробластов II типа? Впервые такие нейробласты были обнаружены при изучении нейрогенеза в центральном отделе мозга личинки дрозофилы (Bello *et al.*, 2008; Woone, Doe, 2008). Было найдено, что в каждой половине мозга у личинки дрозофилы имеются 8 нейробластов II типа, потомки которых участвуют в построении имагинального центрального комплекса (Riebli *et al.*, 2013). Эти нейробласты последовательно обнаруживаются уже у эмбрионов дрозофилы, начиная со стадии II, и уже у эмбрионов продуцируют промежуточные нейральные прогениторы, ганглиозные материнские клетки и нейроны, участвующие в построении имагинального центрального комплекса (Walsh, Doe, 2017; Alvarez, Diaz-Benjumea, 2018).

До сих пор остается неизвестным, имеются ли у дрозофилы нейробласты типа II в других отделах мозга или в туловищных ганглиях. Функциональная задача нейробластов II типа — производство большого числа нейронов. Такая задача может стоять перед нейробластами грибовидных тел, нервного центра, характеризующегося у многих насекомых многочисленными собственными нейронами. Действительно, у *Cybister lateralimarginalis*, одного из жуков-плавунцов, обладающего мощно развитыми грибовидными телами, в них был найден такой набор пролиферирующих клеток, который позволил предположить, что у этого насекомого нейробласты грибовидных тел относятся ко II типу (Панов, 2014). Совокупность приведенных выше фактов позволяет предполагать, что нейробласты, обнаруженные в грибовидных телах палочников, также могут быть II типа.

Автор благодарит Т.В. Компанцеву (Московский зоопарк) за предоставление яиц, нимф и взрослых особей *S. inexpectata*, нимф *M. extradentata* и яиц *P. gigas*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Панов А.А. Новый, необычный (по крайней мере для жуков) способ продуцирования клеток Кеньона, найденный у жука-плавунца *Cybister lateralimarginalis* Deg. (Coleoptera: Dytiscidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 2. С. 150–154.

Панов А.А. Пролиферация и дифференцировка: два последовательных этапа активности пролиферативных центров в грибовидных телах эмбрионов сверчков *Gryllus bimaculatus* и *Acheta domestica* и пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* (Insecta: Orthoptera) // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. № 3. С. 273–283.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 718 с.

Alvarez J.-A., Diaz-Benjumea F.J. Origin and specification of type II neuroblasts in the *Drosophila* embryo // Development. 2018. V. 145. Iss. 7. P. 1–10. doi:10.1242/dev.158394.

Bedford G.O. Biology and ecology of the Phasmatodea // Ann. Rev. Entomol. 1978. V. 23. P. 125–149.

Bello B.C., Izergina N., Caussinus E., Reichert H. Amplification of neural stem cell proliferation by intermediate progenitor cell in *Drosophila* brain development // Neural Dev. 2008. V. 3. Iss. 5. P. 1–17.

Boone J.Q., Doe C.Q. Identification of *Drosophila* type II neuroblast lineages containing transit amplifying ganglion mother cells // Dev. Neurobiol. 2008. V. 68. P. 1185–1195.

Farris S.M. Evolution of insect mushroom bodies: old clues, new insights // Arthr. Str. Dev. 2005. V. 34. Iss. 3. P. 211–234.

Fournier B. Échelle résumée des stades du développement embryonnaire du phasme *Carausius morosus* Br. // Act. Soc. Linn. Bordeaux. 1967. Sér. A. V. 104. P. 1–30.

Grimaldi D.A., Engel M.S. Evolution of the Insects. Cambridge: Camb. Univ. Press, 2005. 755 p.

Hanström B. Über das Gehirn von *Termops nevadensis* und *Phyllum pulchrifolium*, nebst Beiträgen zur Phylogenie der *Corpora pedunculata* der Arthropoden // Z. Morphol. Ökol. Tiere. 1930. Bd 19. S. 732–773.

Hanström B. Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen // Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. 1940. Ser. 3. Bd 18. H. 8. S. 1–266.

Holmgren N. Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychäten, Onychophoren, Xyphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten // Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. 1916. Bd 56. H. 1. S. 1–303.

Kühnle K.F. Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia*) // Jen. Z. Naturwiss. 1913. Bd 50. S. 147–246.

Lovick J.K., Ngo K.T., Omoto J.J., Wong D.C., Nguyen J.D., Hartenstein V. Postembryonic lineages of the *Drosophila* brain: I. Development of the lineage-associated fiber tracts // Dev. Biol. 2013. V. 384. P. 228–257.

Malzacher P. Die Embryogenese des Gehirns paurometaboler Insekten. Untersuchungen an *Carausius morosus* und *Periplaneta americana* // Z. Morphol. Ökol. Tiere. 1968. Bd 62. H. 2. S. 103–161.

Panov A.A. Demonstration of neurosecretory cells in the insect central nervous system // Neuroanatomical Techniques / Eds Strausfeld N.J., Miller T.A. New York; Heidelberg; Berlin: Springer Verlag, 1980. P. 25–50.

Riebli N., Viktorin G., Reichert H. Early-born neurons in type II neuroblast lineages establish a larval primordium and integrate into adult circuitry during central complex development in *Drosophila* // *Neural Dev.* 2013. V. 8. Iss. 6. P. 1–17.

Walsh K.T., Doe C.Q. *Drosophila* embryonic type II neuroblasts: origin, temporal patterning, and contribution to

the adult central complex // *Development.* 2017. V. 144. P. 4552–4562.

Wong D.C., Lovick J.K., Ngo K.T., Borisuthirattana W., Omoto J.J., Hartenstein V. Postembryonic lineages of the *Drosophila* brain: II. Identification of the lineage projection patterns based on MARCM clones // *Dev. Biol.* 2013. V. 384. P. 258–289.

## **Mushroom Bodies of Stick and Leaf Insects (Phasmatodea: Insecta): Structure and Sources of Formation**

**A. A. Panov<sup>#</sup>**

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii prosp. 33, Moscow, 119071 Russia*

*<sup>#</sup>e-mail: tortrix@yandex.ru*

It is established that mushroom bodies of stick insects are formed by Kenyon cells collected in numerous groups of cells whose processes originally form the individual bunches following into the calyx. The majority of such bunches lose identity already in a cellular layer therefore the complex bunches usually enter the calyx. Though merge of bunches progresses in the calyx, even the pedunculus keeps the fascicular building, and only lobes have classical concentric structure. In embryonic time mushroom bodies are formed by two proliferative centers with one neuroblast per center. It is supposed that neuroblasts of mushroom bodies of stick insects are neuroblasts of the type II, and groups of Kenyon cells are built by intermediate neural progenitors.

УДК 630\*182.5

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗАПАСОВ ФИТОМАССЫ И БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ДРЕВОСТОЯХ ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЭВЕНКИИ (НА ПРИМЕРЕ МАЛОГО ВОДОСБОРНОГО БАССЕЙНА)

© 2021 г. С. Г. Прокушкин\*, @, О. А. Зырянова\*, А. С. Прокушкин\*

\*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра “Красноярский научный центр СО РАН”, Академгородок, 50, стр. 28, Красноярск, 660036 Россия

@E-mail: stanislav@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 28.09.2018 г.

После доработки 17.10.2019 г.

Принята к публикации 06.11.2019 г.

Впервые для водосборного бассейна в Центральной Эвенкии методом модельных деревьев выявлено изменение состава, структуры и запасов фитомассы и биогенных элементов в лиственничниках в зависимости от возраста древостоев. Определено, что основные массообразующие компоненты в фитомассе всех насаждений – стволовая и корневая фракции, причем с возрастом увеличивается доля стволовой фитомассы и снижаются доли ветвей и хвои. Установлено, что содержание корней мало изменяется с возрастом древостоя, что подтверждает гипотезу о ежегодном преобладающем инвестировании углерода в корни деревьев лиственницы в криолитозоне. Показано, что наибольшие запасы углерода аккумулированы в перестойных насаждениях, азота – в хвое молодняков.

DOI: 10.31857/S0002332921010112

Лиственничные леса севера Евразии относятся к бореальным экосистемам высоких широт, растущим на многолетнемерзлых почвах. Они выполняют почвозащитные и климаторегулирующие функции глобального масштаба, сохраняя нетронутой многолетнюю мерзлоту, таяние даже 10% которой может к концу XXI в. дополнительно увеличить концентрацию углекислого газа в атмосфере на 80 ppm и температуру воздуха на планете на 0.7°C (Raupach, Canadell, 2008), ускорив процесс потепления климата.

Роль высокоширотных лесов в цикле углерода в условиях климатических изменений до сих пор до конца не выяснена (Schulze *et al.*, 1999; Chapin *et al.*, 2000; Jarvis *et al.*, 2001; и др.). Подчеркивается лишь неопределенность, существующая в отношении запасов углерода в северных лесах и их почвах (Вудвелл, Хафтон, 1997), а также тот факт, что их отличительная черта по сравнению с другими лесами – высокая доля (в процентах) корней в общей фитомассе экосистем, что характерно для олиготрофных (особенно по запасам азота) почв (Ruess *et al.*, 1996). Поэтому оценка фактических запасов фитомассы лесов высоких широт и ее распределения по отдельным фракциям важна для понимания изменения потоков углерода и других биогенных элементов при глобальном потеплении. Подобные данные также необходимы для более

полного учета лесных ресурсов и обоснования различных лесохозяйственных мероприятий, направленных на выращивание лесов разного назначения.

Оценка фитомассы древостоев по составляющим фракциям – трудоемкий процесс. К настоящему времени в системе Государственного учета лесного фонда (ГУЛФ) накоплен огромный объем данных в основном о запасах стволовой древесины, составлены многочисленные региональные таблицы хода роста (ТХР), сведения же о запасах и продуктивности фитомассы лесов отрывочны и малочисленны (Исаев и др., 1993; Ваганов и др., 2005; Жукова и др., 2008; Демаков и др., 2015; и др.). Ликвидировать эту диспропорцию предложил В.А. Усольцев (Усольцев, 2002) путем сопряжения банков данных ГУЛФ по запасам стволовой древесины и традиционных нормативов (ТХР) с данными о фитомассе лесов на основе многофакторных регрессионных моделей. Последние предусматривают оценку фитомассы или ее переводных коэффициентов по основным массообразующим показателям, входящим в состав ГУЛФ и ТХР. На основе предложенного подхода была дана оценка биологической продуктивности лесных экосистем Северной Евразии, а также был проведен ее географический анализ (Усольцев, 2001, 2013, 2016).

Для лиственничных лесов среднесибирского сектора криолитозоны, сформированных лиственницей Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., данные о запасах и продуктивности фитомассы древостоев и ее структуре единичны (Kajimoto *et al.*, 1999, 2006; Плешиков и др., 2002; Прокушкин и др., 2008; Данилин, 2009) и не могут адекватно характеризовать особенности фитомассы лесных экосистем региона в целом. С помощью результатов данного исследования мы попытались хотя бы частично заполнить информационное “белое пятно”.

На обширных территориях при характеристике насаждений, оценке запасов фитомассы древостоев и отдельных ее компонентов целесообразно не только использовать классический метод их определения на пробных площадях (ПП), но и совмещать его с бассейновым подходом (Трифенова, 2005). Данный подход позволяет выявить эколого-лесоводственные особенности территории и оценить миграционно-вещественные потоки всего биогеохимического комплекса водосборного бассейна (Путилин, Шкаруба, 2011). В гористых условиях Средней Сибири с развитой сетью водосборных бассейнов малых рек и ручьев применение этого подхода позволяет получать количественные оценки территории и применять ГИС-технологии.

Цель работы – в модельном бассейне на основании лесостроительных материалов и выполненных наземных исследований провести инвентаризацию лесных фитоценозов, выявить особенности орографического распределения и возрастной структуры древостоев, оценить запас фитомассы лиственничных древостоев и отдельных ее компонентов (корней, стволовой древесины, ветвей, хвои) и определить в них запасы биогенных элементов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории Нижнетунгусского округа лиственничных и лиственнично-темнохвойных северотаежных лесов Ангаро-Тунгусской таежной провинции Среднесибирской лесорастительной области (Углерод..., 1994). Климат района резко-континентальный со среднегодовой температурой воздуха  $-9.5^{\circ}\text{C}$ , средней температурой января  $-36.7^{\circ}\text{C}$ , средней температурой июля  $16.3^{\circ}\text{C}$  (Справочник..., 1967, 1969). Годовое количество осадков 322 мм. Почвы, положительными температурами в верхнем 20-сантиметровом слое которых держатся  $<4$  мес. в году, относятся к мерзлотным сезонно-талым или очень холодным и по трофическим свойствам характеризуются как олиготрофные (Абаимов и др., 1996).

Объектами исследования были чистые насаждения лиственницы Гмелина в бассейне руч. Кулингдан (приток р. Кочечум,  $64^{\circ}19'$  с.ш.,

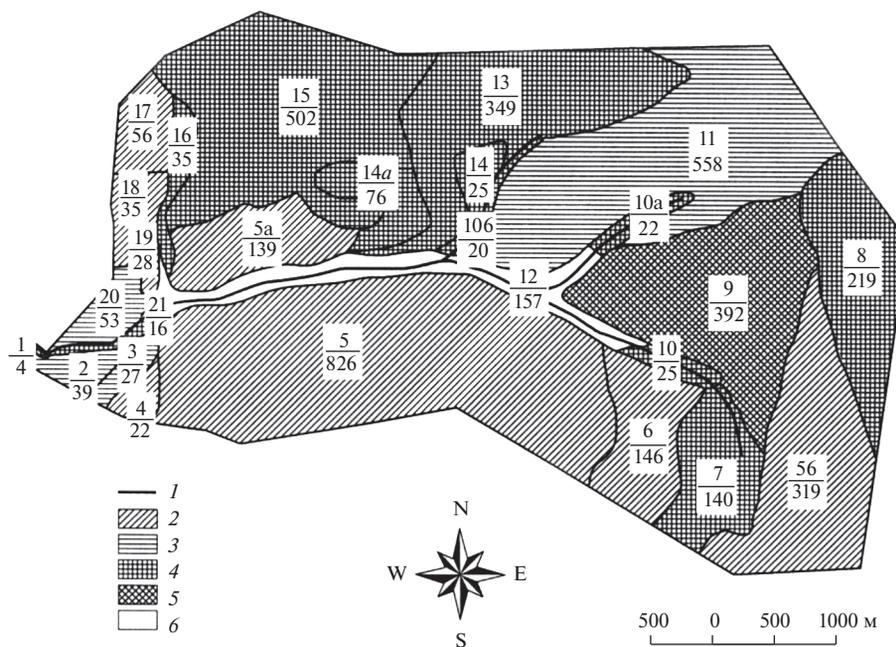
$100^{\circ}15'$  в.д.), русло которого делит водосборную площадь на две примерно равные части северо-западной и юго-восточной ориентации. Для определения площади выделов и всего водосбора использовали крупномасштабную топографическую карту М 1 : 25 000, оцифрованную с помощью ГИС-технологий, в результате чего были получены векторные слои с привязкой к масштабу (рис. 1).

С помощью имеющихся лесостроительных материалов (Лесохозяйственный..., 2001), дополнительно заложенных топоэкологических профилей и девяти ПП были уточнены таксационные показатели древостоев и дана лесотаксационная характеристика лиственничников во всех выделах с указанием средней высоты ( $H$ , м), диаметра ( $D$ , см), полноты и запаса древостоев.

Запасы фитомассы и ее распределение по отдельным компонентам дерева у лиственницы были определены в древостоях разных возрастных групп: молодняках ( $<40$  лет), средневозрастных и приспевающих (50–100 лет), спелых (101–140 лет) и перестойных ( $>140$  лет) (табл. 1). Для учета надземной фитомассы использовали 57 модельных деревьев (табл. 2), у которых отдельно взвешивали стволовую часть и ветви вместе с хвоей. Затем брали каждую пятую охвоенную ветку, у которой хвою отделяли и взвешивали отдельно.

В криолитозоне лиственница Гмелина формирует поверхностную корневую систему. В связи с этим запасы подземной фитомассы определяли путем непосредственной раскопки всей корневой системы у восьми деревьев в молодняках и по одному дереву у лиственниц старших возрастов. Для учета все фракции корней: скелетные, проводящие и физиологически активные окончания. Корни отмывали от почвы и высушивали. Средний образец каждой фракции (древесины стволов, ветвей, хвои и корней) высушивали до абсолютно сухой массы (а.с.м.) и взвешивали.

Оценку запасов фитомассы различных фракций (компонентов) древостоев на территории водосборного бассейна проводили в разных возрастных группах лиственничников на основе регрессионного анализа и соотношений этих компонентов (в процентах) у модельных деревьев (Шмидт, 1984). Основным массообразующим параметром в обоих вариантах расчетов была стволовая древесина. Выбор относительных, а не абсолютных значений был обусловлен высокой индивидуальной изменчивостью отдельных морфологических параметров у деревьев ( $K_v = 43-74\%$ , где  $K_v$  – коэффициент вариации) (Данилин, 2009). При этом возникают существенные трудности для интерпретации данных и обсуждения результатов. Подобный подход позволил точнее оценить общие и специфические закономерности распределения фитомассы отдельных компонентов дерева в зависимости от возраста.



**Рис. 1.** Распределение насаждений и их площади на водосборном бассейне руч. Кулингдакан; числитель – номер выдела, знаменатель – площадь, га. 1 – поймы ручья, 2 – молодняки (<40 лет), 3 – спелые (120–140 лет), 4 – перестойные (>140 лет), 5 – гари, 6 – не покрытые лесом.

**РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

*Структура надземной фитомассы древостоев.*  
 На территории бассейна все древостои сформировались после сильных низовых пожаров конца XIX–начала XX в. В основном это одновозрастные древостои с полнотой 0.4–0.6 и максимальными запасами 80–100 м<sup>3</sup>/га (табл. 2). Только в

пойме ручья и пониженных местообитаниях встречаются сохранившиеся отдельные деревья и участки лиственничников допозарной генерации в возрасте 180–260 лет. В целом наиболее продуктивные древостои (IV–V бонитеты) сформировались в средней и верхней частях коренного склона юго-западной экспозиции. В 1960–1980-х гг. значительная часть древостоев бассейна была по-

**Таблица 1.** Распределение площадей и запасов древостоев лиственницы по возрастным группам в водосборном бассейне

Возрастные группы	Число выделов	Площадь, га, доля общей площади, %	Запас*, м <sup>3</sup> , доля общего запаса, %	Запас фитомассы**, т а.с.м. доля общего запаса, %
Молодняки (<40 лет)	9	$\frac{2129}{57.8}$	$\frac{28184.9}{26.4}$	$\frac{14797}{26.6}$
Спелые (120–140 лет)	4	$\frac{123}{3.4}$	$\frac{6992.4}{6.5}$	$\frac{3671}{6.6}$
Перестойные (>140 лет)	11	$\frac{1429}{38.8}$	$\frac{71593.5}{67.1}$	$\frac{37114}{66.8}$
Итого	24	$\frac{3681}{100}$	$\frac{106770.8}{100}$	$\frac{55582}{100}$

Примечание. \* – данные приведены по лесостроительным материалам (Лесохозяйственный регламент Эвенкийского лесничества от 01.01.2001), уточненным по таблицам хода роста (Бондарев, 1995) при сплошном перечете на пробных площадях; \*\* – запасы получены на основании плотности древесины лиственницы 525 кг/м. <http://brigadeer.ru/svoystva-drevesiny/plotnost-drevesiny-tablica-i-drugie-fizicheskie-svoystva.html>

**Таблица 2.** Таксационная характеристика древостоев лиственницы на пробных площадях (ПП) и распределение надземной фитомассы по отдельным компонентам модельных деревьев

№ ПП	Таксационные показатели древостоев				Число моделей, шт.	Среднее содержание фитомассы по фракциям*			
	возраст, лет	$\frac{D, \text{ см}}{H, \text{ м}}$	полнота	запас, м <sup>3</sup> /га		стволовая	ветви	хвоя	сумма
Молодняки (<40 лет)									
1	25–40	$\frac{2.3}{2.7}$	0.6	10.0	8	$\frac{142.7 \pm 55.65}{64.5 \pm 5.1}$	$\frac{57.4 \pm 21.93}{21.7 \pm 3}$	$\frac{40.3 \pm 17.04}{13.8 \pm 2.2}$	$\frac{240.3 \pm 93.73}{100}$
Средневозрастные и приспевающие (50–100 лет)**									
1a	50	$\frac{6.8}{9.5}$	0.6	72.8	8	$\frac{15.8 \pm 6.54}{84.6 \pm 0.98}$	$\frac{2.4 \pm 1.17}{10.8 \pm 0.78}$	$\frac{0.9 \pm 0.39}{4.3 \pm 0.40}$	$\frac{19.0 \pm 8.08}{100}$
6	70–100	$\frac{5.8}{7.3}$	0.4	35.5	6	$\frac{15.1 \pm 5.88}{86.9 \pm 3.59}$	$\frac{0.9 \pm 0.24}{10.5 \pm 2.96}$	$\frac{0.3 \pm 0.09}{2.8 \pm 0.86}$	$\frac{16.3 \pm 6.2}{100}$
5	90	$\frac{6.5}{7.2}$	0.4	27.7	7	$\frac{13.5 \pm 5.31}{88.9 \pm 1.03}$	$\frac{1.7 \pm 0.8}{7.6 \pm 0.83}$	$\frac{0.7 \pm 0.29}{6.4 \pm 0.32}$	$\frac{10.7 \pm 3.59}{100}$
2	100	$\frac{10.9}{11.2}$	0.6	79.2	9	$\frac{8.4 \pm 1.2}{87.2 \pm 1.72}$	$\frac{1.1 \pm 0.3}{9.6 \pm 1.53}$	$\frac{0.3 \pm 0.08}{3.0 \pm 0.37}$	$\frac{9.7 \pm 1.54}{100}$
3	100	$\frac{10.5}{11.5}$	0.6	97.5	4	$\frac{33.3 \pm 0.55}{88.2 \pm 1.56}$	$\frac{4.2 \pm 0.54}{8.7 \pm 1.2}$	$\frac{1.5 \pm 0.2}{3.1 \pm 0.44}$	$\frac{39.1 \pm 0.19}{100}$
Среднее содержание фитомассы по группе						$\frac{2.0 \pm 0.59}{9.44 \pm 1.03}$	$\frac{0.7 \pm 0.23}{3.92 \pm 1.14}$	$\frac{19.0 \pm 5.31}{100}$	
Спелые (100–140 лет)									
4	130	$\frac{4.1}{4.3}$	0.5	22.3	9	$\frac{7.6 \pm 3.21}{85.1 \pm 2.8}$	$\frac{0.7 \pm 0.24}{9.7 \pm 1.5}$	$\frac{0.4 \pm 0.12}{5.4 \pm 1.26}$	$\frac{8.7 \pm 3.53}{100}$
Перестойные (≥140 лет)									
7	150–260	$\frac{11.0}{8.6}$	0.4	44.1	14	$\frac{33.4 \pm 11.73}{83.7 \pm 4.48}$	$\frac{2.6 \pm 0.64}{11.7 \pm 3.16}$	$\frac{1.0 \pm 0.23}{4.7 \pm 1.34}$	$\frac{37.0 \pm 12.25}{100}$
8	180	$\frac{12.1}{10.6}$	0.5	72.1	10	$\frac{71.7 \pm 25.9}{90.4 \pm 1.77}$	$\frac{3.7 \pm 1.04}{7.6 \pm 1.42}$	$\frac{1.0 \pm 0.24}{2.2 \pm 0.43}$	$\frac{76.4 \pm 26.62}{100}$
Среднее содержание фитомассы по группе						$\frac{52.5 \pm 19.14}{87.05 \pm 3.35}$	$\frac{3.1 \pm 0.57}{9.65 \pm 2.05}$	$\frac{1.0 \pm 0.01}{3.45 \pm 1.25}$	$\frac{56.7 \pm 19.72}{100}$

Примечание. \* – числитель – фитомасса, кг а.с.м.; знаменатель – доля надземной массы, %; \*\* – модельные деревья взяты с ПП из другого бассейна; *D* – диаметр, *H* – высота.

вторно уничтожена катастрофическими лесными пожарами.

Анализ пространственного распределения насаждений лиственницы разных возрастных групп показал, что молодняки занимают 57.8, перестойные древостои – 38.8, а спелые – лишь 3.4% общей площади бассейна (табл. 1). При этом запасы фитомассы стволовой древесины в молодняках составляют 14 797, спелых и перестойных лиственничниках – 3671 и 37114 т соответственно (табл. 1). Общий запас фитомассы стволовой древесины в рассматриваемом бассейне составил 55 582 т а.с.м.

Исследование распределения запасов фитомассы модельных деревьев лиственницы по отдельным фракциям (корни, стволовая древесина, ветви, хвоя) позволило установить, что во всех возрастных группах в надземной части древостоев преобладает стволовая фракция (табл. 2). При этом с увеличением возраста древостоев происходит существенное увеличение и ее доли в общей фитомассе дерева: если в молодняках стволовая древесина в среднем составляет  $64.6 \pm 5.1\%$  всей надземной фитомассы дерева, то в спелых и перестойных древостоях она достигает  $85.2 \pm 1.8\%$  и  $89.4 \pm 1.4\%$  соответственно. Подобная тенденция

была отмечена и в объединенной средневозрастно-приспевающей возрастной группе, где с увеличением возраста древостоев (от 50 до 100 лет) также наблюдалось увеличение доли стволовой древесины (от  $83.7 \pm 4.48\%$  до  $88.2 \pm 1.56\%$ ). Одновременно в надземной фитомассе древостоев резко уменьшались доли фракций ветвей и хвои (табл. 2). В частности, фитомасса ветвей была снижена в среднем от  $21.7 \pm 3\%$  в молодняках до  $7.7 \pm 0.9\%$  в спелых и перестойных древостоях, в то время как фитомасса хвои — основного ассимилирующего аппарата дерева — снижалась от  $13.7 \pm 2.2\%$  в молодняках до  $3.1 \pm 0.7\%$  в спелых и перестойных древостоях. Сходная структура фитомассы древостоя в 30-летнем послепожарном молодняке в Центральной Эвенкии была отмечена ранее (Данилин, 2009).

*Оценка запасов фитомассы отдельных компонентов лиственницы и общих запасов древостоев.* Распределение фитомассы деревьев по отдельным фракциям (ствол, ветви, хвоя, корни) было подробно исследовано ранее (Кузьмичев, 1977; Кофман, 1986; Суховольский, 1996; Бузыкин и др., 2002; Усольцев, 2013, 2016). При этом в связи с большой трудоемкостью измерения фитомассы прямые детальные и систематические исследования фракционного состава были крайне малочисленны, а запасы, как правило, вычисляются на основе установленных закономерностей. Связи между фитомассами различных фракций деревьев обычно описываются регрессионными и аллометрическими уравнениями, наиболее надежная основа для разработки которых — информация о фактической структуре фитомассы модельных деревьев, полученная так называемым деструктивным методом на ПП. Поскольку в разных регионах фракционная структура фитомассы равновеликих деревьев лиственницы различна, а обобщенные (усредненные) ее оценки увеличивают стандартные оценки определения массы отдельных фракций на 19–46% (Усольцев и др., 2013), возникает необходимость получения локальной нормативно-справочной информации о подеревной фитомассе лиственницы.

К основным предикторам в оценке фитомассы дерева относятся такие его таксационные показатели, как диаметр и высота (Кофман, 1986; Уткин и др., 1996; Демаков и др., 2015). К ним добавляют еще протяженность кроны, густоту и возраст древостоев (Богачев, Свалов, 1978) и обусловленные развитием техники дистанционного зондирования диаметр (ширину) кроны, а также диаметр кроны и высоту дерева (Усольцев и др., 2017). Однако в некоторых случаях основной массообразующий параметр — стволовая древесина (Бузыкин и др., 2002; Соловьев и др., 2012).

В наших исследованиях стволовая древесина выбрана в качестве исходного массообразующего

показателя как наиболее инертного показателя в повыделных данных используемой лесоучетной информации. Были установлены регрессионные зависимости запасов различных фракций фитомассы модельных деревьев лиственницы от стволовой древесины в разных возрастных группах древостоев (рис. 2а–г). Анализ уравнений показывает, что к наиболее приемлемым и соответствующим экспериментальным данным относятся зависимости, установленные для молодняков и средневозрастных древостоев лиственницы ( $R^2 \geq 0.5$ , где  $R$  — коэффициент корреляции). В спелых и перестойных насаждениях уравнения нельзя признать адекватными фактическим данным: доля необъясненной дисперсии в них составляет 52–78% при коэффициентах детерминации  $R^2 \geq 0.22$ –0.48 (рис. 2). Вероятно, это связано с недостаточным числом взятых для анализа модельных деревьев в этих возрастных группах (5 в спелых и 8 в перестойных древостоях) (табл. 2) или с влиянием неучтенного разнообразия широкого спектра эндогенных факторов деревьев и лесорастительных условий. Коэффициенты корреляции ( $R = 0.69$ –0.79) указывают на высокую (тесную) зависимость запасов фитомассы ветвей и хвои от стволовой древесины в первых двух группах древостоев (рис. 2а, б). Аналогичные зависимости в спелых и перестойных древостоях демонстрируют слабую (умеренную) и среднюю (значительную) тесноту связи ( $R = 0.47$ –0.69).

Особо следует отметить очень высокую корреляцию ( $R = 0.98$ ) между запасами фитомассы хвои и физиологически активных корней диаметром  $\geq 1$  мм в молодняках (рис. 2а). Такая взаимосвязь фитомассы основных органов обеспечения жизнедеятельности деревьев вполне объяснима в период интенсивного роста и развития молодых лиственничников.

Высокая и очень высокая корреляция ( $0.70 \leq R \leq 0.99$ ) между морфологическими показателями деревьев, их фитомассой, а также между отдельными фракциями фитомассы в молодом послепожарном лиственничнике в Центральной Эвенкии была отмечена ранее (Данилин, 2009).

Все вышеизложенное позволяет заключить, что установленные регрессионные зависимости для оценки различных фракций фитомассы модельных деревьев лиственницы от стволовой древесины применимы только для определения запасов корней, ветвей и хвои в молодняках и ветвей и хвои в средневозрастных древостоях. Использование полученных регрессионных уравнений для определения аналогичных показателей в спелых и перестойных лиственничниках не корректно. Поэтому в дальнейших расчетах нами применен следующий методический прием: для модельных деревьев каждой возрастной группы лиственничников впервые выявлены характерные для них определенные соотношения содержания фитомассы отдельных ком-

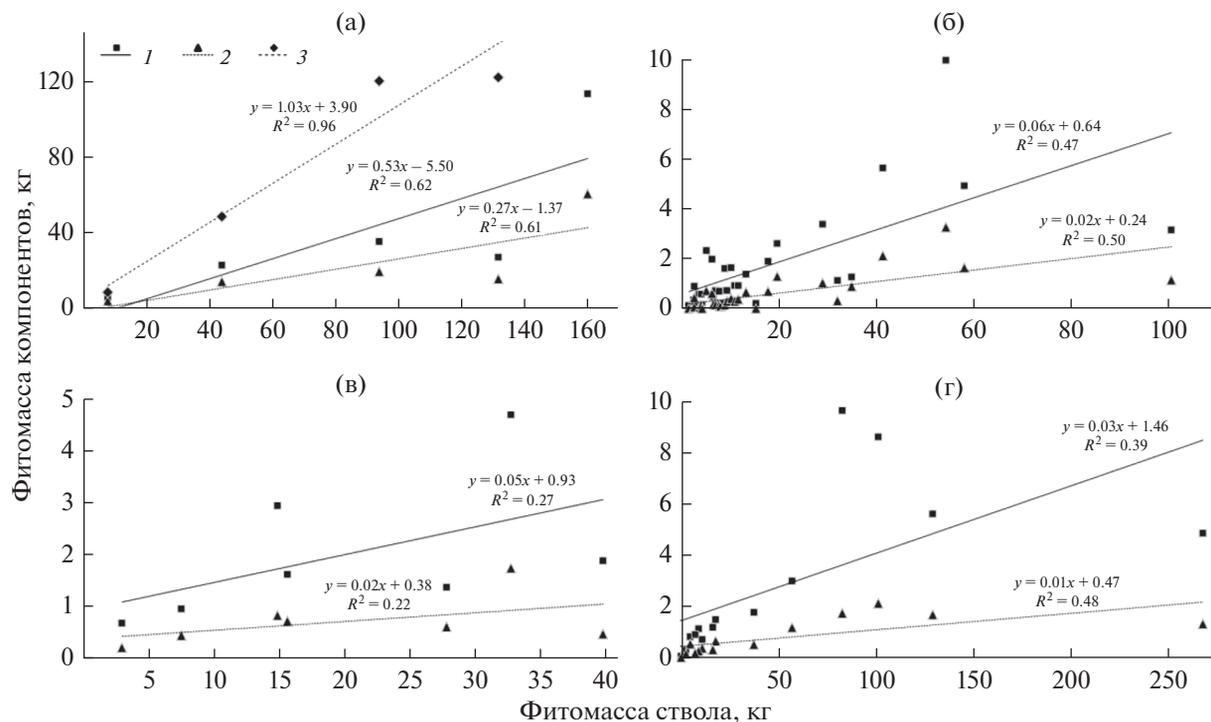


Рис. 2. Зависимость запасов фитомассы отдельных компонентов дерева от стволовой фитомассы у лиственницы в молодняках (а), средневозрастных (б), спелых (в) и перестойных (г) насаждениях. 1 – ветви, 2 – хвоя, 3 – корни.

понентов деревьев в зависимости от стволовой массы, которая принимается за 100% (табл. 3). Подобные соотношения известны для некоторых древесных пород. В частности, между объемами пней и стволов они составляют в среднем у сосны 18–25, ели 25–30, березы и осины 22–24% (Жукова и др., 2008), соотношение корней и стволовой фитомассы сосны обыкновенной в зависимости от условий произрастания варьирует от 25 до 34% (Орлов, Кошельков, 1971).

В лиственничниках Центральной Эвенкии доли фитомассы ветвей и хвои в фитомассе стволовой древесины в молодняках составляют 38.7 и 23.9%, снижаются в спелых и перестойных на-

саждениях до 12.7–8.9 и 4.5–3.7% соответственно (табл. 3). Соотношение фитомасса корней/фитомасса стволов с возрастом древостоев снижается незначительно: со 101.9% в молодняках до 86–93% в спелых и перестойных насаждениях (табл. 3), т.е. содержание корней во всех случаях остается достаточно высоким. Вероятно, справедливо предположение о ежегодном преобладающем инвестировании углерода в корни деревьев лиственницы в условиях лимита элементов минерального питания растений на многолетнемерзлых почвах Сибири (Kanazawa *et al.*, 1994; Kajimoto *et al.*, 1999). В связи с этим у лиственницы Гмелина в процессе онтогенеза формируется мощная кор-

Таблица 3. Распределение фитомассы отдельных компонентов у лиственницы разного возраста в зависимости от массы ствола на пробных площадках (ПП)

№ ПП	Характеристика ПП		Среднее содержание фитомассы, доля массы ствола, %			
	возрастная группа древостоев	число моделей, шт.	ствол	ветви	хвоя	корни
1	Молодняки	9	100	38.7 ± 7.6	23.9 ± 5.1	101.9 ± 11.2
2	Средневозрастные и приспевающие	30	100	12.8 ± 1.7	4.6 ± 0.7	86.3*
3	Спелые	9	100	12.7 ± 2.6	4.5 ± 0.78	93.7*
4	Перестойные	14	100	8.9 ± 1.21	3.7 ± 0.87	93.7*

Примечание. \* – взято по одному дереву.

невая система, определяющая ее устойчивость к экстремальным эдафическим условиям криолитозоны.

Установленные в нашем случае соотношения в целом повторяют выявленные выше изменения фракционного состава фитомассы модельных деревьев с возрастом. Это логично, поскольку запас фитомассы стволовой древесины, преобладающей фракции всех возрастных групп, изменяется пропорционально общему запасу надземной фитомассы.

С использованием процентных соотношений фитомассы отдельных компонентов в модельных деревьях (табл. 3) и имеющихся данных о запасах фитомассы стволовой древесины (табл. 1) проведена оценка запасов основных компонентов надземной и подземной фитомассы древостоев в изучаемом бассейне (табл. 4). Выявлено, что общий запас фитомассы всех компонентов древостоев составляет 123 174.5 т, из них 45.1% приходится на стволовую древесину, 43.1% – на корни, 7.7% – на ветви и 4.1% – на хвою. Надземная фитомасса составляет 56.9% общей фитомассы древостоев. Наши результаты находятся в хорошем соответствии с данными, полученными ранее для данного региона (Kajimoto *et al.*, 1999). Согласно результатам расчетов, проведенных с использованием аллометрических взаимосвязей, стволовая древесина составляет 46.4%, ветви – 8.2%, хвоя – 2.6% общей фитомассы древостоев, соотношение надземная/подземная фитомасса – 57.2%/42.8% (Kajimoto *et al.*, 1999). В нашем случае расчеты выполнялись на основе процентных соотношений между стволовой древесиной и компонентами (ветви, хвоя) модельных деревьев лиственницы. Следовательно, этот подход не уступает по точности аллометрическим расчетам и может применяться даже при средней ( $R = 0.47–0.69$ ) корреляционной зависимости между признаками.

Отметим, что в лиственничниках криолитозоны запас подземной фитомассы сопоставим с запасом стволовой древесины (табл. 4), а общий запас фитомассы древостоя в биогеоценозах значительно меньше суммарных запасов напочвенного покрова, которые в бассейне составляют 42 234 т (травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый покровы) и 133 661 т (подстилка) (Прокушкин, Зырянова, 2017).

Сравнительная оценка запасов фитомассы различных компонентов древостоев лиственницы, относящихся к разным возрастным группам (табл 4), позволила сделать вывод, что оба метода расчета наиболее адекватно “работают” в молодняках ( $R^2 = 0.61–0.96$ ,  $0.78 < R < 0.98$ ): расчетные значения фитомассы для корней, хвои и ветвей, полученные с помощью регрессионных уравнений, превышают таковые для процентных соотношений на 1, 13 и 37% соответственно, а итоговые

**Таблица 4.** Запасы фитомассы отдельных компонентов древостоев лиственницы на территории бассейна, т а.с.м.: сравнение двух вариантов расчета

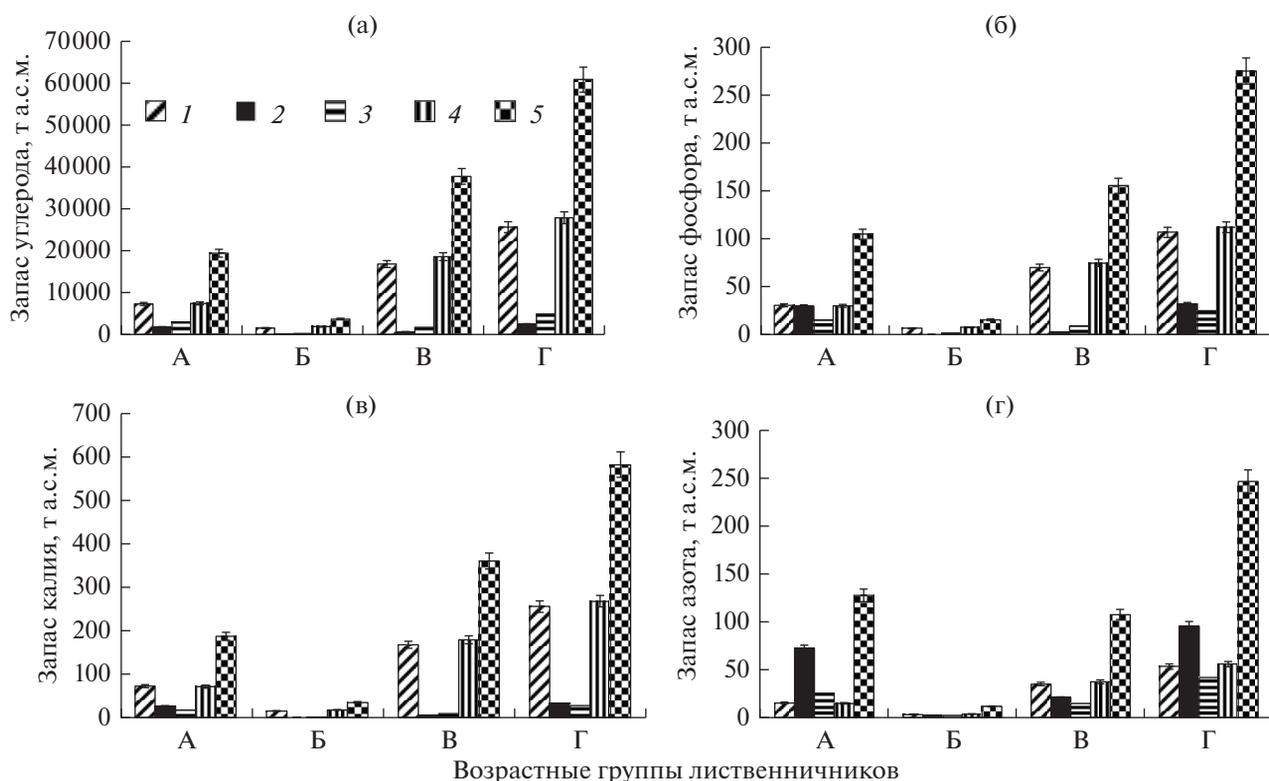
Фракция	Группа			
	молодняки	спелые	перестойные	итого
Корни*	15244.8	–	–	15244.8
	15078.2	3168.1	34775.8	53022.1
Хвоя*	3993.8	73.8	371.6	4439.2
	3536.4	165.1	1373.2	5074.7
Ветви*	7836.9	184.5	1114.9	9136.3
	5726.4	466.2	3303.1	9495.6
Ствол**	14797.0	3671.0	37114.0	55582.0
	14797.0	3671.0	37114.0	55582.0
Итого	41872.5	3929.3	38600.5	84402.3
	39138.0	7470.4	76566.1	123174.5

Примечание. \* – числитель и знаменатель – запасы, вычисленные на основе регрессионных уравнений и процентных соотношений соответственно; \*\* – запасы стволовой фитомассы одинаковы для обоих вариантов расчета; “–” – данные отсутствуют.

вые цифры различаются всего на 7% (табл. 4). В спелых ( $R^2 = 0.22–0.27$ ,  $R = 0.47–0.52$ ) и перестойных ( $R^2 = 0.39–0.48$ ,  $R = 0.62–0.69$ ) лиственничниках, наоборот, значения показателей фитомассы для хвои и ветвей, рассчитанные с помощью регрессионных уравнений, ниже значений, рассчитанных с помощью процентных соотношений. При этом разница весьма существенная: в 2.2–3.7 раза для хвои, в 2.5–2.9 раза для ветвей и 1.9–2 раза в итоговых цифрах спелых и перестойных древостоев соответственно (табл. 4). Общие запасы фитомассы всех компонентов древостоев на территории бассейна, вычисленные с помощью уравнений регрессии, в 1.5 раза ниже значений, вычисленных на основе процентных соотношений.

*Оценка запасов биогенных элементов.* Для оценки запасов углерода, азота, фосфора, калия в фитомассе древостоев использовали сведения о содержании этих элементов в отдельных компонентах лиственницы (Митрофанов, 1977; Прокушкин и др., 2008, 2010, 2014; Matsuura *et al.*, 2010). С помощью этих данных выполнили расчет содержания биогенных элементов в стволах, ветвях, хвое и корнях лиственницы в различных возрастных группах древостоев и определили их общий запас на территории исследуемого бассейна (рис. 3).

Анализ полученных данных показал, что в фитомассе древостоев на территории бассейна аккумуляровано >60.7 тыс. т углерода (рис. 3а). Основные его запасы находятся в стволовой древесине и корнях – 48.8 и 42.2% соответственно.



**Рис. 3.** Запасы биогенных элементов в фитомассе древостоев лиственницы в водосборном бассейне, т а.с.м. А – молодняки, Б – спелые, В – перестойные, Г – итого в бассейне. 1 – корни, 2 – хвоя, 3 – ветви, 4 – ствол, 5 – итого.

Запасы углерода в хвое и ветвях на порядок ниже и составляют 4.1 и 4.9% общего его содержания. Среди возрастных групп лиственничников максимальные запасы углерода сосредоточены в перестойных древостоях (рис. 3а).

По сравнению с запасами углерода запасы фосфора и калия в фитомассе древостоев бассейна значительно меньше и составляют 273.4 и 580.4 т соответственно (рис. 3б, в). Однако накопление этих элементов в компонентах древостоев аналогично структуре запасов углерода, а градиент распределения запасов имеет следующий вид: стволовая древесина > корни > хвоя > ветви. Максимальный вклад в накопление фосфора и калия в древостоях бассейна также вносят перестойные насаждения.

Иные закономерности отмечены в отношении запасов азота. Локализация азота происходит в основном в хвое, где его количество достигает 94.9 т (рис. 3г). При этом наибольшее его накопление отмечено в молодняках. Запас азота в скелетных корнях, стволовой древесине и ветвях составляет 55.6, 53.0, 41.8 т соответственно. В целом в лиственничных древостоях данного бассейна содержится 60 687.9 т углерода, 245.2 т азота, 273.4 т фосфора и 580.4 т калия.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования, проведенного на территории экспериментального водосборного бассейна, получена количественная оценка распределения его площадей по возрастным группам древостоев лиственницы. Для каждой группы определены состав, структура, запасы стволовой древесины и фитомассы модельных деревьев по фракциям (хвоя, ветви, стволы, корни). На основании результатов регрессионного анализа и процентных соотношений изучаемых фракций выявлены запасы фитомассы этих компонентов для древостоев всего бассейна.

Общий запас надземной и подземной фитомассы древостоев по сравнению с живым напочвенным покровом существенно меньше и составляет 123174.5 т а.с.м. При этом основными массообразующими компонентами являются стволовая и корневая фракции – 45.1 и 43.1% соответственно – с максимальным накоплением их фитомассы в древостоях старших возрастных групп. Запасы других фракций (ветвей и хвои) в древостоях невелики.

В целом структура фитомассы деревьев с возрастом меняется: с его увеличением растет доля стволовой и корневой массы с одновременным снижением доли ветвей и особенно хвои. Макси-

мальные запасы фитомассы стволов, корней и ветвей выявлены в перестойных древостоях, а хвой — в молодняках. Запасы подземной фитомассы в спелых и перестойных лиственничниках сопоставимы с запасами стволовой древесины, в то время как в молодняках они их превышают.

Среди изучаемых биогенных элементов в фитомассе древостоев преобладает углерод, запасы которого аккумулированы в основном в стволовой древесине и скелетных корнях спелых и перестойных насаждений. Запасы фосфора и калия распределены в фитомассе аналогично запасу углерода, а запасы азота сосредоточены преимущественно в хвое и мелких корнях.

Часть этих элементов, и особенно азота, в результате ежегодного отпада хвой, мелких ветвей и физиологически активных корней возвращается в почву и включается в биологический круговорот. Значительная часть других элементов консервирована на многие десятилетия в стволах, скелетных корнях и крупных ветвях.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А.* Эколого-фитоценотическая оценка воздействия пожаров на леса криолитозоны Средней Сибири // Сиб. экол. журн. 1996. № 1. С. 51–60.
- Богачев А.В., Свалов Н.С.* Методы таксации лесного и лесосечного фонда // Итоги науки техники. Сер. Лесоведение и лесоводство. М.: ВИНТИ, 1978. Т. 2. С. 7–209.
- Бондарев А.И.* Строение и нормативы таксации при-тундровых лесов северо-востока Красноярского края: Автореф. дис. канд. биол. наук. Красноярск, ИЛ СО РАН, 1995. 19 с.
- Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С., Суховольский В.Г.* Густота и продуктивность древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 2002. 152 с.
- Ваганов Е.А., Ведрова Э.Ф., Верховец С.В., Ефремов С.П., Ефремова Т.Т., Круглов В.Б., Онучин А.А., Сухинин А.И., Шибистова О.Б.* Леса и болота Сибири в глобальном цикле углерода // Сиб. экол. журн. 2005. № 4. С. 631–649.
- Вудвелл Д.М., Хафтон Р.Э.* Тайна великого северного леса. Устойчивое развитие бореальных лесов, Москва. М.: Федеральная служба лес. хоз-ва РФ, 1997. С. 39.
- Данилин И.М.* Структурно-функциональная организация лиственничного фитоценоза послепожарной восстановительной сукцессии на севере Средней Сибири // Сиб. экол. журн. 2009. № 1. С. 77–90.
- Демаков Ю.П., Пуряев А.С., Черных В.Л., Черных Л.В.* Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики // Вестн. Полюс. гос. технол. ун-та. Сер: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 2(26). С. 19–36.
- Жукова А.И., Григорьев И.В., Григорьева О.И., Ледяева А.С.* Лесное ресурсоведение. СПб.: ГЛТА, 2008. 215 с.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н., Уткин А.И., Пряжников А.А., Замолдчиков Д.Г.* Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России // Лесоведение. 1993. № 5. С. 3–10.
- Ковман Г.Б.* Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука, 1986. 211 с.
- Кузьмичев В.В.* Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
- Лесохозяйственный регламент Эвенкийского лесничества от 01.01 2001 г. Красноярск: Красноярск. управление лес. хоз-ва, 2001. 250 с.
- Митрофанов Д.П.* Химический состав лесных растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. 220 с.
- Орлов А.Я., Кошельков С.П.* Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 332 с.
- Плешиков Ф.И., Каплунов В.Я., Токмаков С.В.* Структура фитомассы и годичная продукция северных лесов. Лесные экосистемы Енисейского трансекта. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 73–83.
- Прокушкин С.Г., Зырянова О.А.* Оценка запасов фитомассы в лиственничниках Центральной Эвенкии (на примере малого водосборного бассейна) // Вестн. КрасГАУ. 2017. № 9. С. 122–128.
- Прокушкин С.Г., Абаимов А.П., Прокушкин А.С.* Структурно-функциональные особенности лиственницы Гмелина в криолитозоне Центральной Эвенкии. Красноярск. Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2008. 161 с.
- Прокушкин С.Г., Прокушкин А.С., Сорокин Н.Д.* Интенсивность разложения отдельных компонентов фитодетрита в лиственничниках криолитозоны Средней Сибири // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 1. С. 76–92.
- Прокушкин С.Г., Бугаенко Т.Н., Прокушкин А.С., Шкиркунов В.Г.* Сукцессионная трансформация растительного и почвенного покрова на солифлюкционных площадях в криолитозоне Центральной Эвенкии // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 1. С. 93–104.
- Путилин А.Ф., Шкаруба А.М.* Водосборный бассейн как геосистемная основа изучения миграционно-вещественных потоков // Сиб. экол. журн. 2011. № 5. С. 673–676.
- Соловьев В.А., Чан Тхи Тху Нян, Шорохова Е.В.* Распределение углерода по фракциям фитомассы различных древостоев и лесного массива // Изв. СПб. лесотехн. академии. 2012. № 198. С. 33–40.
- Справочник по климату СССР. Вып. 21. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. Ч. II; 1969. Ч. III.
- Суховольский В.Г.* Фракционная структура и продуктивность фитомассы деревьев и насаждений // Лесоведение. 1996. № 1. С. 30–40.
- Трифонов Т.А.* Развитие бассейнового подхода в почвенных и экологических исследованиях // Почвоведение. 2005. № 9. С. 1054–1061.
- Углерод в экосистемах лесов и болот России / Ред. Алексеев В.А., Бердси Р.А. Красноярск: ИЛ СО РАН, 1994. 225 с.
- Усольцев В.А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 708 с.

- Усо́льцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 763 с.
- Усо́льцев В.А. Вертикально-фракционная структура фитомассы деревьев. Исследование закономерностей. Екатеринбург: УрО РАН, 2013. 602 с.
- Усо́льцев В.А. Фитомасса модельных деревьев лесообразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург: УрО РАН, 2016. 335с.
- Усо́льцев В.А., Колчин К.В., Маленко А.А. Смещения всеобщих аллометрических моделей при локальной оценке фитомассы деревьев лиственницы // Вестн. Алтайск. гос. аграрн. ун-та. 2017. № 4 (150). С. 85–90.
- Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Гульбе Т.А., Гульбе Я.Н. Аллометрические уравнения для фитомассы по данным деревьев сосны, ели, березы и осины в европейской части России // Лесоведение. 1996. № 6. С. 36–46.
- Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. С. 87–105.
- Chapin F.S., III, Mcguire A.D., Randerson J., Pielke S.R.R., Baldocchi D., Hobbie S.E., Roulet N., Eugster W., Kasischke E., Rastetter E.B., Zimov S.A., Running S.W. Arctic and boreal ecosystems of western North America as components of the climate system // Glob. Change Biol. 2000. V. 6. P. 211–223.
- <http://brigadeer.ru/svoystva-drevesiny/plotnost-drevesiny-tablica-i-drugie-fizicheskie-svoystva.html>
- Jarvis P.G., Saugier B., Schulze E.-D. Productivity of boreal forests // Terrestrial global productivity / Eds Roy J., Saugier B., Mooney H.A. San Diego: Acad. Press, 2001. P. 211–244.
- Kajimoto T., Matsuura Y., Sofronov M.A., Volokitina A.V., Mori S., Osawa A., Abaimov A.P. Above- and below-ground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia // Tree Physiol. 1999. № 19. P. 815–822.
- Kajimoto T., Matsuura Y., Osawa A., Abaimov A.P., Zyryanova O.A., Isaev A.P., Yefremov D.P., Mori S., Koike T. Size-mass allometry and biomass allocation of two larch species growing on the continuous permafrost region in Siberia // Forest Ecol. Manage. 2006. V. 222. P. 314–325.
- <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.031>
- Kanazawa Y., Osawa A., Ivanov B.I., Maximov T.C. Biomass of a *Larix gmelinii* (Rupr.) Litv. stand in Spaskayapad, Yakutsk // Proc. 2<sup>nd</sup> Sympos. on joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1993. Tsukuba, Japan, 1994. P. 153.
- Matsuura Y., Hirobe M. Soil carbon and nitrogen, and characteristics of soil active layer in Siberian permafrost region // Permafrost ecosystems: Siberian larch forests. Ecological studies 209 / Eds Osawa A., Zyryanova O.A., Matsuura Y., Kajimoto T., Wein R.W. Dordrecht; Heidelberg; London; New York: Springer, 2010. P. 149–163.
- Raupach M.R., Canadell J.G. Observing a vulnerable carbon cycle // The continental-scale greenhouse gas balance of Europe / Eds Dolman H., Valentini R., Freibauer A. Berlin: Springer, 2008. P. 5–32.
- Ruess R.W., Van Cleve K., Yarie J., Viereck L.A. Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior // Can. J. Forest Res. 1996. V. 26. P. 1326–1336.
- Schulze E.-D., Lloyd J., Kelliher F.M., Wirth C., Rebmann C., Luhker B., Mund M., Knohl A., Milyukova I.M., Schulze W., Ziegler W., Varlagin A.B., Cogachev A.F., Valentini R., Dore S., Grigoriev S., Kolle O., Panfyorov M.I., Tchebakova N.M., Vygodskaya N.N. Productivity of forests in Eurosiberian boreal region and their potential to act as a carbon sink – a synthesis // Glob. Change Biol. 1999. V. 5. P. 703–722.

## Phytomass Stock and Biogenic Elements Distribution in Gmelin Larch Stands in Central Evenkia (on the Example of Small Watershed)

S. G. Prokushkin<sup>1, #</sup>, O. A. Zyryanova<sup>1</sup>, and A. S. Prokushkin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, Akademgorodok 50, bld. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: stanislav@ksc.krasn.ru*

For the first time, for the small watershed in Central Evenkia, using the method of model trees, a change in the composition and structure as well as in phytomass and biogenic elements stock in larch forests depending on the age of the stands was revealed. It was found that the main mass-forming components in the phytomass of all stands are the stem and root fractions. The proportion of the stem phytomass increases and the proportion of branches and needles decreases with age. It was found that the roots composition changes little with the age of the stand, which confirms the hypothesis on the annual primary carbon investment into larch roots in the permafrost zone. It is shown that the largest carbon stock is accumulated in overmature stands, while nitrogen stock – in the needles of young stands.

УДК 591.52:631.467/468 (292.481)

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В ПОЧВАХ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

© 2021 г. А. А. Таскаева\*,<sup>®</sup>, Т. Н. Конакова\*, А. А. Колесникова\*,  
А. А. Кудрин\*, А. Н. Паниюков\*, Е. М. Лаптева\*

\*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

<sup>®</sup>E-mail: taskaeva@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 20.02.2018 г.

После доработки 07.04.2020 г.

Принята к публикации 20.07.2020 г.

Дана характеристика пространственного распределения почвенной биоты (нематод, микроартропод, крупных почвенных беспозвоночных) в растительных фитоценозах юго-восточного сектора Большеземельской тундры (Республика Коми, окрестности г. Воркуты). Для всех исследуемых групп почвенных беспозвоночных отмечено агрегированное распределение, в котором определенную роль играет размерность организма. Показано, что уровень влажности в почвах тундровых экосистем не оказывает существенного влияния на пространственное распределение различных групп почвенных организмов.

DOI: 10.31857/S0002332921010148

На протяжении последних 20 лет изучение пространственного распределения почвенных организмов остается одной из главных задач в почвенной экологии (Ettema, Wardle, 2002; Покаржевский и др., 2007; Десаёнс, 2010; и др.). В 1970-х гг. было показано, что для популяции большей части почвенной фауны характерно агрегированное распределение (Usher, 1969). Согласно данным, полученным для комплексов нематод (Viketoft *et al.*, 2013), панцирных клещей (Borcard, Legendre, 1994), коллембол (Ponge *et al.*, 2006; Saraeva *et al.*, 2015), дождевых червей (Josphko *et al.*, 2006), пауков (Puzin *et al.*, 2018) и ряда других таксонов, почвенные организмы распределены не случайным образом, а представляют собой структурированные сообщества в разных пространственных масштабах и на разных уровнях организации (Guo *et al.*, 2019). При этом организация сообществ обусловлена главным образом географическим фактором на уровне региона и неоднородностью окружающей среды, биотическими взаимоотношениями на уровне биогеоценоза (Покаржевский и др., 2007). Однако важно понимать, что результаты, полученные для природных местообитаний, расположенных в условиях субконтинентального и умеренного климата, могут отличаться от таковых в тундровых экосистемах, для которых характерна мозаичность растительного покрова, связанная со спецификой криогенного микрорельефа, а также с избыточным увлажне-

нием и дефицитом тепла. При этом именно дефицит тепла — ведущий лимитирующий фактор в евро-азиатском секторе Арктики (Бабенко, 1993).

Известно, что распределение нематод в высоких широтах агрегировано (Powers *et al.*, 1995) и может определяться не только температурными условиями (Nielsen *et al.*, 2014), но и влажностью (Mills, Adl, 2011), а также составом растительного покрова (Viketoft, 2013), размножением, конкуренцией (Ettema, Wardle, 2002). Распределение коллембол в экосистемах высоких широт, по данным одних авторов (Convey, 2003), обусловлено наличием определенной влажности летом, а не экстремальными температурами зимой, по данным других (Petersen, 2011; Bokhorst *et al.*, 2012), наоборот, не зависит от влажности. Для пауков и жуков изменения влажности и растительного покрова — важные факторы, как и температура (Hansen, 2016; Нюе *et al.*, 2018). Более того, наличие определенной влажности в почве — неотъемлемая стратегия зимовки многих крупных арктических членистоногих (Block, 1996). Ранее было отмечено, что в тундровых экосистемах различия в растительном покрове, влажности и температуре почвы очень важны для распределения почвенных беспозвоночных (Hodkinson *et al.*, 2013).

Большую роль при оценке пространственного распределения могут играть размеры самих организмов, их биомасса (Ettema, Wardle, 2002; Turnbull *et al.*, 2014; Turnbull, Lindo, 2015). Животные

разных размерных групп имеют неодинаковые параметры метаболизма, онтогенеза, размера популяций (Woodward *et al.*, 2005). Например, продолжительность онтогенеза крупных форм больше, чем мелких. Кроме того, они нуждаются в большем количестве пищи, чем мелкие (Гиляров, 1944). Следовательно, жизненное пространство крупных организмов должно быть шире такого пространства мелких, причем размеры самого организма относятся к определяющим при его реакции на многие факторы среды (Holland *et al.*, 2005). Так, для более крупных почвенных беспозвоночных (например, дождевых червей) эдафические условия (рН, влажность почвы) играют более важную роль в объяснении их неоднородного распределения, чем для мелких организмов (Joschko *et al.*, 2006).

Нами было выдвинуто предположение, что пространственное распределение почвенных беспозвоночных в тундровых экосистемах будет неоднородным, на что может влиять мозаичность растительного покрова, связанная с избыточным увлажнением и дефицитом тепла, а агрегированность будет выражена сильнее у групп, имеющих большие размеры тела.

Цель работы — оценка пространственного распределения почвенных беспозвоночных, отличающихся своими размерами (нематод, коллембол и мезофауны), в тундровых фитоценозах.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

*Характеристика района исследований.* Большеземельская тундра расположена на крайнем северо-востоке европейской территории России. Район исследований относится к атлантико-арктической климатической области с умеренно-континентальным климатом. Среднегодовая температура воздуха по данным ближайшей метеостанции “Воркута”  $-6.0^{\circ}\text{C}$ . Период с отрицательными температурами составляет в среднем 239 сут, среднемесячная температура самого холодного месяца (январь)  $-20.3^{\circ}\text{C}$ , самого теплого (июль)  $+12.4^{\circ}\text{C}$ . Период с биологически активными температурами ( $\geq 10^{\circ}\text{C}$ )  $\sim 1.5$  мес. За год выпадает  $\sim 550$  мм осадков, из которых  $\sim 46\%$  приходится на теплое время года с положительными среднемесячными температурами воздуха (июнь—сентябрь). Территория района исследований характеризуется распространением преимущественно сплошной многолетней мерзлоты, усиливающей суровость климатических условий.

Пространственное распределение различных групп почвенных беспозвоночных изучали на уровне ландшафта. Для решения данной задачи были выбраны три участка, приуроченных к различным ландшафтными условиям междуречья Усы и ее правого притока — р. Воркуты (табл. 1).

На каждом участке были выделены площадки  $20 \times 20$  м, в пределах которых в июле 2015 г. было отобрано по 25 проб площадью  $100 \text{ см}^2$  по регулярной сетке через каждые 5 м для учета численности и идентификации почвенных беспозвоночных животных, а в июле 2016 г. — дополнительно по 10 почвенных проб для учета нематод.

Первый ключевой участок (КУ-1) занимает вершину водораздельной гряды Нерусовой-мусюр и представлен крупноерниковым кустарничково-моховым сообществом. Такие фитоценозы наиболее характерны для подзоны южных кустарничковых тундр. В кустарничковом ярусе таких сообществ господствует *Betula nana* L., содоминанты — *Salix lanata* L., *Salix phylicifolia* L., *Salix glauca* L. Сомкнутость кустарничкового яруса 0.5–0.7, а высота 0.7–1.0 м. Кустарничковый ярус четко выражен, хотя и разрежен, состоит преимущественно из *Empetrum hermafroditum* (Lange) Hagerup, *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium uliginosum* L. Из травянистых видов можно отметить *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer., *Carex globularis* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Solidago virgaurea* L., *Euphrasia frigida* Pugsl., *Festuca ovina* L., *Veratrum lobelianum* Bernh. Моховой покров почти сплошной, состоит главным образом из комплекса зеленых мхов. Почвенный покров образуют глееземы криометаморфические (табл. 1).

КУ-2 выделен в долине р. Воркуты в пределах второй надпойменной террасы, полого наклоненной в сторону русла реки. Растительный покров образует сообщество мелкоерниковой кустарничково-моховой тундры (табл. 1). По видовому составу растений данный участок близок к КУ-1. Кустарничковый ярус также образует *B. nana* при участии *S. lanata* и *S. phylicifolia*, однако вклад последних существенно менее выражен по сравнению с таковым на КУ-1. Сомкнутость кустарничкового яруса 0.6–0.8, его высота 0.5–0.7 м. Кустарничковый ярус разреженный, состоит преимущественно из *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Staud., *E. hermafroditum*. Травянистые виды *C. arctisibirica*, *Ch. angustifolium*, *S. virgaurea*, *Pedicularis lapponica* L. немногочисленны. В сообществе присутствуют также виды *Rubus chamaemorus* L. и *Petasites frigidus* (L.) Fries., характерные для влажных местообитаний. Моховой покров хорошо развит, практически сплошной, состоит главным образом из *Hylocomium proliferum* (Brid.) Lindb, отмечены также политриховые мхи. На бугорках преимущественно небольшими пятнами встречаются кустистые и листоватые лишайники, в микропонижениях — пятна сфагновых мхов, достигающих 10% общего проективного покрытия (ОПП). Почвенный покров образуют глееземы криометаморфические криогенно-ожелезненные (табл. 1).

**Таблица 1.** Краткая характеристика исследуемых ключевых участков (КУ)

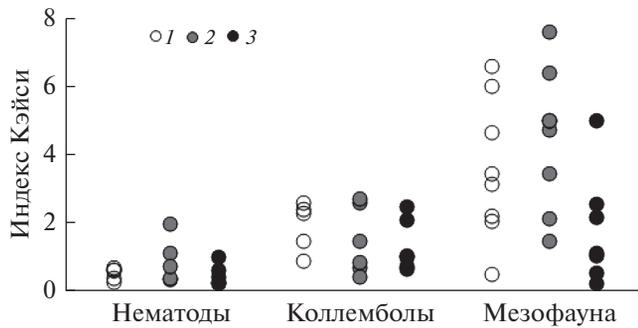
КУ	Положение в рельефе	Абсолютная высота, м над ур. м.	Координаты	Растительное сообщество, тундра	Микрорельеф	Тип, подтип почвы	Строение почвенного профиля	Мощность органогенного горизонта, см	Глубина залегания мерзлоты, см	Влажность почвы, %*
КУ-1	Водораздел рек Усы и Воркуты, плоская вершина гряды Нерусовой-мусюр	210–220	67°31'45" с.ш., 64°08'13" в.д.	Крупно-ерниковая, кустарничково-моховая	Пятнисто-бугорковатый	Глеезем криометаморфический типичный	O–G–CRM–BCg–Cg <sup>±</sup>	1(2)–10(15)	150–180	$119.3 \pm 29.5$ $47.8 \pm 8.4$
КУ-2	Долина р. Воркуты, вторая надпойменная терраса	140–150	67°25'51" с.ш., 63°50'21" в.д.	Мелкоерниковая, кустарничково-моховая	Бугорковатый	Глеезем криометаморфический криогенно-ожеженный	O–GcF–CRM–CRM <sup>±</sup>	8(9)–10(15)	100–120	$283.2 \pm 136.9$ $82.4 \pm 31.6$
КУ-3	Долина р. Воркуты, первая надпойменная терраса	100–120	67°26'03" с.ш., 63°49'35" в.д.	Кустарничковая, лишайниково-моховая	Мелко-бугорковатый	Криометаморфическая грубогумусовая глееватая	AO–Bcrn–CRMg–CRMg <sup>±</sup>	8(10)–20(30)	80–100	$280.6 \pm 119.0$ $149.4 \pm 46.1$

Примечание. \* – числитель и знаменатель – 2015 и 2016 гг. соответственно.

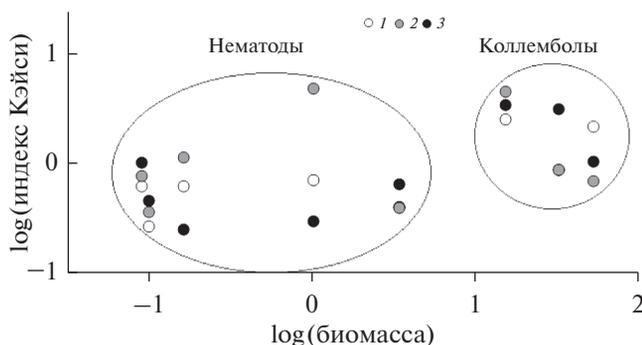
КУ-3 располагается на относительно выровненной первой надпойменной террасе р. Воркуты, также полого наклоненной в сторону русла реки (табл. 1). Растительность этого участка – кустарничково-лишайниково-моховое сообщество. В отличие от сообществ, расположенных выше по рельефу (КУ-1 и КУ-2), здесь отсутствует сомкнутый кустарниковый ярус. Высота присутствующих отдельных экземпляров *V. nana* не превышает 0.3 м. В сообществе несколько содоминантов. В основном это кустарнички *V. uliginosum*, *Arctous alpina* (L.) Niedz, *V. vitis-idaea*. Из трав обильны *C. arctisibirica*, *Eriophorum vaginatum* L., *Eriophorum scheuchzeri* Норре, *Calamagrostis nrglecta* (Ehrh.) Gaerth. ОПП травянисто-кустарничкового яруса 40–50%. Лишайниково-моховый покров сплошной. Лишайники в основном *Cetraria*, *Cladina* и *Cladonia*, располагаются рассеянно, однако в целом занимают до 30% поверхности. До 80% поверхности покрывают зеленые и сфагновые мхи, что свидетельствует о достаточно высокой степени (и даже о некоторой застойности) увлажнения на данном участке. Почва данного участка отнесена нами к типу криометаморфических грубогумусовых, к подтипу глееватых.

Почвы рассмотренных участков характеризуются кислой реакцией среды, обусловленной высокой концентрацией обменного алюминия, низким содержанием обменных оснований, насыщенностью верхних минеральных горизонтов влагой (Kudrin *et al.*, 2019).

**Почвенно-зоологические параметры.** Для оценки численности нематод их экстракцию осуществляли с помощью модифицированного метода Бермана с экспозицией 48 ч. Нематод фиксировали горячим (80°C) раствором формалина (массовая доля 4%). На основе классификации Итса с соавт. (Yeates *et al.*, 1993) они были разделены на трофические группы: бактериотрофы, микотрофы, политрофы, хищники и фитотрофы. Для оценки численности микроартропод и крупных почвенных беспозвоночных экстракцию проводили по общепринятой методике с использованием эклекторов Берлезе–Тульгрена. Классификацию жизненных форм коллембол осуществляли по системе Стебаевой (Стебаева, 1970). Степень агрегированности особей оценивали с помощью индекса Кэйси ( $I_K$ ) (Saraeva *et al.*, 2015). Также для всех проб рассчитывали значения полевой влажности почв. Для характеристики вариабельности определяемых параметров использовали коэффициент вариации (CV, %). Для оценки связи пространственного распределения нематод и коллембол с их размерами измеряли биомассу. Приведены средние показатели ([http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex/Ecology/nematode\\_weights.htm](http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex/Ecology/nematode_weights.htm)). Средние показатели биомассы для коллембол были рассчитаны для трех массовых видов (*Folsomia quadrioculata*, *Isotomiella minor*, *Parisotoma notabilis*) путем измерения длины и ширины десяти экземпляров каждого из них из разных проб (Turnbull, Lindo, 2015). Всего было отобрано 105 почвенных образ-



**Рис. 1.** Значения индекса Кэйси для массовых родов нематод, видов коллембол, различных групп мезофауны в исследуемых тундрах. 1 – крупноерниковая кустарничково-моховая, 2 – мелкоерниковая кустарничково-моховая, 3 – кустарничковая мохово-лишайниковая тундра; для рис. 1 и 2.



**Рис. 2.** Связь агрегированности и биомассы нематод и коллембол в исследуемых тундрах.

цов и извлечено ~25 тыс. экз. нематод, 48 тыс. экз. микроартропод и 700 экз. крупных почвенных беспозвоночных. Коллемболы, многоножки, черви и имаго жуков были определены до вида, нематоды – до уровня рода.

**Статистическая обработка данных.** Для каждого параметра рассчитывали его среднее значение на участок и стандартную ошибку. Для оценки значимости различий между выборками использовали непараметрический критерий Манна–Уитни при  $p < 0.05$ . Связь пространственного распределения почвенных беспозвоночных с влажностью почвы оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена ( $r$ ), анализ которого проводился на основе логарифмированных данных по численности всех рассмотренных групп (таксономических и трофических) педобионтов и показателям влажности ( $x = \ln(n + 1)$ , где  $n$  – первичные данные). Связь пространственного распределения нематод и коллембол с их размерами проводили на основе логарифмированных данных значений  $I_K$  и биомассы конкретного организма. Все

расчеты были выполнены с помощью пакета программ PAST 1.89 и Statistica 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Пространственное распределение почвенных беспозвоночных.** Для всех рассмотренных групп (нематод, панцирных, мезостигматических клещей, коллембол, крупных почвенных беспозвоночных) были выявлены агрегированные распределения (табл. 2–4), которые, однако, различались в отмеченных таксономических и трофических группах. Среди нематод наибольшие значения  $I_K$  были отмечены у хищников. Степени агрегированности мико- и политрофов были незначительны и слабо различались между исследованными участками. Для бактериотрофов максимальные значения агрегированности были выявлены в мелкоерниковой тундре (КУ-2), тогда как на других участках степень их варьирования была ниже (табл. 2). Пространственное распределение доминирующих родов нематод приведено на рис. 1. У всех жизненных форм коллембол  $I_K > 0.3$ . Особенно отличался таксоцен коллембол крупноерниковой тундры (КУ-1), для которого характерно “очаговое” распределение почвенных видов ( $I_K > 1$ ) за счет доминирования *I. minor* S., 1896 и *Willemia anophthalma* B., 1901 (табл. 3). Распределение массовых видов ногохвосток на всех участках также оказалось агрегированным (рис. 1). Среди трофических групп мезофауны наибольшая степень агрегированности была отмечена для фитофагов на всех участках, где  $I_K = 2.9–6.3$  (табл. 4). Для зоофагов и сапрофагов минимальные значения были зарегистрированы в почве кустарничковой тундры (КУ-3). Для таксономических групп на всех участках  $I_K > 1$  (рис. 1).

**Связь пространственного распределения почвенных беспозвоночных с влажностью почвы.** Совместный анализ всех исследованных биотопов позволил выявить отрицательную корреляцию влажности почвы с микотрофными нематодами и положительную с численностью политрофных нематод, панцирных, мезостигматических клещей, коллембол, спектра жизненных форм коллембол, а также мезофауны в целом (табл. 5). Анализ массовых родов нематод и видов коллембол не показал значительной их взаимосвязи с влажностью почвы.

**Связь пространственного распределения почвенных беспозвоночных с биомассой организма.** Влияние биомассы тела на степень агрегированности массовых родов нематод и видов коллембол статистически значимо ( $r = 0.46$  при  $p < 0.05$ ). Результаты показывают определенную тенденцию к увеличению значений  $I_K$  с укрупнением организмов (рис. 2). При этом ни одна из рассмотренных

**Таблица 2.** Численность (экз./100 г) трофических групп нематод в исследуемых тундрах

Параметры	$M \pm m$	CV, %	min–max	$I_K$
Крупноерниковая кустарничково-моховая тундра (КУ-1)				
Общая численность	4598 ± 841	57	1574–8678	0.33
бактериотрофы	1452 ± 374	81	206–3706	0.66
микотрофы	2623 ± 423	51	914–4706	0.26
политрофы	204 ± 41	64	25–413	0.40
хищники	16 ± 7	136	0–51	1.78
паразиты	207 ± 92	140	0–992	1.96
Мелкоерниковая кустарничково-моховая тундра (КУ-2)				
Общая численность	5148 ± 1239	76	2295–15556	0.58
бактериотрофы	3207 ± 1103	109	1250–12716	1.18
микотрофы	1043 ± 207	63	240–2222	0.39
политрофы	274 ± 55	63	0–586	0.40
хищники	54 ± 21	122	0–154	1.47
паразиты	488 ± 76	49	171–846	0.24
Кустарничковая мохово-лишайниковая тундра (КУ-3)				
Общая численность	5362 ± 877	30	1893–10000	0.27
бактериотрофы	2511 ± 507	64	921–5600	0.41
микотрофы	1470 ± 257	55	286–2778	0.30
политрофы	1038 ± 266	81	210–2500	0.66
хищники	72 ± 43	189	0–444	3.50
паразиты	66 ± 27	130	0–250	1.68

Примечание.  $M \pm m$  – среднее арифметическое и ошибка; CV – коэффициент вариации; min–max – минимальное и максимальное значения численности; КУ – ключевые участки;  $I_K$  – индекс Кэйси; для табл. 2–5.

групп не является достоверным фактором распределения другой.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют о высокой агрегированности таксономических и трофических групп крупных почвенных беспозвоночных по сравнению с таковыми у микроартропод и нематод (рис. 1, табл. 2–4). С одной стороны, это может быть связано с факторами окружающей среды, а с другой – с размерами самих организмов. Известно, что на пространственное распределение почвенных беспозвоночных влияет растительный покров (Viketoft *et al.*, 2013; Hansen, 2016; Нюе *et al.*, 2018; Kudrin *et al.*, 2019; Wu, Wang, 2019). Так, представители мезофауны в основном питаются подстилкой, их распределение напрямую зависит от ее качественного и количественного состава (Scherber *et al.*, 2010). Например, в лесных экосистемах крупные беспозвоночные сосредоточены у стволов деревьев, создавая “прикомлевой эффект” (Szujecki, 1987). Это дает возможность предположить, что данный эффект присутствует в крупноерниковой и мелкоерниковой тундрах. В то же время монотонность кустар-

ничково-мохово-лишайникового покрова на КУ-3 обеспечивает более равномерное их распределение в пространстве (рис. 1, табл. 4). Кроме того, в тундрах большую роль играет мозаичность моховой дернины, особенно если в ней преобладают лишайники и мхи, образующие плотные куртины, которые практически не заселяются животными (Чернов, 1964). Возможно, именно этим обусловлено распределение панцирных клещей в кустарничковой мохово-лишайниковой тундре (табл. 3).

Вместе с тем исследования в арктических местообитаниях показали, что пространственное распределение сообщества микроартропод зависит от такового у определенных видов растений (Coulson *et al.*, 2003). Нематоды также демонстрируют связь с растительностью (табл. 2, рис. 1), проявляющуюся в увеличении разнообразия и численности с ростом обилия растительного покрова в тундрах (Kudrin *et al.*, 2019), а в лесных экосистемах формируют пятна диаметром от одного до нескольких метров в зоне влияния деревьев (Klironomos *et al.*, 1999). Но паттерны распределения почвенных организмов могут быть подвержены воздействию абиотических факторов, например влажности (Mills, Adl, 2011; Saraeva *et al.*,

**Таблица 3.** Численность (тыс. экз./м<sup>2</sup>) микроартропод и жизненных форм коллембол в исследуемых тундрах

Параметры	$M \pm m$	CV, %	min–max	$I_K$
Крупноерниковая кустарничково-моховая тундра (КУ-1)				
Все микроартроподы	25.3 ± 3.5	69	4.3–67.8	0.47
<i>Oribatida</i>	14.3 ± 2.6	92	2.0–49.2	0.85
<i>Mesostigmata</i>	1.2 ± 0.2	80	0–3.5	0.65
<i>Collembola</i>	9.8 ± 1.3	65	1.6–22.5	0.42
поверхностно-обитающая	3.1 ± 0.4	64	0.1–6.8	0.41
гемиэдафическая	3.4 ± 0.6	90	0.2–11.5	0.81
эуэдафическая	3.2 ± 0.7	109	0.4–15.9	1.19
Мелкоерниковая кустарничково-моховая тундра (КУ-2)				
Все микроартроподы	64.7 ± 6.1	47	2.5–129.3	0.22
<i>Oribatida</i>	36.2 ± 4.0	55	1.2–74.2	0.30
<i>Mesostigmata</i>	3.1 ± 0.4	65	0.1–8.8	0.42
<i>Collembola</i>	25.3 ± 2.6	51	1.1–51.1	0.26
поверхностно-обитающая	8.3 ± 1.4	85	0.1–26.1	0.73
гемиэдафическая	6.4 ± 1.1	85	0.1–26.9	0.73
эуэдафическая	9.9 ± 1.5	76	0.1–31.0	0.57
Кустарничковая мохово-лишайниковая тундра (КУ-3)				
Все микроартроподы	103.4 ± 16.1	78	1.8–426.4	0.60
<i>Oribatida</i>	57.4 ± 15.6	136	1.3–400.0	1.84
<i>Mesostigmata</i>	2.1 ± 0.2	57	0–4.8	0.32
<i>Collembola</i>	43.9 ± 4.4	50	0.5–90.0	0.25
поверхностно-обитающая	12.2 ± 1.5	61	0.4–32.1	0.37
гемиэдафическая	18.9 ± 3.5	92	0–71.1	0.84
эуэдафическая	12.8 ± 1.5	60	0.1–34.9	0.36

2015). Однако причины агрегированности различных групп почвенных беспозвоночных не удалось связать с данным фактором, что вполне ожидаемо, так как в пределах всех трех типов тундр влажность изменяется незначительно ( $CV < 25\%$ ). Полученными данными подтверждаются результаты аналогичных работ по лесным местообитаниям (Кудрин и др., 2014; Saraeva *et al.*, 2015).

Неоднородность размещения рассмотренных представителей почвенной биоты может быть связана также с размерностью организмов, которая была предложена как “универсальный индикатор” его экологической роли в первую очередь для водных беспозвоночных (Petchey, Belgrano, 2010), но в последнее время широко применяется и в почвенной зоологии (Turnbull *et al.*, 2014; Turnbull, Lindo, 2015). На примере двух таксономических групп (нематод и коллембол, биомассы которых в среднем 0.95 и 33.48 мкг соответственно) показано, что чем больше размеры тела жи-

вотного, тем выше их агрегированность (средние значения  $I_K = 0.86$  и 2.16 для нематод и коллембол соответственно).

Ранее (Ettema, Wardle, 2002) основными факторами, определяющими агрегированность организмов, считали расселение, размножение и конкуренцию. С одной стороны, нематоды, населяя капельки почвенной воды, рассеиваются медленно при транспортировке водных и воздушных потоков в почве (Nkem *et al.*, 2006). Активное расселение ногохвосток, среди которых выделяются медленно и быстро расселяющиеся виды (Ponge *et al.*, 2006), также сильно ограничено, но их пассивное расселение ветром, водой или посредством форезии может быть огромно (Покаржевский и др., 2007). С другой стороны, к усилению агрегаций коллембол может приводить их объединение при совместной откладке яиц, линьке, защите от хищников (Saraeva *et al.*, 2015). Распределение микроартропод также тесно связано с распределением

**Таблица 4.** Численность (экз./м<sup>2</sup>) трофических групп крупных почвенных беспозвоночных в исследуемых тундрах

Параметры	$M \pm m$	CV, %	min–max	$I_K$
Крупноерниковая кустарничково-моховая тундра (КУ-1)				
Все животные	282 ± 41	73	0–700	0.53
зоофаги	155 ± 31	101	0–500	1.01
сапрофаги	64 ± 19	150	0–400	2.23
фитофаги	64 ± 22	172	0–400	2.93
Мелкоерниковая кустарничково-моховая тундра (КУ-2)				
Все животные	1220 ± 298	122	100–6400	1.50
зоофаги	116 ± 26	110	0–400	1.21
сапрофаги	1048 ± 303	144	0–6200	2.09
фитофаги	56 ± 28	253	0–600	6.38
Кустарничковая мохово-лишайниковая тундра (КУ-3)				
Все животные	1192 ± 124	52	0–2300	0.27
зоофаги	336 ± 54	80	0–1000	0.64
сапрофаги	716 ± 105	74	0–1800	0.54
фитофаги	140 ± 48	171	0–900	2.93

**Таблица 5.** Оценка влияния влажности на численность таксономических и трофических групп почвенных беспозвоночных (корреляция Спирмена)

Группа	КУ-1	КУ-2	КУ-3	Тундры в целом
Таксономическая группа				
Микроартроподы в целом	–	–	–	0.52**
Панцирные клещи	–	–	0.41*	0.46**
Мезостигматические клещи	–	–	0.41*	0.45**
Коллемболы	–	–	–	0.45**
Мезофауна в целом	–	0.46*	–	–
Личинки двукрылых	–	0.46*	–	0.50**
Трофическая группа				
Микотрофные нематоды	–	–	–	–0.36*
Политрофные нематоды	–	–	–	0.59**
Поверхностно-обитающие коллемболы	–	–	–	0.31**
Гемизафические коллемболы	–	–	–	0.29*
Эузафические коллемболы	–	–	0.49*	0.56**
Сапрофаги, мезофауна	–	0.45*	–	0.65**

Примечание. “–” – корреляция не достоверна; \* – при  $p < 0.05$ ; \*\* – при  $p < 0.01$ .

грибного мицелия (Klironomos, Kendrick, 1995). Среди нематод, напротив, существуют разные трофические группы (Yeates *et al.*, 1993), следовательно, конкуренция за пищевые ресурсы ниже. Кроме того, особенности динамики численности населения также могут определять гетерогенность распределения (Ettema, Wardle, 2002). В дополнение к стратегиям расселения и конкуренции стратегия криптобиоза может быть важным свойством, определяющим способность почвен-

ных организмов выживать (Покаржевский и др., 2007), особенно в тундровых экосистемах с суровым климатом. В экспериментах по влиянию различных абиотических факторов среды на сообщества педобионтов показано, что обилие крупноразмерных особей сокращается при повышении температуры (Lindo, 2015; Turnbull, Lindo, 2015), а при антропогенной нагрузке снижается доля как мелко-, так и крупноразмерных таксонов (George, Lindo 2015), т.е. размеры самого организма – определяющие при

его реакции на многие факторы среды, в том числе и на размещение в пространстве (Holland *et al.*, 2005). Нематоды благодаря морфологической пластичности, физиологической адаптации очень устойчивы к различным условиям окружающей среды (Tahseen, 2012). Коллемболы, напротив, чувствительны к ним, что, по-видимому, и определяет их более агрегированное распределение.

Таким образом, в ходе проведенного исследования пространственного размещения почвенных беспозвоночных в южных тундрах Республики Коми обнаружено, что таксономические группы, относящиеся к разным размерным группам, неодинаково распределены в растительных сообществах. Влажность не является существенным фактором их пространственного размещения. Нематоды и коллемболы менее агрегированы, чем представители мезофауны, что свидетельствует об определенной роли размеров самих организмов.

Авторы благодарны Ю.В. Холопову и А.А. Рудь (Институт биологии) за помощь в отборе проб.

Работа выполнена в рамках государственного задания по темам “Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России” (№ Гр РК АААА-А17-117112850235-2) и “Выявление общих закономерностей формирования и функционирования торфяных почв на территории Арктического и Субарктического секторов Европейского Северо-Востока России” (№ Гр АААА-А17-117122290011-5).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабенко А.Б. Адаптации коллембол к температурным условиям высоких широт // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113. С. 223–227.
- Гиляров М.С. Соотношение размеров и численности почвенных животных // Докл. АН СССР. 1944. Вып. 6. С. 283–285.
- Кудрин А.А., Долгин М.М., Колесникова А.А., Конакова Т.Н., Таскаева А.А. Особенности пространственного распределения почвенной фауны в сосновых лесах северной тайги (Республика Коми) // Вестн. Северного Аркт. федер. ун-та. 2014. № 1. С. 72–83.
- Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. Пространственная экология почвенных животных / Отв. ред. Добровольский Г.В. М.: КМК, 2007. 174 с.
- Стебаева С.К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. 1970. Т. 49. Вып. 10. С. 1437–1455.
- Чернов Ю.И. Зависимость состава животного населения почв и дернины от характера растительного покрова в некоторых типах тундр // Проблемы Севера. 1964. № 8. С. 254–267.
- Block W. Cold or drought: the lesser of two evils for terrestrial arthropods? // Eur. J. Entomol. 1996. V. 93. P. 325–340.
- Bokhorst S., Phoenix G.K., Bjerke J.W., Callaghan T.V., Huyer-Brugman F., Berg M.P. Extreme winter warming events more negatively impact small rather than large soil fauna: shift in community composition explained by traits not taxa // Global Change Biol. 2012. V. 18. P. 1152–1162.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02565.x>
- Borcard D., Legendre P. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei) // Environ. Ecol. Statist. 1994. V. 1. P. 37–61.
- Convey P., Block W., Peat H.J. Soil arthropods as indicators of water stress in Antarctic terrestrial habitats? // Global Change Biol. 2003. V. 9. P. 1718–1730.  
<https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.00691.x>
- Coulson S.J., Hodkinson I.D., Webb N.R. Microscale distribution patterns in high Arctic soil microarthropod communities: the influence of plant species within the vegetation mosaic // Ecography. 2003. V. 26. P. 801–809.
- Decaëns T. Macroecological patterns in soil communities // Global Ecol. Biogeogr. 2010. V. 19. P. 287–302.  
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00517.x>
- Ettema C.H., Wardle D.A. Spatial soil ecology // Trends Ecol. Evol. 2002. V. 17. P. 177–183.
- George P.B.L., Lindo Z. Application of body size spectra to nematode trait-index analyses // Soil Biol. Biochem. 2015. V. 84. P. 15–20.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.007>
- Guo Y., Gao M., Liu J., Zaitsev A.S., Wu D. Disentangling the drivers of ground-dwelling macro-arthropod meta-community structure at two different spatial scales // Soil Biol. Biochem. 2019. V. 130. P. 55–62.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.12.002>
- Hansen R.R., Hansen O.L.P., Bowden J.J., Treier U.A., Normand S., Høye T. Meter scale variation in shrub dominance and soil moisture structure Arctic arthropod communities // Peer J. 2016. P. 1–18.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.2224>
- Hodkinson I.D., Babenko A., Behan-Pelletier V., Böcher J., Boxshall G., Brodo F., Coulson S.J., De Smet W., Dózsa-Farkas K., Elias S., Fjellberg A., Fochetti R., Footitt R., Hessen D., Hobaek A., Holmstrup M., Koponen S., Linton A., Makarova O., Marusik Y.M., Michelsen V., Mikola K., Mustonen T., Pont A., Renaud A., Rueda L.M., Savage J., Smith H., Samchyshyna L., Velle G., Viehberg F., Vikberg V., Wall D.H., Weider L.J., Wetterich S., Yu Q., Zinovyev A. Terrestrial and freshwater invertebrates // Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in arctic biodiversity / Ed. Meltofte H. Akureyri: CAFF, 2013. P. 195–223.
- Holland J.D., Fahrig L., Cappuccino N. Body size affects the spatial scale of habitat-beetle interactions // Oikos. 2005. V. 110. P. 101–108.
- Høye T.T., Bowden J.J., Hansen O.L.P., Hansen R.R., Henriksen T.N., Niebuhr A., Skytte M.G. Elevation modulates how Arctic arthropod communities are structured

- along local environmental gradients // *Polar Biol.* 2018. V. 41. P. 1555–1565.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-017-2204-2>
- Joschko M., Fox C.A., Lentzsch P., Kiesel J., Hierold W., Kruck S., Timmer J.* Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale // *Agricult. Ecosyst. Environ.* 2006. V. 112. P. 367–380.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.08.026>
- Klironomos J.N., Kendrick B.* Relationships among microarthropods, fungi, and their environment // *Plant Soil.* 1995. V. 170. P. 183–197.
- Klironomos J.N., Rillig M.C., Allen M.F.* Designing below-ground field experiments with the help of semi-variance and power analyses // *Appl. Soil Ecol.* 1999. V. 12. P. 227–238.
- Kudrin A.A., Konakova T.N., Taskaeva A.A.* Communities of soil nematodes of various tundra phytocenoses differing in the development level of the shrub layer // *Russ. J. Ecol.* 2019. V. 50. P. 526–534.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413619060092>
- Lindo Z.* Warming favours small-bodied organisms through enhanced reproduction and compositional shifts in belowground systems // *Soil Biol. Biochem.* 2015. V. 91. P. 271–278.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.09.003>
- Mills A.A.S., Adl M.S.* Changes in nematode abundances and body length in response to management intensive grazing in a low-input temperate pasture // *Soil Biol. Biochem.* 2011. V. 43. P. 150–158.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.027>
- Nielsen U.N., Ayres E., Wall D.H., Li G., Bardgett R.D., Wu T., Garey J.R.* Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties // *Global Ecol. Biogeogr.* 2014. V. 23. P. 968–978.  
<https://doi.org/10.1111/geb.12177>
- Nkem J.N., Wall D.H., Virginia R.A., Barrett J.E., Broos E.J., Porazinska D.L., Adams B.J.* Wind dispersal of soil invertebrates in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica // *Polar Biol.* 2006. V. 29. P. 346–352.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-005-0061-x>
- Petchey O.L., Belgrano A.* Body-size distributions and size-spectra: universal indicators of ecological status? // *Biol. Lett.* 2010. V. 6. P. 434–437.  
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0240>
- Petersen H.* Collembolan communities in shrublands along climatic gradients in Europe and the effect of experimental warming and drought on population density, biomass and diversity // *Soil Organisms.* 2011. V. 83 (3). P. 463–488.
- Ponge J.-F., Dubs F., Gillet S., Sousa J.P., Lavelle P.* Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and landuse history in heterogeneous landscapes // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38 (5). P. 1158–1161.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.09.004>
- Powers L.E., Freckman D.W., Virginia R.A.* Spatial distribution of nematodes in polar desert soils of Antarctica // *Polar Biol.* 1995. V. 15. P. 325–333.
- Puzin C., Bonte D., Pétilion J.* Influence of individual density and habitat availability on long-distance dispersal in a saltmarsh spider // *Ethol. Ecol. Evol.* 2018. V. 31 (1). P. 28–37.  
<https://doi.org/10.1080/03949370.2018.1486888>
- Saraeva A.K., Potapov M.B., Kuznetsova N.A.* Different-scale distribution of Collembola in homogenous ground vegetation: sphagnum moss // *Entomol. Rev.* 2015. V. 95. P. 557–577.  
<https://doi.org/10.7868/S0044513415050098>
- Scherber C., Eisenhauer N., Weisser W.W., Schmid B., Voigt W., Schulze E.-D., Roscher C., Weigelt A., Allan E., Beßler H., Bonkowski M., Buchmann N., Buscot F., Clement L.W., Ebeling A., Engels C., Fischer M.S., Halle S., Kertscher I., Klein A.-M., Koller R., König S., Kowalski E., Kummer V., Kuu A., Lange M., Lauterbach D., Middelhoff C., Migonova V.D., Milcu A., Müller R., Partsch S., Petermann J.S., Renker C., Rottstock T., Sabais A., Scheu S., Schumacher J., Temperton V.M., Tscharnike T.* Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment // *Nature.* 2010. V. 468 (7323). P. 553–556.  
<https://doi.org/10.1038/nature09492>
- Szujecki A.* Ecology of forest insects. Warszawa: Springer, 1987. 600 p.
- Tahseen Q.* Nematodes in aquatic environments: adaptations and survival strategies // *Biodiversity J.* 2012. V. 3(1). P. 13–40.
- Turnbull M.S., Lindo Z.* Combined effects of abiotic factors on Collembola communities reveal precipitation may act as a disturbance // *Soil Biol. Biochem.* 2015. V. 82. P. 36–43.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.12.007>
- Turnbull M.S., George P.B.L., Lindo Z.* Weighing in: Size spectra as a standard tool in soil community analyses // *Soil Biol. Biochem.* 2014. V. 68. P. 366–372.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.019>
- Usher M.B.* Some properties of the aggregations of soil arthropods: Collembola // *J. Animal Ecol.* 1969. V. 38. P. 607–622.
- Viketoft M.* Determinants of small-scale spatial patterns: importance of space, plants and abiotics for soil nematodes // *Soil Biol. Biochem.* 2013. V. 62. P. 92–98.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.03.012>
- Woodward G., Ebenman B., Emmerson M., Montoya J.M., Olesen J.M., Valido A., Warren P.H.* Body size in ecological networks // *Trends Ecol. Evol.* 2005. V. 20 (7). P. 402–409.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.005>
- Wu P., Wang Ch.* Differences in spatiotemporal dynamics between soil macrofauna and mesofauna communities in forest ecosystems: The significance for soil fauna diversity monitoring // *Geoderma.* 2019. V. 337. P. 266–272.  
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.09.031>
- Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S.* Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // *J. Nematol.* 1993. V. 25. P. 315–331.

## **Spacial Distribution of Invertebrates in the Soils of Southeastern Part of the Bolshezemelskaya Tundra**

**A. A. Taskaeva<sup>1, #</sup>, T. N. Konakova<sup>1</sup>, A. A. Kolesnikova<sup>1</sup>, A. A. Kudrin<sup>1</sup>,  
A. N. Panjukov<sup>1</sup>, and E. M. Lapteva<sup>1</sup>**

*<sup>1</sup>Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,  
ul. Kommunisticheskaya 28, Syktyvkar, 167982 Russia*

*<sup>#</sup>e-mail: taskaeva@ib.komisc.ru*

A characteristic of the spatial distribution of soil biota (nematodes, microarthropods, large soil invertebrates) in plant communities of the southeastern sector of the Bolshezemelskaya tundra (Komi Republic, environs of Vorkuta) is given. For all studied groups of soil invertebrates, an aggregated distribution was noted, in which the dimension of the organism plays a certain role. It is shown that the level of moisture in the soils of tundra ecosystems does not significantly affect the spatial distribution of various groups of soil organisms.