

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2021

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

Историческая стабильность скорости старения человека и ее снижение в наше время

В. И. Донцов

117

БИОХИМИЯ

Антиоксидантные свойства экстракта личинок *Hermetia illucens*

Н. А. Ушакова, А. Е. Донцов, М. В. Марсова, А. И. Бастратов

121

ГЕНЕТИКА

Экспрессия генов ингибиторов протеиназ в растениях томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* и модуляция их активности салициловой и жасмоновой кислотами

С. В. Зиновьева, Ж. В. Удалова, В. В. Займль-Бухингер, Ф. К. Хасанов

126

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Влияние наночастиц металлов и их оксидов на фотосинтетический аппарат растений

Ю. В. Венжик, И. Е. Мошков, Л. А. Дыкман

137

Влияние низкой температуры на интенсивность окислительных процессов и активность антиоксидантных ферментов у пшеницы при оптимальном и избыточном содержании цинка в корнеобитаемой среде

Ю. В. Батова, Н. М. Казнина, А. Ф. Титов

153

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Влияние аморфного фенола и его фракций на активность пептидаз кишечника рыб

В. В. Кузьмина, А. Ф. Тарлева

163

ЗООЛОГИЯ

Морфометрическая изменчивость верхних коренных зубов и митохондриальная филогеография сони-полчка *Glis glis* L. (Gliridae) Восточной Европы и Кавказа

Ю. В. Попова, О. О. Григорьева, Д. М. Кривоногов, А. В. Щегольков, В. В. Стахеев, В. Б. Сычева, В. Н. Орлов

168

ЭКОЛОГИЯ

Анализ связи степени развития фитопланктона, оцененной по хлорофиллу "а", с содержанием биогенных элементов в Рыбинском водохранилище

И. Э. Степанова

177

Влияние фактора искусственных насаждений на восстановление вторичной целины в агролесоландшафтах сухих степей

А. М. Пугачёва

184

Фитоиндикационный индекс разнообразия условий среды

Л. А. Животовский, Г. О. Османова

193

Радиальный прирост сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в северотаежных лишайниковых сосновых лесах и редколесьях

В. В. Горшков, Н. И. Ставрова, П. Н. Катютин, А. Ю. Лянгузов

200

К экологии размножения рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb. на северной периферии ареала. Сообщение 2. Половое созревание, плодовитость взрослых и молодых полевок

Э. В. Ивантер

211

Contents

No. 2, 2021

Theoretical and Evolutionary Biology

Historical Stability of the Human Aging Rate and Its Decline in Our Time

V. I. Dontsov

117

Biochemistry

Antioxidant Properties of Larvae *Hermetia illucens* Extract

N. A. Ushakova, A. E. Dontsov, M. V. Marsova, and A. I. Bastrakov

121

Genetics

Gene Expression of Protease Inhibitors in Tomato Plants with Invasion by Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita* and Modulation of Their Activity with Salicylic and Jasmonic Acids

S. V. Zinovieva, Zh. V. Udalova, V. V. Seiml-Buchinger, and F. K. Khasanov

126

Plant Physiology

Influence of Nanoparticles of Metals and their Oxides on the Photosynthetic Apparatus of Plants

Yu. V. Venzhik, I. E. Moshkov, and L. A. Dykman

137

Effect of Low Temperature on the Oxidative Processes Intensity and Antioxidant Enzymes Activity in Wheat, Under Optimal and Excess Zinc Concentration in the Root Medium

Yu. V. Batova, N. M. Kaznina, and A. F. Titov

153

Animal and Human Physiology

Influence of Amorphous Phenol and Its Fractions on the Activity of Fish Intestinal Peptidases

V. V. Kuzmina and A. F. Tarleva

163

Plant Physiology

Morphometrics Variability of the Upper Molars and Mitochondrial Phylogeography of the Edible Dormouse, *Glis glis* L. (Gliridae), Eastern Europe and Caucasus

Yu. V. Popova, O. O. Grigoryeva, D. M. Krivonogov, A. V. Shchegol'kov, V. V. Stakheev, V. B. Sycheva, and V. N. Orlov

168

Ecology

A Correlation Analysis Between the Phytoplankton Development Level, Assessed by Chlorophyll "a", and Nutrient Concentrations in the Rybinsk Reservoir

I. E. Stepanova

177

The Influence of Homogeneous Stands on the Recovery of Secondary Virgin Lands in Agroforestry Landscapes of Dry Steppes

A. M. Pugacheva

184

Phyto-Indicator of Variation in Environmental Conditions

L. A. Zhivotovsky and G. O. Osmanova

193

Radial Increment of Scots Pine *Pinus sylvestris* L. in the Northern Taiga Lichen Pine Forests and Woodlands

V. V. Gorshkov, N. I. Stavrova, P. N. Katjutin, and A. Yu. Lyanguzov

200

On Reproduction Ecology of Bank Vole *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb. at North Periphery Area. Information 2. Sexual Maturation, Fertility of Adults and Juveniles

E. V. Ivanter

211

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 613.985;612.67.68

ИСТОРИЧЕСКАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ СКОРОСТИ СТАРЕНИЯ
ЧЕЛОВЕКА И ЕЕ СНИЖЕНИЕ В НАШЕ ВРЕМЯ

© 2021 г. В. И. Донцов®

Федеральный исследовательский центр “Информатика и управление” РАН, ул. Вавилова, 44, Москва, 119333 Россия

®E-mail: dontsovvi@mail.ru

Поступила в редакцию 12.10.2019 г.

После доработки 08.09.2020 г.

Принята к публикации 11.09.2020 г.

Установлено, что изменения с возрастом интенсивности смертности за вычетом фоновой константы формулы Гомперца–Мейкема, приращение интенсивности смертности, а также коэффициент экспоненты этой формулы отражают собственно скорость старения человека. С помощью данных о возрастной смертности для 40 стран показано, что скорость старения значительно не меняется в истории и практически одинакова для разных стран с середины XVIII до середины XX в. Отмечено, что сохраняется ее прямолинейный рост (в логарифмическом масштабе), начиная с окончания периода развития и роста организма и до возраста долгожителей, когда скорость старения снижается (за счет наследственного долгожительства части популяции). Однако с середины XX в. впервые в истории обнаружено замедление скорости старения по всем показателям, включая максимальную продолжительность жизни, что, видимо, связано с выраженными успехами в экономике и в медицинской и социальной помощи населению.

DOI: 10.31857/S0002332921020041

Длительность жизни и скорость старения человека — стабильные видовые (физиологические) константы, возможность изменения которых вызывает значительный научный и практический интерес. Ряд тем, связанных с природой старения и интерпретацией методов его количественного исчисления, продолжают оставаться в центре внимания: возможность существования биологических пределов продолжительности жизни (ПЖ) человека (Dong *et al.*, 2016; Lenart, Vaupel, 2017); изменение в истории и для разных стран скорости старения; изменение скорости старения в течение жизни, в том числе возможное снижение скорости старения в возрастах долгожителей; увеличение максимальной ПЖ (De Beeg *et al.*, 2017; Barbi *et al.*, 2018) и др. Сохраняется ли равномерное экспоненциальное увеличение смертности в течение всей жизни или в возрастах долгожителей снижается, выходя на плато (Barbi *et al.*, 2018)?

Для многих специалистов анализ возрастной смертности — главный метод изучения старения еще со времени исследований Гомперца (Gompertz, 1825).

Цель работы — исследование возрастных изменений скорости старения с использованием данных по возрастной смертности для ряда стран мира в истории.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучена возрастная смертность в 40 странах с 1750 по 2014 г. с помощью данных Human Mortality Database (<http://www.mortality.org>, доступно на 25.01.2019). В таблицах выживаемости для когорты в 100000 человек представлены данные с указанием смертности за 1 год с историческими 10-летними периодами. Для обработки данных использовали стандартную программу Microsoft Office Excel, а также специально разработанную нами программу “Старение популяций” (Донцов, 2019а).

Графики изменения общей возрастной интенсивности смертности (m) и ее приращения ($d(m)$) для соседних возрастов строили в логарифмическом масштабе в возрастах 1–110 лет с 10-летними интервалами в истории, и затем показатели формулы Гомперца–Мейкема рассчитывали с помощью известных методов, описанных Гавриловым и Гавриловой (Gavrilov, Gavrilova, 1991): $m = A + R_0 \exp(kt)$, где A — константа, показатель внешних влияний на смертность; R_0 и k — коэффициенты, которые, как принято считать, отражают биологическую природу смертности, т.е. собственно старение: R_0 — начальный уровень старения популяции, k — скорость изменения старения. Показатель $d(m)$ — приращение интенсивности смертности за год, что исключает константу A , т.е. также отражает собственно скорость

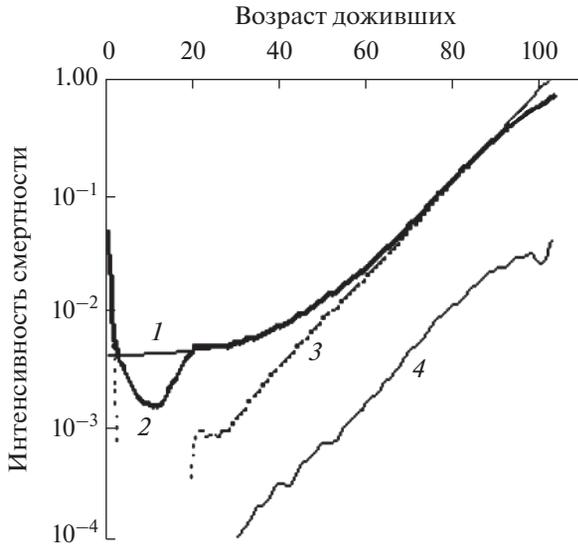


Рис. 1. Изменения интенсивности смертности и скорости старения с возрастом, Франция, 1930 г. 1 – расчетная кривая интенсивности смертности, 2 – реальная кривая m , 3 – биологическая составляющая интенсивности смертности $m-A$, 4 – приращение интенсивности смертности $d(m)$, линейное сглаживание по трем точкам.

старения. Истинную интенсивность смертности сравнивали с расчетной, вычисленной по параметрам формулы Гомперца–Мейкема, и рассчитывали коэффициент корреляции (r). Учитывали также максимальную и среднюю продолжительность жизни (МПЖ и СПЖ соответственно).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На графиках Гомперца–Мейкема (Gompertz–Makeham) для ряда стран в истории видны резкие изменения формы графиков и коэффициентов формулы; при этом прямолинейная форма графика выдерживается обычно лишь в 50–70-летнем возрастном периоде (рис. 1, на примере Франции, 1930 г.). Однако использование графиков интенсивности смертности за вычетом внешнего компонента смертности ($m-A$) и графиков приращения интенсивности смертности ($d(m)$) показывает, что линейная форма графика (в логарифмическом масштабе) с периода окончания роста и развития сохраняется, закономерности изменения процесса старения остаются прежними, несмотря на выраженные изменения графиков общей интенсивности смертности.

Наложение нескольких кривых, отражающих собственно скорость старения, показывает, что она практически одинакова для разных стран как для изменения показателя $m-A$ (рис. 2а), так и для приращения интенсивности смертности (рис. 2б).

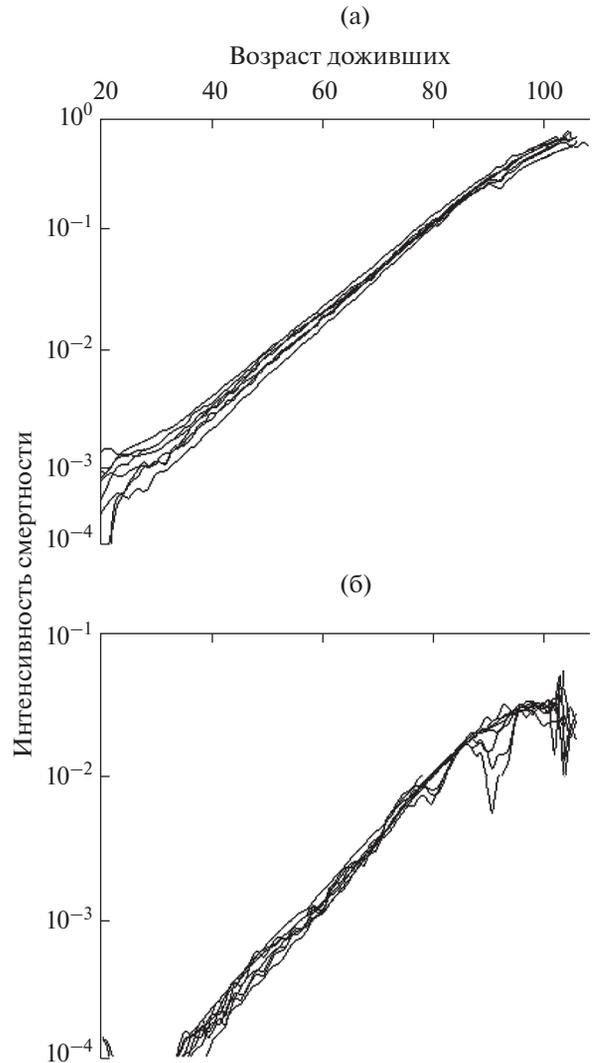


Рис. 2. Скорость старения в разных странах. а – смертность без фонового компонента ($m-A$), б – приращение интенсивности смертности ($d(m)$); для Австралии, Бельгии, Франции, Чехии, Португалии, Испании, Швеции, Финляндии, 1950 г.

Скорость старения неизменна для одной страны в истории вплоть до середины XX в. Однако для рубежа XX–XXI в. отмечается резкое снижение кривых скорости старения для возрастов 55–75 лет (рис. 3, на примере приращения интенсивности смертности 75-летних по 20 странам).

Для 12 стран, по которым имеются данные с 1900 г., снижение параметра $m-A$ для 65-летних лиц за период 100 лет до 2000 г. составило в среднем 2.79 раза (от 0.0313 ± 0.0070 до 0.0112 ± 0.0019 ; $P < 0.001$); аналогично для параметра $d(m)$ в среднем 2.81 раза (от 0.00279 ± 0.00052 до 0.000990 ± 0.000020 ; $P < 0.001$). Снижение было тем больше, чем выше была начальная скорость старения в 1900 г.: $r = 0.77$ для $m-A$ и $r = 0.88$ для $d(m)$.

Максимальная продолжительность жизни как возраст вымирания стандартной когорты, отражающий темпы старения, также увеличивается равномерно (например, для Франции со 105–106 лет за 1840–1940 гг. до 114 в 2010 г.).

С 1950 г. снижается компонент k формулы Гомперца–Мейкема, отражающий экспоненциально растущую интенсивность смертности с возрастом, что принято за основную характеристику скорости старения (для 12 стран от 0.177 ± 0.0056 за 1810–1940 гг. до 0.0833 ± 0.0064 за 1950–2010 гг., $P < 0.001$). Например, корреляция компонента k с текущим годом в истории Франции за 1810–1940 гг. отсутствует ($r = -0.079$), в то время как с 1950 г. корреляция стала высокосignификантной ($r = -0.941$).

В то же время резкое снижение компонента A (например, во Франции в 2.6 раза с 1840 по 1940 г.) никак не влияет на скорость старения в более ранние исторические эпохи. В начале XX в. компонент A во многих странах становится отрицательным, а компонент k , отражающий скорость старения, уменьшается в наибольшей степени.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Типичным графиком Гомперца–Мейкема считают график, дающий в логарифмическом масштабе прямую с возраста окончания роста и развития организма (20–25 лет) до возрастов долгожителей (85–90 лет), когда кривая начинает отклоняться вниз (замедление скорости старения долгожителей). Однако реальные графики обычно демонстрируют самые разные формы кривой интенсивности смертности в истории для разных стран и в разные возрастные периоды. Это может быть результатом влияния или внешних условий (которые отражает константа A), или изменения старения организма (что, как считают, отражают параметры экспоненты R и k). Изменение скорости старения может также отражать показатель приращения интенсивности смертности $d(m)$, причем он более точен, так как отслеживает мгновенные изменения интенсивности смертности, не зависящие от среднего значения константы A .

Использование графика приращения интенсивности смертности и графика изменения интенсивности смертности за вычетом константы A формулы Гомперца–Мейкема позволяет видеть, что внешнее разнообразие графиков зависит от различий внешних влияний на смертность (константы A), тогда как закономерности изменения скорости старения сохраняются и в истории, и для разных стран, причем графики их практически совпадают.

Сохраняются закономерности линейного повышения скорости старения (в логарифмическом масштабе, отражающем экспоненциальный закон нарастания скорости старения с возрастом) с

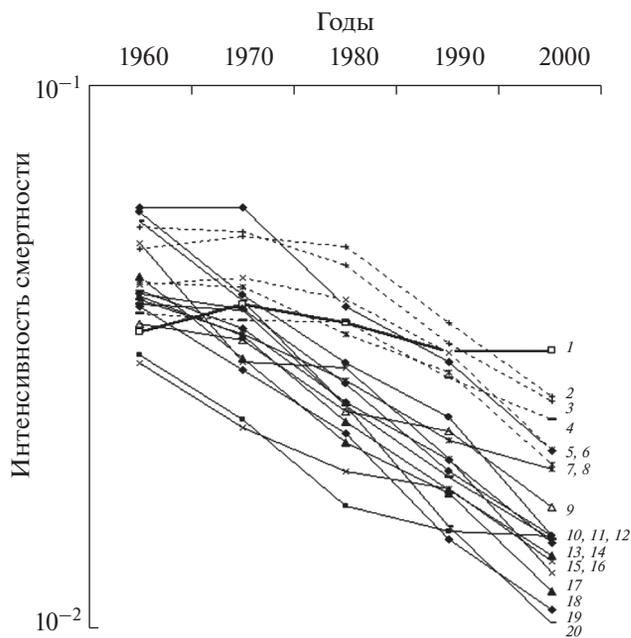


Рис. 3. Изменение скорости старения 75-летних в истории для разных стран — $d(m)$. 1 — Россия (жирная кривая), 2 — Чехия, 3 — Венгрия, 4 — Латвия, 5 — Польша, 6 — Португалия, 7 — Эстония, 8 — Англия, 9 — Норвегия, 10 — Финляндия, 11 — США, 12 — Италия, 13 — Швеция, 14 — Испания, 15 — Австралия, 16 — Канада, 17 — Новая Зеландия, 18 — Швейцария, 19 — Франция, 20 — Япония. Штриховые линии — постсоветские страны.

периода окончания роста и развития до возрастов долгожителей и закономерности снижения скорости старения в возрастах долгожителей. Снижение скорости старения для возраста долгожителей отражает неоднородность популяции: наследственность может влиять, видимо, на 25% длительности жизни и формирует феномен долгожителей (Hayflick, 2007; Dato *et al.*, 2017).

Влияние внешних условий на скорость старения вполне вероятно (Finch, 2010; Ribeiro *et al.*, 2017). Мы также предложили представление о старении, сближающее патологические изменения при естественном старении и при возрастных заболеваниях (Krut'ko *et al.*, 2018); изменение общей жизнеспособности при патологических процессах эквивалентно влиянию на биологическое старение. В таком случае профилактика возрастных заболеваний и высокий уровень медицинской и социальной помощи будут сказываться на видимой скорости старения, хотя в более старших возрастах долгожителей выраженные изменения физиологических показателей при естественном старении нивелируют этот эффект и ведут к инверсии сниженной смертности в возрастах долгожителей на повышенную (Донцов, 2019б).

Выраженные медико-социальные и экономические улучшения качества жизни, диспансери-

зация, профилактика заболеваний и пропаганда здорового образа жизни, наблюдающиеся в истории с середины XX в., вероятно, и являются причинами, снижающими скорость старения человека.

Эффект снижения скорости старения человека с середины XX в. — важнейший феномен, который значим как теоретически, так и практически в условиях постоянно повышающейся доли старших возрастов (постарения населения) и повышения пенсионного возраста. Раскрытие природы этого феномена — ключ к эффективному воздействию на процесс старения человека, что является давней исторической мечтой человечества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Донцов В.И.* Старение популяций // Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2019617794. От 20 июня. 2019а.
- Донцов В.И.* Изменения смертности и скорости старения во второй половине XX столетия в России // *Здравоохранение Российской Федерации*. 2019б. Т. 63. № 1. С. 42–47.
- Barbi E., Lagona F., Marsili M., Vaupel J.W., Wachter K.W.* The plateau of human mortality: Demography of longevity pioneers // *Science*. 2018. V. 360. № 6396. P. 1459–1461.
- Dato S., Rose G., Crocco P., Monti D., Garagnani P., Franceschi C., Passarino G.* The genetics of human longevity: an intricacy of genes, environment, culture and micro-biome // *Mech. Ageing Dev.* 2017. V. 165(Pt B). P. 147–155.
- De Beer J., Bardoutsos A., Janssen F.* Maximum human lifespan may increase to 125 years // *Nature*. 2017. V. 546. № 7670. E16–17.
- Dong X., Milholland B., Vijg J.* Evidence for a limit to human lifespan // *Nature*. 2016. V. 538. № 7624. P. 257–259.
- Finch C.E.* Evolution of the human lifespan and diseases of aging: roles of infection, inflammation, and nutrition // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2010. V. 107. № 1. P. 1718–1724.
- Gavrilov L.A., Gavrilova N.S.* *The Biology of Life Span: A Quantitative Approach*. N.Y.: Harwood Acad. Publ., 1991. 385 p.
- Gompertz B.* On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on the mode of determining the value of life contingencies // *Philos. Transact. Roy. Soc. London A*. 1825. V. 115. P. 513–585.
- Hayflick L.* Entropy explains aging, genetic determinism explains longevity, and undefined terminology explains misunderstanding both // *PLoS Genet.* 2007. V. 3. № 12. e220.
- Krut'ko V.N., Dontsov V.I., Khalyavkin A.V., Markova A.N.* Natural aging as a sequential poly-systemic syndrome // *Frontiers Biosci. Landmark*. 2018. V. 23. P. 909–920.
- Lenart A., Vaupel J.W.* Questionable evidence for a limit to human lifespan // *Nature*. 2017. № 546. E13–14.
- Ribeiro A.I., Krainski E.T., Carvalho M.S., De Fátima de Pina M.* The influence of socioeconomic deprivation, access to healthcare and physical environment on old-age survival in Portugal // *Geospat Health*. 2017. V. 12. № 2. P. 581.

Historical Stability of the Human Aging Rate and Its Decline in Our Time

V. I. Dontsov[#]

Federal Research Center “Computer Science and Control” of Russian Academy of Sciences, Institute for Systems Analysis, ul. Vavilova 44, Moscow, 119333 Russia

[#]*e-mail: dontsovvi@mail.ru*

It was found that changes in the mortality rate with age, minus the background constant of the Gompertz–Makeham formula, the increment in the mortality rate, as well as the exponent coefficient of this formula, reflect the actual rate of human aging. Using age-related mortality data for 40 countries, it is shown that the rate of aging does not change significantly in history and is almost the same for different countries from the middle of the XVIII to the middle of the XX century. Noted that keep it linear growth (in logarithmic scale), starting from the end of the period of development and growth of the body until the age of centenarians, when the speed of aging is reduced (due to the inherited longevity of the population). However, since the mid XX century for the first time in the history discovered by slowing the rate of aging in all parameters, including maximum life span, which is apparently associated with pronounced success in the economy and in health and social care.

УДК 577.0

АНТИОКСИДАНТНЫЕ СВОЙСТВА ЭКСТРАКТА ЛИЧИНОК *Hermetia illucens*

© 2021 г. Н. А. Ушакова^{*,@}, А. Е. Донцов^{**}, М. В. Марсова^{***,****}, А. И. Бастраков^{*}

^{*}Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

^{**}Институт биохимической физики им. Н.М. Эмануэля РАН, ул. Косыгина, 4, Москва, 119334 Россия

^{***}Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, ул. Губкина, 3, Москва, 119991 Россия

^{****}Московский физико-технический институт (Национальный исследовательский университет),
Институтский пер., 9, г. Долгопрудный, Московская обл., 141701 Россия

[@]E-mail: naushakova@gmail.com

Поступила в редакцию 20.08.2020 г.

После доработки 25.08.2020 г.

Принята к публикации 25.08.2020 г.

Из биомассы личинок *Hermetia illucens* получен водный экстракт с применением электроимпульсного плазменно-динамического метода. Отмечено, что экстракт обладает высокой эффективностью тушения хемилюминесценции люминола в присутствии гемоглобина и пероксида водорода. В экстракте обнаружен черный пигмент меланин с антиоксидантной активностью (концентрация парамагнитных центров 8.3×10^{16} спин/г сухого вещества). Антирадикальные свойства экстракта подтвердились на модели оксидативного стресса нематоды *Caenorhabditis elegans* в присутствии 40 мМ параквата: введение экстракта увеличило на 25% медианную продолжительность жизни нематоды. Выявленный антиоксидантный эффект связан с присутствием в экстракте комплекса антиоксидантов и, возможно, антиоксидантных ферментов, разрушающих гидропероксиды.

DOI: 10.31857/S0002332921020132

В последнее время большое внимание исследователей привлекают насекомые, перспективные для разработки новых антибиотиков, иммуноактивных пептидов, субстанций для фармацевтического применения (Chernysh *et al.*, 2002; Dossey *et al.*, 2016). Промышленно выращивается муха черная львинка *Hermetia illucens*, личинки которой успешно используются для получения белковой биомассы кормового и пищевого назначения (Müller *et al.*, 2017; Wang, Shelomi, 2017). Однако личинки черной львинки представляют интерес и как возобновляемый, но малоизученный источник биологически активных веществ.

Для максимального извлечения из биомассы насекомых полезных компонентов важно применение эффективных экстракционных процессов. Метод электроимпульсный плазменно-динамический экстракции (ЭИПДЭ) разнообразных веществ из растительного и животного сырья (Молчанов, 1981) позволяет получить с высоким выходом целевые продукты (Чуешов, 2002). Наиболее часто подобной обработке подвергаются растительные материалы (Казуб и др., 2018). Процессы, проис-

ходящие вследствие воздействия ударных волн от импульсных электрических разрядов на животные ткани, изучены в меньшей степени. Известно, что при пропускании электрического разряда большой мощности в экстрагируемой смеси возникают ударные волны, создающие высокое импульсивное давление и мощные кавитационные процессы. Обработка тканей электровзрывным способом приводит к разрушающему действию электрического тока на белково-липидные мембраны клеток, что увеличивает их проницаемость и повышает выход клеточных компонентов в экстракт (Перцев, Зупанец, 1999). Применение метода ЭИПДЭ для экстракции из насекомых в литературе не отмечено.

Цель работы – оценить биологическую активность водного экстракта личинок черной львинки *H. illucens*, полученного методом ЭИПДЭ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена с соблюдением этических норм проведения научных экспериментов с животными (Приказ Минздрава СССР № 755 от

12.08. 1977 г. “О мерах по дальнейшему совершенствованию организационных форм работы с использованием экспериментальных животных”). Личинки были выращены в ИПЭЭ РАН на комбикорме для бройлеров (ПК-6) в контролируемых условиях (Некрасов и др., 2019). Насекомые (сырая масса 5 кг) были обездвижены замораживанием при -18°C в течение 15 мин и гомогенизированы с добавлением воды до конечной влажности суспензии 80%. ЭИПДЭ осуществляли на установке ООО КоролевФарм (Нужненко, 2011). Параметры экстрагирования: мощность пропускаемого электрического разряда 38000 В, частота импульсов 1 имп./с, расстояние между электродами 5 мм, время экстрагирования 7 мин. После воздействия экстракт отделяли от твердой фракции центрифугированием при 5000 g в течение 15 мин. Антибактериальную обработку осуществляли мембранной фильтрацией с использованием насадок для фильтрования Millex-GV 0.22 мкм.

Для изучения антиоксидантных свойств экстракта анализировали сам экстракт личинок *H. illucens* (VL) и препарат меланина (FML), который выделили из аликвоты экстракта VL осаждением концентрированной соляной кислотой до pH 2.0, дважды промывали дистиллированной водой и высушили. Препарат FML растворяли в 0.1 М К-фосфатном буфере в исходной концентрации 4.5 мг/мл. Для флуоресцентных и спектральных измерений использовали этот препарат, разведенный в 5 раз, для измерения тушения хемилюминесценции брали различные количества исходного препарата. Для измерения спектров электронного парамагнитного резонанса (ЭПР) использовали сухой препарат FML. Экстракт VL для флуоресцентных и спектральных измерений разводили в 5 раз. Для измерения антиоксидантной активности (АОА) использовали 10–100 мкл исходного экстракта. АОА препаратов определяли с помощью гомогенной гидрофильной хемилюминесцентной системы, состоящей из гемоглобина, пероксида водорода и люминола (Ushakova *et al.*, 2018). В качестве измеряемых параметров были использованы амплитуда люминесценции и латентный период развития максимальной интенсивности свечения. Кинетику хемилюминесценции регистрировали на спектрофлуориметре Shimadzu RF 5301PC (Япония) при длине волны люминесценции 470 нм и комнатной температуре. Среда инкубации содержала 0.05 М К-фосфатный буфер, pH 7.4, 2 мкМ гемоглобин, 100 мкМ люминол, 100 мкМ ЭДТА и различные количества препаратов FML и VL. Для оценки степени АОА препарата VL сравнивали его активность с активностью известного водо-

растворимого антиоксиданта аскорбата в идентичных условиях измерения. АОА экстракта была выражена как молярная концентрация аскорбата, вызывающая такой же ингибирующий эффект, как и препарат VL, содержащий 1 мг/мл сухого вещества.

Регистрацию спектра ЭПР образца FML проводили при -196°C на радиоспектрометре ЭПР Bruker EMX (Германия). Условия записи спектров ЭПР: ΔH -развертка – 50 Гс; H-центр – 3476 Гс; амплитуда модуляции – 3 Гс, постоянная времени – 100 мс, мощность СВЧ – 20 мкВт. Эталон для определения концентрации спинов – УДА № 5, сертификат о калибровке № 905/910–2012.

Исследование антиоксидантного действия экстракта личинок *H. illucens* проводилось также на модели индуцированного паракватом оксидативного стресса у свободноживущей почвенной нематоды *Caenorhabditis elegans* штамм Bristol N2 (дикий тип) (Wang *et al.*, 2016; Lin *et al.*, 2018). Синхронизированные стерильные яйца *C. elegans* переносили на бактериальный газон из штамма *Escherichia coli* op50 и инкубировали в течение 3 сут при 20°C . Полученные таким образом личинки стадии L4 были перенесены в буферный раствор. В каждую лунку 96-луночной планшеты вносили 6–12 нематод (общее число нематод на точку 35–60), аликвоту исследуемого водного экстракта в концентрации 4% конечного объема реакционной смеси и водный раствор индуктора оксидативного стресса – параквата в концентрации 40 мМ/л. В контроль не добавляли экстракт и вместо параквата вводили воду. Наблюдения и подсчет активных нематод проводили каждые 3 ч до гибели 80% их исходного количества. Число живых и мертвых нематод подсчитывали, исходя из их активности при воздействии света и прикосновении щупа. После статистической обработки строили график и вычисляли медианную продолжительность жизни (МПЖ) нематод. МПЖ нематод экспериментальной группы сравнивалась с МПЖ нематод контрольной группы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экстракт личинок черной львинки *H. illucens*, полученный электровзрывным способом (VL), и препарат меланина FML, выделенный из экстракта VL, проявили выраженную антирадикальную активность. На рис. 1 показана сравнительная кинетика тушения хемилюминесценции люминола препаратами FML и VL, а на рис. 2 – зависимость латентного периода развития хемилюминесценции в присутствии различных концентраций пре-

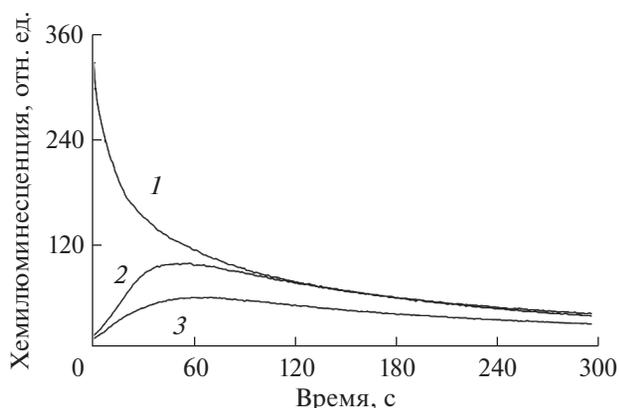


Рис. 1. Сравнительные кинетики тушения хемилюминесценции люминола меланином, выделенным из экстракта, и экстрактом личинок *Hermetia illucens*. 1 – исходная кинетика угасания хемилюминесценции люминола (без добавок), 2 – то же при добавлении 200 мкл раствора FML с содержанием меланина 4.5 мг/мл; 3 – то же при добавлении 20 мкл экстракта VL.

паратов. По характеру кинетических кривых механизмы тушения хемилюминесценции этими препаратами сходны.

Экстракт VL содержал меланин в относительно невысокой концентрации с АОА, присущей меланинам львинки (Ushakova *et al.*, 2017). Однако сам экстракт VL обладал явной АОА, величина которой соответствовала 35 нмоль/мл аскорбиновой кислоты.

ЭПР-спектральные характеристики препарата FML, подтверждающие его меланиновую природу, приведены в табл. 1. Концентрация парамагнитных центров в препарате FML (8.3×10^{16} спин/г) и g-фактор коррелировали с аналогичными показателями, полученными нами ранее для меланина из личинок *H. illucens* (Ushakova *et al.*, 2017).

Для подтверждения антиоксидантных свойств экстракта VL были проведены опыты на нематоде *C. elegans* в условиях оксидативного стресса, индуцированного паракватом в концентрации 40 мМ. Изменения МПЖ нематод в присутствии экстракта личинок львинки *H. illucens* по сравнению с контрольной группой (H_2O) в обычных условиях (без параквата) показали некоторую токсичность полученного экстракта (рис. 3а). МПЖ нематод в присутствии экстракта составила 22 ч, в то время как в контроле с водой – 27.5 ч. Однако изменения МПЖ нематод в присутствии экстракта (рис. 3б) в условиях оксидативного стресса с 40 мМ параквата продемонстрировали антиоксидантный эффект. Экстракт снял негативное влияние оксиданта и увеличил МПЖ нематод на 25%.

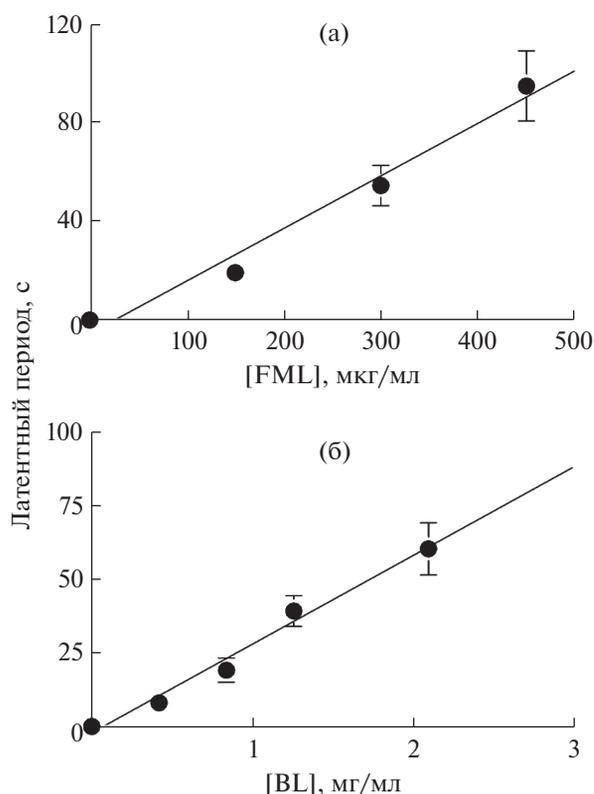


Рис. 2. Зависимость латентного периода возгорания хемилюминесценции люминола от концентрации препарата FML (а) и экстракта VL (б).

Использование метода ЭИПДЭ позволило получить водный экстракт личинок черной львинки *H. illucens* с выраженной АОА, которая связана с присутствием антиоксидантов, и в том числе меланина. Кроме того, результаты предварительных экспериментов свидетельствуют о содержании в экстракте антиоксидантных ферментов, участвующих в детоксикации гидропероксидов.

Таблица 1. ЭПР-спектральные характеристики меланина из экстракта личинок *Hermetia illucens* в сравнении с ДОФА-меланином

Параметр	FML	ДОФА-меланин
g-factor	2.0042	2.0036
ΔH_{pp}	6.7	4.8
Масса, мг	4.2	1.4
Концентрация, спин/г	8.3×10^{16}	39.7×10^{17}

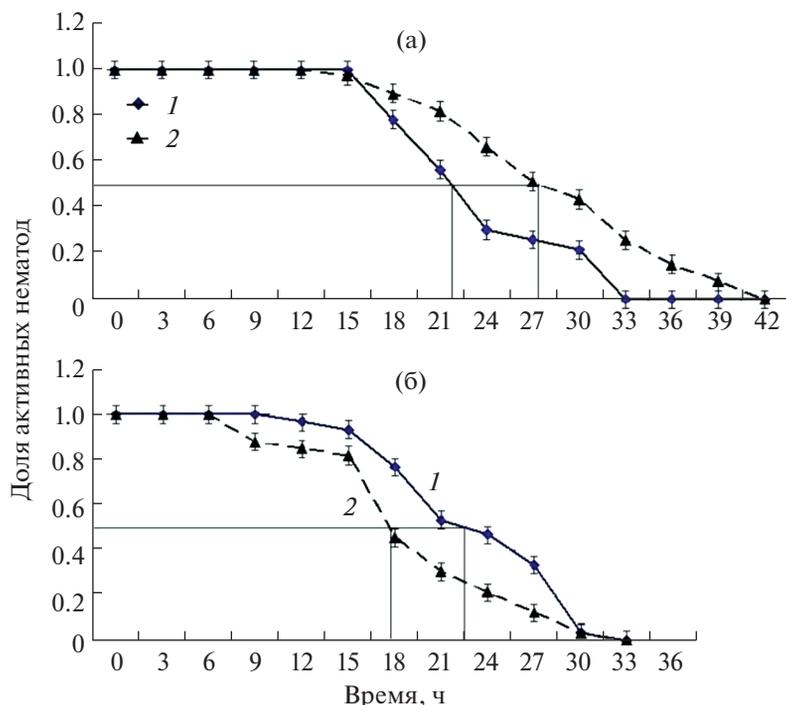


Рис. 3. Изменение количества активных нематод *Caenorhabditis elegans* со временем без параквата (а) и в условиях окислительного стресса с 40 мМ параквата (б). 1 – в присутствии экстракта личинок *Hermetia illucens*, 2 – контроль с водой.

Поиск новых антиоксидантных веществ ведется постоянно при большом разнообразии имеющихся препаратов. Это связано с особенностями современной жизни. Загазованный воздух городов, солнечная радиация, стрессы, вредная еда, чрезмерный прием лекарственных препаратов, вредные привычки, НЕV-излучение от гаджетов и мониторов – это комплекс факторов, провоцирующих образование свободных радикалов в организме. Антиоксиданты замедляют их разрушительное действие, укрепляют иммунную защиту и важны для поддержания здоровья. Выявленные антиоксидантные свойства полученного экстракта личинок *H. illucens* свидетельствуют о перспективности экстракта для практического использования.

Авторы выражают благодарность Генеральному директору ООО КоролевФарм Н.С. Нужненко, директору по производству ООО КоролевФарм Ю.М. Светушкиной за получение экстракта методом ЭИПДЭ.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки, проект № 075-11-2019-070, и в рамках Госзадания по теме № 0109-2019-0008.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Казуб В.Т., Кошкарлова А.Г., Рудобахта С.П. Особенности кинетики процесса экстрагирования под воздействием импульсного поля высокой напряженности // Вестн. Тамбов. гос. техн. ун-та. 2018. Т. 24. № 1. С. 134–139.
<https://doi.org/10.17277/vestnik.2018.01>. Р.134–139.
- Молчанов Г.И. Интенсивная обработка лекарственного сырья. М.: Медицина, 1981. С. 108–122.
- Некрасов Р.В., Чабаев М.Г., Зеленченкова А.А., Бастраков А.И., Ушакова Н.А. Питательные свойства личинок *Hermetia illucens* L. – нового кормового продукта для молодняка свиней (*Sus scrofa domestica* Erxleben) // С.-х. биология. 2019. Т. 54. № 2. С. 316–325.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2019.2.316rus>
- Нужненко Н.С. Установка электроимпульсного экстрагирования. Патент RU105290U1 2011.02.16.
- Перцев И.И., Зупанец И.А. Фармацевтические и медико-биологические аспекты лекарств. Харьков: УкрФА. 1999. Т. 2. 104 с.
- Чуешов В.И. Промышленная технология лекарств. Харьков: НФАУ МТК, 2002. Т. 2. С. 112–114.
- Chernysh S.I., Kim S.I., Bekker G., Pleskach V.A., Filatova N.A., Anikin V.B., Platonov V.G., Bulet P. Antiviral and antitumor peptides from insects // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. № 20. P. 12628–12632.
- Dossey A.T., Morales-Ramos J.A., Guadalupe Rojas M. Insects as sustainable food ingredients production, processing and food applications. Acad. Press. Elsevier Inc., 2016. 402 p.

- Lin Q., Long L.K., Zhuang Z.H., Wu L.L., Wu S.L., Zhang W.M. Antioxidant activity of water extract from fermented mycelia of *Cordyceps sobolifera* (Ascomycetes) in *Caenorhabditis elegans* // Int. J. Med. Mushrooms. 2018. V. 20. № 1. P. 61–70.
<https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2018025324>
- Müller A., Wolf D., Gutzeit H.O. The black soldier fly, *Hermetia illucens* – a promising source for sustainable production of proteins, lipids and bioactive substances // Z. Naturforsch. 2017. V. 72(9) aop.
<https://doi.org/10.1515/znc-2017-0030>
- Ushakova N.A., Bastrakov A.I., Dontsov A.E., Sakina N.L., Karagodin V.P. Preparation and characterization of *Alphitobius diaperinus* melanin // Appl. Biochem. Microbiol. 2018. V. 54. Iss. 4. P. 425–431.
<https://doi.org/10.1134/S0003683818040142>
- Ushakova N.A., Dontsov A.E., Sakina N.L., Brodsky E.S., Ratnikova I.A., Gavrilova N.N., Bastrakov A.I., Kozlova A.A., Nekrasov R.V. Melanin properties at the different stages of the life cycle of the fly *Hermetia illucens* // Ukr. Journ. Ecol. 2017. V. 7. № 4. P. 424–431.
https://doi.org/10.15421/2017_137
- Wang Q., Huang Y., Qin C., Liang M., Mao X., Li S., Zou Y., Jia W., Li H., Ma C., Huang Z. Bioactive peptides from *Angelica sinensis* protein hydrolyzate delay senescence in *Caenorhabditis elegans* through antioxidant activities // Hindawi Publ. Corp. Oxid. Med. Cell Longev. 2016. Article ID 8956981.
<https://doi.org/10.1155/2016/8956981>
- Wang Y.-S., Shelomi M. Review of black soldier fly (*Hermetia illucens*) as animal feed and human food // Foods. 2017. V. 6. № 91.
<https://doi.org/10.3390/foods6100091>

Antioxidant Properties of Larvae *Hermetia illucens* Extract

N. A. Ushakova^{1, #}, A. E. Dontsov², M. V. Marsova^{3, 4}, and A. I. Bastrakov¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia

²Emanuel Institute of Biochemical Physics RAS, ul. Kosygina 4, Moscow, 119334 Russia

³Vavilov Institute of General Genetics RAS, ul. Gubkina 3, Moscow, 119991 Russia

⁴Moscow Institute of Physics and Technology (National Research University), Institutskiy lane 9, Dolgoprudny, Moscow Region, 141701 Russia

[#]e-mail: naushakova@gmail.com

An aqueous extract was obtained from the biomass of *Hermetia illucens* larvae using an electro-pulse plasmadynamic method. The extract was highly effective in quenching the chemiluminescence of luminol in the presence of hemoglobin and hydrogen peroxide. It contained the black pigment melanin with a concentration of paramagnetic centers of 8.3×10^{16} spin/g of dry matter and antioxidant activity. The antiradical properties of the extract were confirmed on the model of oxidative stress of the nematode *Caenorhabditis elegans* in the presence of 40 mmol of paraquat: the introduction of the extract increased the median lifespan of the nematode by 25%. The identified antioxidant effect is associated with the presence of a complex of antioxidants in the extract and, possibly, antioxidant enzymes that destroy hydroperoxides.

УДК 635.21.24:577.27:551.524

ЭКСПРЕССИЯ ГЕНОВ ИНГИБИТОРОВ ПРОТЕИНАЗ В РАСТЕНИЯХ ТОМАТОВ ПРИ ИНВАЗИИ ГАЛЛОВОЙ НЕМАТОДОЙ *Meloidogyne incognita* И МОДУЛЯЦИЯ ИХ АКТИВНОСТИ САЛИЦИЛОВОЙ И ЖАСМОНОВОЙ КИСЛОТАМИ

© 2021 г. С. В. Зиновьева*, @, Ж. В. Удалова*, В. В. Займль-Бухингер**, ***, Ф. К. Хасанов*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

**Институт биологии Карельского научного центра РАН, Пушкинская ул., 11, Петрозаводск, 185910 Россия

***Freie Universität Berlin, Institut für Biologie/ Pflanzenphysiologie, Königin-Luise-Str. 12-16, Berlin, 14195 Deutschland

@E-mail: zinovievas@mail.ru

Поступила в редакцию 26.12.2019 г.

После доработки 25.02.2020 г.

Принята к публикации 28.02.2020 г.

Проведено исследование экспрессии генов ингибиторов сериновых (*ISP*) и цистеиновых протеиназ (*ICP*) в корнях устойчивых и восприимчивых к галловой нематоды *Meloidogyne incognita* растений томатов при заражении и действии сигнальных молекул – салициловой (СК) и жасмоновой (ЖК) кислот. Показано, что при заражении для устойчивых растений характерно усиленное накопление транскриптов генов ингибиторов цистеиновых и сериновых протеиназ на этапах проникновения и развития в корнях, тогда как у восприимчивых растений уровень транскрипции не меняется. Установлено значительное снижение нематодной инвазии в восприимчивых растениях при обработке СК или ЖК по сравнению с растениями без обработки, что позволяет определить роль исследованных ингибиторов протеиназ (ИП) в устойчивости, индуцированной сигнальными молекулами. Выявлено, что увеличение экспрессии генов ИП сопровождается ингибированием репродуктивного потенциала самок *M. incognita*, их размеров, а также снижением зараженности растений.

DOI: 10.31857/S000233292102017X

Галловые нематоды рода *Meloidogyne* (Göeldi, 1892) относятся к числу наиболее опасных, высокоадаптированных, облигатных паразитов корневой системы, которые поражают практически все виды высших растений (Moens *et al.*, 2009). Их действие на растения складывается из механического повреждения, химического воздействия и использования клеточного содержимого в качестве пищевых ресурсов. В процессе эволюции галловые нематоды выработали узкоспециализированный и уникальный способ существования в корнях растений-хозяев. Личинки внедряются в корни, мигрируют к проводящей системе и индуцируют образование специализированных областей питания, так называемых гигантских клеток. Гигантская клетка обеспечивает личинок питанием, необходимым для завершения жизненного цикла. Эти нематоды индуцируют образование галлов на корнях растений, влияют на рост и физиологические параметры хозяина, что приводит к снижению продуктивности растений. Как и все паразитические нематоды, галловые нематоды обладают специальным стилетом (копьем), который позволяет проникать в растение и питаться.

Основные факторы воздействия галловых нематод, изменяющих клеточную структуру и функции хозяина, – секреторные выделения пищеводных желез, поверхности кутикулы и амфид, среди которых присутствуют белки и другие биологически активные молекулы (эффекторы). Механическое действие стилета обеспечивает точное и локализованное попадание эффекторов пищеводных желез в клетки растений-хозяев. Исследования функциональной роли эффекторов нематод подтвердили их значение во множестве процессов, происходящих в растении при инвазии нематодами: миграции по тканям растений, создании и поддержании питающих структур, а также в защитном ответе, о чем сообщается в ряде работ (Gheysen, Mitchum, 2011, 2019; Haegeman *et al.*, 2012; Rosso *et al.*, 2012; Mitchum *et al.*, 2013).

Значительную часть эффекторов составляют протеазы (протеиназы) – протеолитические ферменты, расщепляющие внутренние пептидные связи белков и пептидов. Ферментативный гидролиз белков и пептидов (протеолиз) как особая форма биологического контроля относится к

числу наиболее важных процессов в жизнедеятельности организмов.

Наиболее распространенный и экономически значимый вид среди галловых нематод — *Meloidogyne incognita* (Kofoid, White, 1919) Chitwood, 1949, — модельный вид для изучения биологии и взаимоотношений с растениями и процессов коадаптации в системе растения–нематоды. Однако, несмотря на огромные успехи, достигнутые за последние 10–15 лет, в связи с развитием уникальных методов исследований, включающих в себя методы конструкции биологически активных рекомбинантных молекул ДНК, биоинформатики, геномики и т.д., взаимоотношения этих организмов с растениями все еще остаются в большой степени “terra incognita”. Значительным достижением стала расшифровка генома *M. incognita* (Abad *et al.*, 2008), которая предоставила огромный источник данных, позволяющих лучше понять все факторы, связанные с паразитизмом нематоды. Стало известно, что эта нематода обладает практически всеми репрезентативными классами протеиназ, описанных в литературе. Проведенные исследования показали, что деградом галловой нематоды *M. incognita* состоит из 334 протеиназ, принадлежащих к различным классам, что составляет 1.74% всех белков, кодируемых в геноме этой нематоды. При этом 64 из идентифицированных протеиназ содержат N-концевой пептидный сигнал, что указывает на их участие в секреторной деятельности нематод (Bellafiore *et al.*, 2008) и предполагает их возможное влияние на растение-хозяина. Среди них известны две катепсиноподобные цистеиновые протеиназы (Neveu *et al.*, 2003; Shingles, 2007), хомотрипсиноподобные сериновые протеиназы (Rosso *et al.*, 2012) и катепсин D — аспаратная протеиназа (Fragoso *et al.*, 2005). Некоторые аспаратные протеиназы нематоды выделяют во время паразитирования в апопласт растений (Vieira *et al.*, 2011).

Исследования экспрессии генов трех мажорных протеиназ *M. incognita* — аспаратной (*Mi-asp-1*), сериновой (*Mi-ser-1*) и цистеиновой типа катепсина L (*Mi-cpl-1*) — выявили значительные различия на всех этапах развития нематод (от внедрения в корни личинок до репродуктивной стадии), что указывало на различные функции, которые они выполняют в процессе развития (Antonino de Souza *et al.*, 2013).

Функции протеиназ нематод при паразитировании на растениях были определены с помощью метода избирательной инактивации экспрессии генов малыми интерферирующими РНК. Использование этого метода помогло установить, что протеиназы участвуют во многих аспектах морфогенеза и физиологии клеток растений, в деградации защитных белков растений (Vieira *et al.*, 2011), а также в специализированных физиологических процессах нематод, таких как линька (Craig *et al.*, 2007) и

эмбриогенез (Britton, Murray, 2002; Hashmi *et al.*, 2002). Применение метода РНК-интерференции на растениях табака, инвазированных *M. incognita*, в корнях которых были подавлены активности генов, кодирующих аспаратные (*Mi-asp-1*), сериновые (*Mi-ser-1*) и цистеиновые (*Mi-cpl-1*) протеиназы, позволило получить данные о значении этих протеиназ в развитии нематод в корнях растений. Оказалось, что нокдаун генов вышеупомянутых протеиназ, которые были исключены из рациона паразитирующих на них нематод, отражался на размерах, размножении, жизнеспособности яиц и вирулентности потомства (Antonino de Souza *et al.*, 2013).

Ввиду важности этого класса ферментов, обладающих широким спектром метаболических функций во взаимодействиях паразит–хозяин, протеиназы могут рассматриваться как важные мишени для создания новых сельскохозяйственных культур с повышенной устойчивостью к нематодам. Подавление развития нематод в растениях с генами, экспрессирующими ингибиторы протеиназ, подтверждается многими исследованиями (Atkinson *et al.*, 2009, 2012; Dutta *et al.*, 2015; Ali *et al.*, 2017; и др.).

Возможно, результаты, полученные на растениях, содержащих гены ингибиторов протеиназ или экспрессирующих дцРНК для определенных протеиназ, не отражают природные ситуации в инвазированных растениях, но показывают, что одним из факторов защиты растений в ответ на нематодную инвазию могут быть ингибиторы, способные подавить активность протеиназ. Повидимому, подавление активности ферментов белковыми ингибиторами — наиболее древний в эволюционном отношении способ регуляции протеолиза (Мосолов, 1983). Этот процесс контролируется каскадами сигнальной трансдукции, которая связана с транскрипцией генов, кодирующих эти белки-ингибиторы (Koiwa *et al.*, 1997). Одна из причин экспрессии и накопления ингибиторов протеиназ (ИП) в клетках при заражении различными фитопатогенами — активация сигнального пути, опосредованного салициловой (СК) или жасмоновой (ЖК) кислотами (Vlot *et al.*, 2009; Uehara *et al.*, 2010). Данные, ранее полученные на системах томаты–галловые нематоды, свидетельствуют о влиянии СК или ЖК на устойчивость растений, оказывая ингибирующее влияние на развитие и плодовитость нематод (Зиновьева и др., 2013; Vieira dos Santos *et al.*, 2013).

Многочисленные исследования показали, что локальная и системная аккумуляция ИП — компонент защитного ответа, инициируемого поранением, при воздействии вредителей или патогенов (Ryan, 1990; Birkenmeier, Ryan, 1998; Валуева, Мосолов, 2002). Обнаружено, что у томатов ингибиторы сериновых протеиназ I и II откладывались в стенках клеток эндосперма и секреторных клет-

ках корневого чехлика и секретировались в окружающую среду. В связи с этим было сделано предположение, что ИП могут защищать растущую меристему корней от действия патогенных микроорганизмов и других вредителей, в том числе и нематод, поражающих корневую систему растений (Narváez-Vásquez *et al.*, 1993). Сведения о роли ИП в защитном ответе растений на инвазию фитопаразитическими нематодами и их роли в развитии взаимоотношений в системе нематода–растения малочисленны, а данные противоречивы (Rashed *et al.*, 2008; Turra *et al.*, 2009; Ревина и др., 2012; Удалова и др., 2014). Отметим, что среди генов, транскрипты которых накапливаются в растениях томатов, инфицированных нематодой *Meloidogyne javanica*, идентифицирован ген, кодирующий ингибитор сериновой протеиназы, относящийся к структурному суперсемейству ингибитора Кунитца (SBTI), который участвует в защите пасленовых от грибных инфекций (Lambert *et al.*, 1999).

Выбор ингибиторов связан с имеющимися в литературе данными о мажорном присутствии сериновых и цистеиновых протеиназ в организме галловой нематоды и наличии ингибиторов этих протеиназ в корнях томатов (Turra *et al.*, 2009; Castagnone-Sereno, 2011; Kovács *et al.*, 2016).

Цель работы – провести сравнительный анализ экспрессии генов ингибиторов сериновых и цистеиновых протеиназ в устойчивых и восприимчивых растениях томата при инвазии *M. incognita* и экзогенном воздействии СК и ЖК, а также выяснить значение этих ингибиторов в устойчивости растений к нематодам, используя морфофизиологические индикаторы состояния популяции нематод, паразитирующих на корнях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования служили близкородственные линии растений томата *Lycopersicon esculentum* L. – гибрид F1 Шагане, устойчивый к заражению галловой нематодой *M. incognita*, и восприимчивый гибрид F1 Гамаюн. Семена растений были поверхностно стерилизованы 1%-ным раствором Са(ОСI)₂. Растения выращивали в пластиковых сосудах с пропаренной почвой в климатической камере при 25°C (фотопериод L : D – 16 : 8). Материал был получен из инвазированных культивируемых в теплице восприимчивых томатов. Из галлов, образованных нематодами на корнях этих растений, выделяли яйца, инкубировали в дистиллированной воде, после вылупления личинок проводили заражение суспензией нематод (3000 инвазионных личинок/растение). Подсчет численности нематод в аликвотах проводился под световым микроскопом. Заражение растений и их выращивание проводили по стандартным методикам, описанным ранее (Удалова, Зиновьева, 2016).

Для исследования действия сигнальных молекул (СК и ЖК) на активность генов ИП использовали растворы в концентрациях: СК 7×10^{-8} М и ЖК 5×10^{-8} М (Sigma, США). Семена растений в течение 2 ч замачивали в растворах СК или ЖК в указанных концентрациях, а затем двухнедельную рассаду опрыскивали непосредственно перед внесением инвазии (7 мл растворов на каждое растение). Семена и растения контрольных вариантов обрабатывали дистиллированной водой. Каждый вариант опыта (здоровые растения–контроль; инвазированные без обработки препаратами; инвазированные + ЖК; инвазированные + СК) проводился в 10-кратной повторности.

Отбор проб для молекулярного анализа проводился перед инвазией, а также на ключевых этапах жизнедеятельности нематоды (на 1-е и 3-и сут – массовое внедрение личинок в корни, на 5-е – формирование места питания (гигантских клеток) и на 20-е – активное питание и формирование половозрелых особей). В этот же период анализировали и корни неинвазированных растений.

Уровень транскрипции генов ИП оценивали с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) в режиме реального времени. Тотальную РНК выделяли с помощью набора Extract RNA (Евроген, Россия). Количество и качество тотальной РНК определяли методом капиллярного электрофореза на системе Experion (Bio-Rad, США). Тотальную РНК обрабатывали ДНКазой (1 е.а.) (Синтол, Россия). Первую цепь кДНК синтезировали с помощью обратной транскрипции и случайных гексапраймеров (Евроген, Россия). Реакцию ПЦР проводили по стандартному протоколу. Эффективность ПЦР (98%) оценивали по стандартной кривой. Относительный уровень экспрессии генов вычисляли методом $\Delta\Delta C_t$. В качестве контрольных образцов были выбраны кДНК, выделенные из растений, не подвергнутых экзогенному воздействию. В качестве референсного гена использовали актин. Дизайн праймеров ДНК ингибиторов сериновых протеиназ (*ISP*) и ингибиторов цистеиновых протеиназ (*ICP*) определяли с помощью программы Primer3 (<http://primer3plus.com>) (табл. 1). Повторность в пределах одного опыта шестикратная.

Устойчивость растений к нематодам оценивали в каждом варианте по степени поражения корней (количество галлов на единицу корня) и морфофизиологическим показателям паразитов (размерам и плодовитости (число яиц в оотеке)) на 35-е сут после инвазии. Дополнительно оценивали состояние инвазированных растений по массе и высоте. Каждый вариант был проанализирован в 10-кратной повторности.

Данные были обработаны статистическим методом ANOVA, SAS Version 6.0 (Statsoft Statistica). Данные о морфофизиологических показателях

Таблица 1. Праймеры для проведения ПЦР в режиме реального времени

Гены	Нуклеотидная последовательность (5' ... 3')	
	прямого праймера	обратного праймера
<i>ISP</i>	TCTTGGGTTTCGGGATATG	GGGACATCTTGAATAGGC
<i>ICP</i>	GTGATGAGCCCAAGGCAAAAT	GCCAATCCAGAAGATGGACAA
<i>Актин</i>	CGGTGTTATGGTAGGGATGGGTC	CTCATCAGGAGAAACACGCAAC

нематод и параметрах роста растений анализировали с помощью наименьшей существенной разницы (НСР) – теста Фишера ($P \leq 0.05$). Тесты на существенные различия в экспрессии генов у разных растений в каждый момент времени были проведены с помощью тестов Дункана ($P \leq 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспрессия генов ингибиторов протеиназ в корнях устойчивых и восприимчивых растений томатов в преинвазионный период. Результаты исследования показали, что устойчивые и восприимчивые растения в норме (без заражения) обладают активными генами сериновых и цистеиновых ИП, экспрессия которых находится на низком уровне (рис. 1).

Статистически значимой разницы в уровне экспрессии генов ИП в корнях между устойчивыми и восприимчивыми растениями не было обнаружено (рис. 1). Не различались между собой и активности генов сериновых и цистеиновых протеиназ – экспрессия генов была практически одинаковой и в устойчивых, и восприимчивых растениях (рис. 1).

Экзогенная обработка растений СК в преинвазионный период по-разному влияла на экспрессию генов ИП в корнях устойчивых и восприимчивых растений. В устойчивых растениях

количество транскриптов не изменилось, в восприимчивых произошло увеличение накопления транскриптов гена ингибиторов сериновых протеиназ в 2 раза, но уровень активности генов ингибиторов цистеиновых протеиназ оставался на уровне контрольных необработанных растений (рис. 1).

ЖК-обработка влияла на экспрессию генов в преинвазионный период – в устойчивом сорте содержание транскриптов генов ингибиторов сериновых и цистеиновых протеиназ увеличилось незначительно по сравнению с таковыми в необработанных растениях (рис. 1). Восприимчивые растения отреагировали на действие ЖК – количество транскриптов и сериновых, и цистеиновых ИП возросло по сравнению с таковыми в необработанных растениях более чем в 2 раза.

*Экспрессия генов ингибиторов протеиназ в корнях устойчивых и восприимчивых растений томатов после обработки СК или ЖК и инвазии галловой нематодой *M. incognita*.* Инвазия растений вызвала повышение активности генов обоих ИП. В устойчивых растениях достоверное увеличение транскриптов по сравнению с неинвазированными растениями было отмечено уже на 3-и сут. Уровень транскриптов изменялся в процессе прохождения жизненного цикла, и максимальное накопление транскриптов в тканях устойчивых

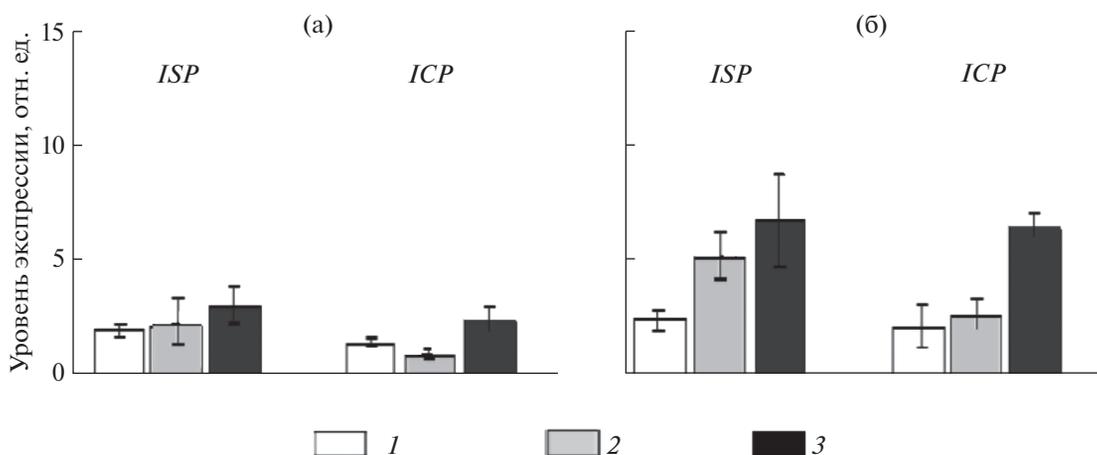


Рис. 1. Экспрессия генов ингибиторов сериновых протеиназ (*ISP*) и цистеиновых протеиназ (*ICP*) в корнях устойчивых (а) и восприимчивых (б) растений томатов до заражения *Meloidogyne incognita* (1) и после обработки их СК (2) и ЖК (3).

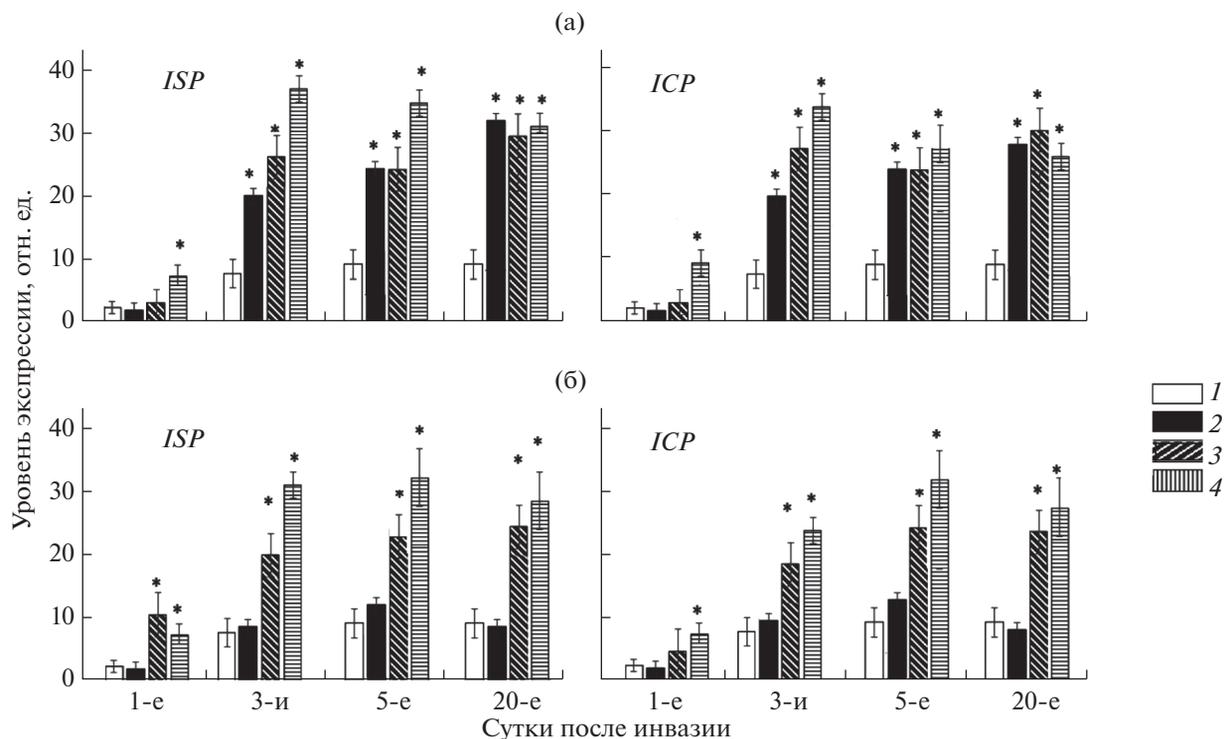


Рис. 2. Экспрессия генов ингибиторов сериновых протеиназ (*ISP*) и цистеиновых протеиназ (*ICP*) в корнях устойчивых (а) и восприимчивых (б) растений томатов до заражения *Meloidogyne incognita* (1), после заражения (2) и после заражения и обработки СК (3) или ЖК (4). * – достоверные различия (при $P \leq 0.05$) в экспрессии генов между здоровыми и инвазированными растениями.

растений происходило в период питания нематод к 20-м сут (рис. 2). Содержание транскриптов сериновых и цистеиновых ИП к этому периоду в корнях инвазированных растений было соответственно в 3.5 и 3 раза выше, чем в неинвазированных в этот период.

Реакция восприимчивых растений на заражение нематодой была отличной от той, что наблюдалась у устойчивых растений. Экспрессия генов и цистеиновых и сериновых ИП при заражении не изменялась: накопление транскриптов у зараженных растений было сопоставимо с таковым у незараженных (рис. 2). Тенденция к повышению экспрессии генов ингибиторов сериновых протеиназ была отмечена на 5-е сут после инвазии, однако на 20-е сут заражения, к моменту активного питания нематод, активность обоих исследованных генов была снижена по сравнению с таковой у незараженных растений (рис. 2).

При заражении устойчивых растений, обработанных СК, динамика накопления транскриптов генов в корнях была сходна с той, которая наблюдалась у зараженных растений без обработки (рис. 2). При заражении восприимчивых растений, обработанных СК, наблюдался повышенный уровень экспрессии обоих генов, который сохранялся на протяжении всего развития нематод в кор-

нях (5-е–20-е сут). В этот период уровень транскриптов был в 2 раза больше такового в неинвазированных растениях (рис. 2). Следует отметить, что динамика и уровень накопления транскриптов генов сопоставимы с таковыми у зараженных устойчивых растений.

ЖК-обработка оказала заметное влияние на экспрессию генов в корнях томатов при инвазии. Накопление транскриптов генов и сериновых, и цистеиновых ИП в устойчивых растениях было существенно выше уже через сутки после инвазии, соответственно в 3.6 и 4.2 раза по сравнению с таковым в необработанных растениях (рис. 2). Повышенный уровень транскриптов наблюдался до 5-х сут с последующим незначительным снижением (рис. 2). К 20-м сут экспрессия обоих генов была сходна с таковой у необработанных растений.

При заражении восприимчивых растений, обработанных ЖК, гены ИП были высокоэкспрессированы в период от 3-х до 20-х сут. В отличие от зараженных устойчивых растений пик экспрессии генов в восприимчивых растениях наблюдался на 5-е сут после инвазии (рис. 2).

Таким образом, представленные данные по модуляции экспрессии генов ингибиторов сериновых и цистеиновых протеиназ на различных эта-

Таблица 2. Развитие восприимчивых растений томатов и морфофизиологические параметры галловой нематоды *Meloidogyne incognita* при обработке салициловой кислотой (СК) и жасмоновой кислотой (ЖК)

Растения	Масса надземных органов, г	Высота растений, см	Число галлов/растение	Число яиц в оотеке	Размер самок, мм ²
Здоровые	59.3 ± 4.2	62.3 ± 12.5	—	—	—
Инвазированные	38.2 ± 5.3	58.8 ± 8.2	759 ± 68	158 ± 24	0.336 ± 0.021
СК-обработанные	135.7 ± 15.6	146.4 ± 22.4	—	—	—
СК-обработанные инвазированные	103.6 ± 12.3	117.0 ± 13.5	413 ± 53	135 ± 26	0.30 ± 0.012
ЖК-обработанные	68.2 ± 9.2	73.6 ± 10.4	—	—	—
ЖК-обработанные инвазированные	67.2 ± 8.7	70.4 ± 11,4	523 ± 45	108 ± 21	0.272 ± 0.019
НСР ($P \leq 0.05$)	24.7	18.3	73	26	0.023

Примечание. НСР – наименьшая существенная разница при $P \leq 0.05$; ($\pm m$) – стандартные отклонения от среднего значения признака; $n = 10$; “—” – отсутствие данных в здоровых растениях.

пах развития нематод и при разных обработках, по-видимому, свидетельствуют об изменении функциональной активности самих ферментов, которые могут уже непосредственно воздействовать на протеиназы паразита.

Морфофизиологические показатели галловых нематод из восприимчивых растений при обработке СК и ЖК. Исследования растений, инвазированных галловой нематодой, показали, что при обработке СК или ЖК зараженность корней томатов, восприимчивых к галловой нематоды, снижалась (число галлов на корнях уменьшилось соответственно на 45.6 и 31.1%), при этом масса надземной части растений была заметно выше по сравнению с таковой в необработанных растениях (табл. 2).

В обработанных растениях нематоды развивались медленнее, о чем можно было судить по их размерам: они были мельче, чем в растениях без обработок – на 19% при обработке ЖК и на 11% при СК-обработке. Снизилась и плодовитость нематод: среднее число яиц в оотеках сократилось при обработке СК или ЖК соответственно на 15 и 32%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

ИП относятся к одной из групп семейства PR-белков (Pathogenesis-Related Proteins), которые в настоящее время рассматриваются как одна из важнейших стратегий защиты растений от патогенов (Ali *et al.*, 2018). Эти белки индуцируются в растениях в ответ на воздействие патогенов в определенных стрессовых условиях. Они были классифицированы на несколько групп (от PR-1 до PR-17) на основе их аминокислотных последовательностей и биохимических функций. ИП относятся к группе PR-6 белков. В состав этой группы входят ингибиторы всех известных типов протеиназ

(сериновых, цистеиновых, аспартатных и металлопротеаз). Ранее проведенные исследования показали, что уровень транскриптов генов *PR-6* и динамика их активности при инвазии растений томатов или картофеля соответственно галловой (*M. incognita*) и цистообразующей (*Globodera rostochiensis*) нематодами в устойчивых к нематодам сортах различались. Возрастание активности этих генов в период развития и размножения нематод указывали на возможную роль ферментов этой группы в качестве одного из основных компонентов защиты растений в ответ на инвазию (Lavrova *et al.*, 2017a, б; Seiml-Buchinger *et al.*, 2019). Данные настоящего исследования свидетельствуют о возможном участии в этом процессе двух классов ИП – сериновых и цистеиновых, а также о модуляции их активности биогенными элиситорами – жасмоновой и салициловой кислотами.

Полученные результаты показали, что, несмотря на присутствие активных генов ингибиторов сериновых и цистеиновых протеиназ в корнях здоровых растений, в условиях заражения для устойчивых растений характерно усиленное накопление транскриптов данных генов на этапах проникновения и развития в корнях, тогда как у восприимчивых растений отсутствуют значимые изменения в активности данных генов. Выявленные различия в динамике экспрессии генов ИП согласуются с ранее полученными нами данными по экспрессии гена *Mi-1.2*, определяющего устойчивость томатов к галловой нематоды, которая возрастала в корнях устойчивых растений при заражении галловой нематодой и не менялась у восприимчивых растений (Лаврова и др., 2016, 2017б). Повышенная экспрессия гена устойчивости *Mi-1.2* на ранних этапах паразитирования нематоды (период проникновения личинок в корни, образование мест питания – гигантских клеток) позволяет устойчи-

вым растениям своевременно распознавать внедрение паразита и активировать защитный сигнальный каскад реакций, результатом которого является высокая экспрессия генов ИП, что локально ограничивает распространение паразита и возможность его нормального развития. Отсутствие изменений в активности генов ИП у восприимчивых растений при инвазии свидетельствует об отсутствии развития своевременного защитного ответа и, тем самым, о создании благоприятных условий для развития нематоды.

Результаты исследований, проведенных ранее, показали, что СК и ЖК – сигнальные молекулы, влияющие на защитную систему при биотических стрессах, включая фитопаразитических нематод (Cooper *et al.*, 2005; Halim *et al.*, 2006; Bhattarai *et al.*, 2008; Molinary *et al.*, 2008; Зиновьева и др., 2013; Fan *et al.*, 2015; Yang *et al.*, 2018). Экзогенное применение этих соединений в значительной степени регулирует экспрессию многих защитных генов у растений (Stintzi *et al.*, 2001; Fujimoto *et al.*, 2011; Molinary *et al.*, 2014).

Исследования, проведенные нами ранее, показали, что экзогенные обработки СК и ЖК существенно влияют на характер и уровень экспрессии гена *Mi-1.2* в корнях устойчивых растений томата (Лаврова и др., 2016; Seiml-Buchinger *et al.*, 2019). Результаты, полученные в настоящем исследовании показали, что экзогенные обработки СК или ЖК в прединвазионный период в применяемых концентрациях также несущественно влияют на характер и уровень экспрессии генов ИП в корнях устойчивых растений томата. Для них характерны низкая активность генов в прединвазионный период с последующим быстрым повышением уровня экспрессии при заражении нематодой. Полученный результат свидетельствует о том, что устойчивые растения в норме (без инвазии) практически не реагируют на действие внешних факторов на уровне транскриптома. Возможно, это связано с тем, что действие СК или ЖК направлено на индуцирование защитных свойств хозяина, которые у устойчивых растений уже достаточно активны.

Восприимчивые растения, как показывают результаты, описанные выше, характеризуются очень низкой активацией ИП при заражении. Однако они могут обладать иммунным потенциалом, который реализуется при определенных экзогенных обработках, таких, как СК или ЖК. Эти соединения вызывают повышение уровня транскрипции генов ИП в корнях восприимчивых растений в прединвазионный период и стимулируют повышение уровня экспрессии при последующей инвазии галловой нематодой. Особо следует подчеркнуть, что в целом динамика активности генов в корнях обработанных восприимчивых растений при заражении свидетельствует о сходстве с устойчивыми растениями, хотя пик транскрипции генов выражен в

меньшей степени по сравнению с генетически устойчивыми растениями. Тем не менее в случае заражения такие растения уже способны к межклеточному распознаванию эффекторов личинок нематод, передаче сигнала на геном и своевременной активации защитных реакций. Влияние СК и ЖК на транскрипционную активность исследованных генов у восприимчивых растений указывает также на роль этих молекул в развитии индуцированной устойчивости томатов к заражению галловой нематодой. Обработка растений ЖК оказывает более сильное влияние на экспрессию генов ИП по сравнению с СК, поскольку ЖК функционирует как мобильный сигнал для экспрессии ИП в отдаленных тканях растений (Зиновьева и др., 2013).

Проведенное исследование выявило значительное снижение нематодной инвазии у восприимчивых растений, подвергнутых до инвазии действию СК или ЖК, по сравнению с растениями без обработки, что указывает на повышение их иммунного статуса и позволяет определить роль исследованных *PR*-генов в устойчивости, индуцированной сигнальными молекулами. Полученные данные показали, что экспрессия генов ИП при действии СК и ЖК сопровождается изменениями их репродуктивного потенциала, размерами, а также со степенью зараженности растений. Это вполне соотносится с опубликованными ранее данными, свидетельствующими о том, что нокдаун генов этих протеиназ влияет на размножение нематод и на вирулентность потомства (Antonino de Souza *et al.*, 2013). Кроме того, восприимчивые растения, зараженные *M. incognita*, характеризовались сокращением биомассы. Паразитирование нематод приводит к снижению поглощения воды и питательных веществ, что может привести к оттоку углеводов к корням, поскольку это необходимо для развития нематод и откладки яиц взрослыми самками, а следовательно, к нарушению роста растений (Amarasinghe, Dalugoda, 2009; Maleita *et al.*, 2012). Обработка восприимчивых растений СК или ЖК перед инвазией способствовала увеличению их биомассы, что также свидетельствует о снижении патогенного эффекта, наносимых инвазией.

Экспрессия генов ИП на различных этапах развития нематод в тканях устойчивых и праймированных СК или ЖК растений показала, что повышение функциональной активности этих ферментов связано в основном с седентарным периодом развития (5–е–20–е сут), во время которого происходит процесс питания и развития нематод до половозрелой стадии и последующий процесс образования и откладки яиц в оотеку. Целесообразность повышения активности ингибиторов сериновых и цистеиновых протеиназ в корнях растений как защитной реакции в этот период, по-видимому, связана с подавлением активности соответствующих протеиназ самих нематод, выполняющих опре-

деленные функции в процессах эмбриогенеза, питания и созревания яиц (Antonino de Souza *et al.*, 2013). Известно, что нематоды во время паразитирования выделяют некоторые протеиназы в апопласт растений (Vieira *et al.*, 2011), и этот факт указывает на их активное участие в патогенезе. Поэтому вполне понятно, что в процессе эволюции в ответ на инвазию нематод растение начинает использовать собственные ИП для нейтрализации протеиназ фитопатогена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие галловых нематод в тканях растений во многом определяется активностью ингибиторов протеиназ, обнаруженных в растениях на всех стадиях развития паразита в корнях растений, и свидетельствует о перспективности путей защиты растений на их основе. Одним из механизмов повышения устойчивости растений к нематодам может быть модуляция активности ИП в растительных тканях с помощью препаратов, приводящих к длительной индукции их активности, в частности, сигнальными молекулами СК или ЖК. Экзогенная обработка СК и ЖК играет роль прайминга для восприимчивых растений, приводящего к мобилизации защитных функций растительного организма, в том числе к модуляции экспрессии генов ИП, что позволяет регулировать устойчивость растений томата к заражению галловой нематодой. Экзогенные обработки повышают транскрипцию защитных генов в восприимчивых растениях, обеспечивают подготовку организма к последующим стрессовым условиям и способствуют развитию индуцированной устойчивости к фитопаразитической нематоды по механизмам, схожим с генетической устойчивостью.

Учитывая множество протеаз, действующих на различных фазах развития нематод, при создании устойчивых к нематодам растений, экспрессирующих гены ИП, максимальный успех может быть достигнут при использовании нескольких генов, функциональные свойства которых связаны с показателями жизнедеятельности паразита, такими, как питание, темпы развития и размножение.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0109-2018-0066.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Валуева Т.А., Мосолов В.В. Роль ингибиторов протеолитических ферментов в защите растений // Успехи биол. химии. 2002. Т. 42. С. 193–216.
- Зиновьева С.В., Васюкова Н.И., Удалова Ж.В., Герасимова Н.Г. Участие салициловой и жасмоновой кислот в генетической и индуцированной устойчивости томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* (Kofoid, White, 1919) // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 3. С. 332–340. <https://doi.org/10.7868/S000232913030120>
- Лаврова В.В., Удалова Ж.В., Матвеева Е.М., Зиновьева С.В. Экспрессия PR-генов в тканях томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood 1949 // Докл. РАН. 2017а. Т. 476. С. 466–469. <https://doi.org/10.7868/S0869565217280246>
- Лаврова В.В., Удалова Ж.В., Матвеева Е.М., Хасанов Ф.К., Зиновьева С.В. Экспрессия генов *Mi-1* в растениях томата при заражении галловой нематодой и обработке салициловой кислотой // Докл. РАН. 2016. Т. 471. С. 358–361. <https://doi.org/10.7868/S0869565216330264>
- Лаврова В.В., Удалова Ж.В., Матвеева Е.М., Хасанов Ф.К., Зиновьева С.В. Экспрессия PR-генов в тканях томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood 1949 // Докл. РАН. 2017б. Т. 476. С. 466–469. <https://doi.org/10.7868/S0869565217280246>
- Мосолов В.В. Белковые ингибиторы как регуляторы процессов протеолиза. М.: Наука, 1983. 40 с.
- Ревина Т.А., Удалова Ж.В., Зиновьева С.В., Валуева Т.А. Ингибиторы трипсина и химотрипсина в корнях и листьях томатов, инфицированных галловой нематодой // Картофелеводство: сб. науч. Трудов. Минск: Науч.-практ. центр НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству, 2012. Вып. 20. С. 119–124.
- Удалова Ж.В., Ревина Т.А., Герасимова Н.А., Зиновьева С.В. Участие ингибиторов протеиназ в защите растений томатов от галловых нематод // Докл. РАН. 2014. Т. 458. С. 726–729. <https://doi.org/10.7868/S0869565214300264>
- Удалова Ж.В., Зиновьева С.В., Хасанова О.С. Влияние устойчивости томатов на морфо-физиологическое разнообразие и популяционные характеристики галловой нематоды *Meloidogyne incognita* (Kofoid, White, 1919), Chitwood, 1949 // Рос. паразитол. журн. 2016. Т. 36. № 2. С. 245–252.
- Abad P., Gouzy J., Aury J.M., Castagnone-Sereno P., Danchin E.G., Deleury E., Perfus-Barbeoch L., Anthouard V., Artiguenave F., Blok V.C., Caillaud M.C., Coutinho P.M., Dasilva C., De Luca F., Deau F., Esquibet M., Flutre T., Goldstone J.V., Hamamouch N., Hewezi T., Jaillon O., Jubin C., Leonetti P., Magliano M., Maier T.R., Markov G.V., McVeigh P., Pesole G., Poulain J., Robinson-Rechavi M., Sallet E., Ségurens B., Steinbach D., Tytgat T., Ugarte E., van Ghelder C., Veronico P., Baum T.J., Blaxter M., Blevé-Zacheo T., Davis E.L., Ewbank J.J., Favery B., Grenier E., Henrissat B., Jones J.T., Laudet V., Maule A.G., Quesneville H., Rosso M.N., Schiex T., Smant G., Weissenbach J., Wincker P. Genome sequence of the metazoan plant-parasitic nematode *Meloidogyne incognita* // Nat. Biotechnol. 2008. V. 26. № 8. P. 909–915. <https://doi.org/10.1038/nbt.1482>
- Ali M.A., Azeem F., Abbas A., Joyia F.A., Li H., Dababat A.A. Transgenic strategies for enhancement of nematode re-

- sistance in plants // *Front Plant Sci.* 2017. V. 8. P. 750.
<https://doi.org/10.3389/fpls>
- Ali S., Ganai B.A., Kamili A.N., Bhat A.A., Mir Z.A., Bhat J.A., Tyagi A., Islam S.T., Mushtaq M., Yadav P., Rawat S., Grover A. Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance // *Microbiol. Res.* 2018. V. 212–213. P. 29–37.
<https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.04.008>
- Amarasinghe L.D., Dalugoda Y.S. Susceptibility of seven tomato (*Lycopersicon esculentus*) varieties to root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* // *Pest. Technol.* 2009. V. 3. № 1. P. 40–44.
- Antonino de Souza, J.D., Jr, Ramos Coelho R., Tristan Lourenço I., da Rocha Fragoso R., Barbosa Viana A.A., Pepino de Macedo L.L., Mattar da Silva M.C., Gomes Carneiro R.M., Engler G., Janice de Almeida-Engler, Grossi-de-Sa M.F. // Knocking down *Meloidogyne incognita* proteases by plant-delivered dsRNA has negative pleiotropic effect on nematode vigor // *PLoS One.* 2013. V. 8. № 12. e85364.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085364>
- Atkinson H.J., Lilley C.J., Urwin P. E. Strategies for transgenic nematode control in developed and developing world crops // *Curr. Opin. Biotechnol.* 2012. V. 23. P. 251–256.
<https://doi.org/10.1016/j.copbio.2011.09.004>
- Atkinson H.J., Urwin P.E., Hussey R.S. Plant biotechnology and control // *Root-knot nematodes* / Eds Perry R.N., Moens M., Starr J.L. Wallingford; Oxfordshire: CAB International, 2009. P. 338–362.
- Bellaïflore S., Shen Z., Rosso M.-N., Abad P., Shih P., Briggs S.P. Direct identification of the *Meloidogyne incognita* secretome reveals proteins with host cell reprogramming potential // *PLoS Pathog.* 2008. V. 4. № 10. e1000192.
<https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1000192>
- Birkenmeier G.F., Ryan C.A. Wound signaling in tomato plants. Evidence that aba is not a primary signal for defense gene activation // *Plant Physiol.* 1998. V. 117. P. 687–693.
<https://doi.org/10.1104/pp.117.2.687>
- Bhattarai K.K., Xie Q.G., Mantelin S., Bishnoi U., Girke T., Navarre D.A., Kaloshian I. Tomato susceptibility to root-knot nematodes requires an intact jasmonic acid signaling pathway // *Mol. Plant Microbe Interact.* 2008. V. 21. P. 1205–1214.
<https://doi.org/10.1094/MPMI-21-9-1205>
- Britton C., Murray L. A cathepsin L protease essential for *Caenorhabditis elegans* embryogenesis is functionally conserved in parasitic nematodes // *Mol. Biochem. Parasitol.* 2002. V. 122. P. 21–33.
[https://doi.org/10.1016/S0166-6851\(02\)00066-X](https://doi.org/10.1016/S0166-6851(02)00066-X)
- Castagnone-Sereno P., Deleury E., Danchin E.G.J., Perfus-Barbeoch L., Abad P. Data-mining of the *Meloidogyne incognita* degradome and comparative analysis of proteases in nematodes // *Genomics.* 2011. V. 97. P. 29–36.
- Cooper W.R., Jia L., Goggin L. Effects of jasmonate-induced defenses on root-knot nematode infection of resistant and susceptible tomato cultivars // *J. Chem. Ecol.* 2005. V. 31. P. 1953–1967.
<https://doi.org/10.1007/s10886-005-6070-y>
- Craig H., Isaac R.E., Brooks D.R. Unravelling the moulting degradome: new opportunities for chemotherapy? // *Trends Parasitol.* 2007. V. 23. P. 248–253.
<https://doi.org/10.1016/j.pt.2007.04.003>
- Dutta, T. K., Papolu P.K., Banakar P., Choudhary D., Sirohi A., Rao U. Tomato transgenic plants expressing hairpin construct of a nematode protease gene conferred enhanced resistance to root-knot nematodes // *Front Microbiol.* 2015. V. 6. P. 260.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00260>
- Fan J.W., Hu C.L., Zhang L.N., Li Z.L., Zhao F.K., Wang S.H. Jasmonic acid mediates tomato's response to root knot nematodes // *J. Plant Growth Regul.* 2015. V. 34. P. 196–205.
<https://doi.org/10.1007/s00344-014-9457-6>
- Fragoso R.R., Batista J.A., Neto O.B., Grossi de Sá M.F. Isolation and characterization of a cDNA encoding a serine proteinase from the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // *Exp. Parasitol.* 2005. V. 110. P. 123–133.
<https://doi.org/10.1016/j.exppara.2005.02.010>
- Fragoso R.R., Lourenço I.T., Batista J.A., Oliveira-Neto O.B., Silva M.C., Rocha T.L., Coutinho M.V., Grossi-de-Sa M.F. *Meloidogyne incognita*: molecular cloning and characterization of a cDNA encoding a cathepsin D-like aspartic proteinase. // *Exp. Parasitol.* 2009. V. 121. P. 115–123.
<https://doi.org/10.1016/j.exppara.2008.09.017>
- Fujimoto T., Tomitaka Y., Abe H., Tsuda S., Futai K., Mizukubo T. Expression profile of jasmonic acid-induced genes and the induced resistance against the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in tomato plants (*Solanum lycopersicum*) after foliar treatment with methyl jasmonate // *J. Plant Physiol.* 2011. V. 168. P. 1084–1097.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.12.002>
- Gheysen G., Mitchum M.G. How nematodes manipulate plant development pathways for infection // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2011. V. 14. P. 415–421.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011>
- Gheysen G., Mitchum M.G. Phytoparasitic nematode control of plant hormone pathways // *Plant Physiol.* 2019. V. 179. P. 1212–1226.
<https://doi.org/10.1104/pp.18.01067>
- Haegeman A., Mantelin S., Jones J.T., Gheysen G. Functional roles of effectors of plant-parasitic nematodes // *Gene* 2012. V. 492. P. 19–31.
<https://doi.org/10.1016/j.gene.2011.10.040>
- Halim A., Vess D., Scheel S. The role of salicylic acid and jasmonic acid in pathogen defence // *Plant Biol.* 2006. V. 8. P. 307–313.
<https://doi.org/10.1055/s-2006-924025>
- Hashmi S., Britton C., Liu J., Guiliano D.B., Oksov Y., Lustigman S. Cathepsin L is essential for embryogenesis and development of *Caenorhabditis elegans* // *J. Biol. Chem.* 2002. V. 277. P. 3477–3486.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M106117200>
- Koiwa H., Bressen R.A., Hasegawa P.M. Regulation of protease inhibitors and plant defense // *Trends Plant Sci.*

1997. V. 2. P. 379–384.
[https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(97\)90052-2](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(97)90052-2)
- Kovács J., Poór P., Szepesi A., Tari I.* Salicylic acid induced cysteine protease activity during programmed cell death in tomato plants // *Acta Biol. Hung.* 2016. V. 67. P. 148–158.
<https://doi.org/10.1556/018.67.2016.2.3>
- Lambert K.N., Ferrie B.J., Nombela G., Brenner E.D., Williamson V.M.* Identification of genes whose transcripts accumulate rapidly in tomato after root-knot nematode infection // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 1999. V. 55. P. 341–348.
- Lavrova V.V., Matveeva E.M., Zinovieva S.V.* Expression of genes, encoded defense proteins, in potato plants infected with the cyst-forming nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber 1923) Behrens, 1975 and modulation of their activity during sort-term exposure to low temperatures // *Biol. Bull.* 2017. T. 44. V. 2. P. 128–136.
<https://doi.org/10.1134/S1062359017020108>
- Maleita C.M.N., Curtis R.H.C., Powers S.J. de O., Abrantes I.M.* Inoculum levels of *Meloidogyne hispanica* and *M. javanica* affect nematode reproduction, and growth of tomato genotypes // *Phytopathol. Mediterranea.* 2012. V. 51. P. 566–576.
https://doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-9740
- Mitchum M.G., Hussey R.S., Baum T.J., Wang X., Elling A.A., Wubben M., Davis E.L.* Nematode effector proteins: An emerging paradigm of parasitism // *New Phytol.* 2013. V. 199. P. 879–894.
<https://doi.org/10.1111/nph.12323>
- Moens M., Perry R.N., Starr J.L.* *Meloidogyne* species – a diverse group of novel and important plant parasites // *Root-knot nematodes* / Eds Perry R.N., Moens M., Starr J.L. Wallingford: L CAB International, 2009. P. 1–17.
- Molinari S.* Salicylic acid as an elicitor of resistance to root-knot nematodes in tomato // *Acta Hort. (ISHS).* 2008. V. 78. P. 119–126.
- Molinari S., Fanelli E., Leonetti P.* Expression of tomato salicylic acid (SA)-responsive pathogenesis-related genes in Mi-1-mediated and SA-induced resistance to root-knot nematodes // *Mol. Plant Pathol.* 2014. V. 15. P. 255–264.
<https://doi.org/10.1111/Mpp.12085>
- Narváez-Vásquez J., Franceschi V.R., Ryan C.A.* Proteinase-inhibitor synthesis in tomato plants: evidence for extracellular deposition in roots through the secretory pathway // *Planta.* 1993. V. 189. P. 725–7266.
<https://www.jstor.org/stable/23382113>
- Neveu C., Abad P., Castagnone-Sereno P.* Molecular cloning and characterization of an intestinal Cathepsin L protease from the plantparasitic nematode *Meloidogyne incognita* // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 2003. V. 63. P. 159–165.
<https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2003.10.005>
- Rosso M.N., Hussey R.S., Davis E.L., Smant G., Baum T.J., Abad P., Mitchum M.G.* Nematode effector proteins: targets and functions in plant parasitism // *Effectors in plant-microbe interactions* / Eds Martin F., Kamoun S. N.Y.: Wiley-Blackwell Publ., 2012. P. 329–356.
- Ryan C.A.* Protease inhibitors in plants: genes for improving defenses against insects and pathogens // *Ann. Rev. Phytopathol.* 1990. V. 28. P. 425–449.
<https://doi.org/10.1146/annurev.py.28.090190.002233>
- Seiml-Buchinger V.V., Zinovieva S.V., Udalova Zh.V., Matveeva E.M.* Jasmonic acid modulates *Meloidogyne incognita*-tomato plant interactions // *Nematology.* 2019. V. 21. P.171–180.
<https://doi.org/10.1163/15685411-00003205>
- Shingles J., Lilley C.J., Atkinson H.J., Urwin P.E.* *Meloidogyne incognita*: molecular and biochemical characterisation of a cathepsin L cysteine proteinase and the effect on parasitism following RNAi // *Exp. Parasitol.* 2007. V. 115. P. 114–120.
<https://doi.org/10.1016/j.exppara.2006.07.008>
- Stintzi A., Weber H., Reymond P., Browse J., Farmer E.E.* Plant defense in the absence of jasmonic acid: The role of cyclopentenones // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2001. V. 98. P. 12837–12842.
<https://doi.org/10.1073/pnas.211311098>
- Turra D., Bellin D., Lorito M., Gebhardt C.* Genotype-dependent expression of specific members of potato protease inhibitor gene families in different tissues and in response to wounding and nematode infection // *J. Plant Physiol.* 2009. V. 166. P. 762–774.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.10.005>
- Uehara T., Sugiyama S., Matsuura H., Arie T., Masuta C.* Resistant and susceptible responses in tomato to cyst nematode are differentially regulated by salicylic acid // *Plant Cell Physiol.* 2010. V. 51. P. 1524–1536.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pcq109>
- Vieira P., Danchin E.G., Neveu C., Crozat C., Jaubert S., Hussey R.S., Engler G., Abad P., Almeida-Engler J., Castagnone-Sereno P., Rosso M.-N.* The plant apoplast is an important recipient compartment for nematode secreted proteins // *J. Exp. Bot.* 2010. V. 62. P. 1241–1253.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq352>
- Vieira dos Santos M.C., Curtis R.H.C., Abrantes I.* Effect of plant elicitors on the reproduction of the root-knot nematode *Meloidogyne chitwoodi* on susceptible hosts // *European J. Plant Pathol.* 2013. V. P. 193–202 .
<https://doi.org/https://doi.org/10.1007/S10658-012-0155-6>
- Vlot A.C., Dempsey D.A., Klessig D.F.* Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease // *Annu Rev. Phytopathol.* 2009. V. 47. P. 177–206.
<https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.050908.135202>
- Yang Y.-X., Wu C., Golam G.J., Wu C., Yang Z., Wan C., Chen J.* Red light-induced systemic resistance against root-knot nematode is mediated by a coordinated regulation of salicylic acid, jasmonic acid and redox signaling in watermelon // *Front Plant Sci.* 2018. V. 9. P. 899.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00899>

Gene Expression of Protease Inhibitors in Tomato Plants with Invasion by Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita* and Modulation of Their Activity with Salicylic and Jasmonic Acids

S. V. Zinovieva^{1, #}, Zh. V. Udalova¹, V. V. Seiml-Buchinger^{2, 3}, and F. K. Khasanov¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Leninskij prosp. 33, Moscow, 119071 Russia

²Institute of Biology, Karelian Research Center, RAS, ul. Pushkinskaya 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

³Freie Universität Berlin, Institut für Biologie/ Pflanzenphysiologie, Königin-Luise-Str. 12-16, Berlin, 14195 Germania

[#]e-mail: zinovievas@mail.ru

The study of the expression of genes inhibitors serine (*ISP*) and cysteine proteinases (*ICP*) in the roots of tomato plants resistant and susceptible to the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* during infection and the action of signaling molecules - salicylic (SA) and jasmonic (JA) acids, was carried out. It was shown that, upon infection, resistant plants are characterized by an increased accumulation of transcripts of the *ICP* and *ISP* genes at the stages of penetration and development in the roots, while the level of transcription does not change in susceptible plants. A significant decrease in nematode invasion in susceptible plants after treatment with SA or JA was established, as compared with plants without treatment, which makes it possible to determine the role of the studied proteinase inhibitors in resistance induced by signaling molecules. It was revealed that an increase in the expression of genes of proteinase inhibitors is accompanied by inhibition of the reproductive potential of *M. incognita* females, their size, as well as a decrease in plant infection.

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ МЕТАЛЛОВ И ИХ ОКСИДОВ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ

© 2021 г. Ю. В. Венжик^{*,@}, И. Е. Мошков^{*}, Л. А. Дыкман^{**}

^{*}Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, ул. Ботаническая, 35, Москва, 127276 Россия

^{**}Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН,
просп. Энтузиастов, 13, Саратов, 410049 Россия

[@]E-mail: jul.venzhik@gmail.com

Поступила в редакцию 01.11.2019 г.

После доработки 02.12.2019 г.

Принята к публикации 14.01.2020 г.

Представлен сравнительный анализ опубликованных данных о влиянии наиболее часто используемых наночастиц металлов и их оксидов на основные параметры активности фотосинтетического аппарата и ультраструктуру хлоропластов высших растений. Показано, что наночастицы металлов способны как стимулировать, так и подавлять активность фотосинтетического аппарата. Обсуждаются возможные механизмы действия наночастиц металлов на растительный организм.

DOI: 10.31857/S0002332921020144

Фотосинтетический аппарат (ФСА) играет особую роль в растительном организме, обеспечивая его функционирование как в нормальных, так и в экстремальных условиях среды (Baier, Diert, 2005; Fernández, Strand, 2008). Поэтому исследования адаптивных возможностей ФСА всегда остаются крайне актуальными. Хорошо известно, что ФСА растений может приспосабливаться к разнообразным изменениям окружающей среды, например к снижению или повышению температуры, засолению, обезвоживанию, недостатку минерального питания или присутствию в почве высоких концентраций тяжелых металлов (Huner *et al.*, 1998; Bertrand, Poirier, 2005; Трунова, 2007; Кошкин, 2010; Crosatti *et al.*, 2013). При этом адаптация ФСА осуществляется на всех уровнях организации – от молекулярно-биологического до целой клетки, ткани и всего растительного организма (Усманов и др., 2001; Климов, 2008). На каждом из этих уровней организации у растений, устойчивых к действию стрессоров, реализуются программы адаптации, позволяющие им выживать и функционировать в неблагоприятных условиях среды.

В последние годы с возрастанием темпов антропогенной нагрузки на природную среду биологи все больше внимания уделяют поиску адаптогенов, способных усилить не только активность ФСА, но и устойчивость его к различного рода неблагоприятным воздействиям. Активно изучается роль растительных гормонов, таких как абсцизовая и салициловая кислоты, цитокинины, брасиносте-

роиды и др. (Новикова и др., 2009; Титов, Таланова, 2009; Медведев, Шарова, 2011; Титов, Шибеева, 2013; Jayakannan *et al.*, 2015; Веселов и др., 2017). Мощное развитие нанотехнологий позволило использовать в этом направлении наночастицы металлов, т.е. такие частицы, размеры которых не превышают 100 нм (Hossain *et al.*, 2015). Наночастицы металлов и их оксидов широко используются в биомедицине в качестве носителей лекарственных веществ, усилителей оптического сигнала и биомаркеров (Дыкман и др., 2008; Дыкман, Хлебцов, 2016; Dykman, Khlebtsov, 2017). Большой интерес вызывают особенности воздействия наночастиц на биологические системы, поскольку физико-химические характеристики наночастиц значительно отличаются от таковых для частиц больших размеров (Дыкман, Шеголев, 2017).

Многочисленные исследования показывают, что наночастицы металлов и их оксидов способны существенно влиять на различные аспекты жизнедеятельности растений, в частности стимулировать посевные качества семян, рост растений, а также изменять некоторые физиолого-биохимические показатели и метаболические процессы (Дыкман и др., 2016; Du *et al.*, 2017; Tripathi *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2017; Zuverza-Mena *et al.*, 2017; Dykman, Shchyogolev, 2018; Tighe-Neira *et al.*, 2018; Elemike *et al.*, 2019). Только в 2019 г. было опубликовано несколько подробных обзоров, в которых проанализированы различные аспекты воздействия наночастиц на растения (Faraz *et al.*, 2019; Goswami *et al.*, 2019; Joshi *et al.*, 2019; Khan *et al.*, 2019; San-

zari *et al.*, 2019). В ряде работ обсуждаются вопросы “зеленого” синтеза наночастиц и их взаимодействия с растениями (Mahakham *et al.*, 2016; Favez *et al.*, 2017).

Подчеркнем, что опубликованные данные о влиянии наночастиц металлов на ФСА растений достаточно неоднозначны. Прежде всего это связано с разными экспериментальными подходами к проблеме. Такого рода исследования проводятся на различных объектах (от водорослей до высших растений) с использованием различных типов наночастиц и их доз, а также при разной постановке самих экспериментов (с внесением растворов наночастиц в почву, опрыскиванием листьев, замачиванием семян в растворах наночастиц и т.д.), различающихся длительностью экспозиции и прочими условиями. Все эти материалы нуждаются в дополнительной систематизации и анализе, которые могут позволить более четко судить о возможных механизмах влияния наночастиц металлов на ФСА растений, а также об их дальнейшем практическом использовании.

Цель работы – анализ и систематизация экспериментальных данных о влиянии наночастиц металлов и их оксидов на основные функциональные, физиолого-биохимические и структурные показатели ФСА высших растений.

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ МЕТАЛЛОВ И ИХ ОКСИДОВ НА ПОКАЗАТЕЛИ АКТИВНОСТИ ФСА

Мы рассмотрели эффекты наиболее часто используемых наночастиц металлов и их оксидов (Ag, Au, CeO₂, CuO, Fe₂O₃, Fe₃O₄, TiO₂, ZnO) на такие аспекты активности ФСА, как интенсивность фотосинтеза, скорость электронного транспорта, коэффициенты тушения флуоресценции хлорофилла, эффективность работы фотосистемы II, активность рибулозобифосфаткарбоксилазы (РБФК) и содержание основных фотосинтетических пигментов у высших растений. Перечисленные показатели выбраны потому, что они достаточно часто используются в исследованиях по адаптации ФСА к стрессорам различной природы. Мы также учитывали дозы применяемых в опытах растворов наночастиц, но не анализировали прочие факторы постановки экспериментов. Результаты проведенного анализа убедительно демонстрируют, что наночастицы металлов и их оксидов способны влиять на многие характеристики работы ФСА, оказывая на него как позитивное (стимулирующее), так и негативное (подавляющее) влияние.

В ряде случаев наночастицы металлов и их оксидов стимулировали активность ФСА (табл. 1). Например, наночастицы оксидов меди и титана усиливали интенсивность фотосинтеза у элодеи, томата и шпината (Zheng *et al.*, 2005; Некрасова

и др., 2011; Qi *et al.*, 2013), а под влиянием наночастиц серебра увеличивалась максимальная эффективность фотосистемы II у растений горчицы (Sharma *et al.*, 2012). Наночастицы золота, серебра, оксидов титана и цинка увеличивали содержание хлорофиллов в листьях (Zheng *et al.*, 2005; Yang *et al.*, 2007; An *et al.*, 2008; Raliya, Tarafdar, 2013; Servin *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2015; Raliya *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Das *et al.*, 2017), а увеличение содержания каротиноидов в них наблюдали под влиянием наночастиц золота и оксида меди (Lalau *et al.*, 2015; Das *et al.*, 2017). Следует отметить, что наночастицы оксида титана оказывали стимулирующее влияние почти на все аспекты ФСА (табл. 1), включая активность фермента РБФК (Zheng *et al.*, 2005; Hasanpour *et al.*, 2015).

Таким образом, наночастицы металлов могут активно использоваться в агробиологии и физиологии растений, способствуя усилению активности ФСА. С точки зрения феноменологии и механизмов этого явления следует подчеркнуть, что наночастицы металлов способны позитивно влиять как на скорость фотохимических реакций, так и на ферментативные реакции фотосинтеза, т.е. проявляют свое действие и в световой, и в темновой его фазе.

Однако большинство исследователей отмечают негативное (подавляющее) влияние наночастиц на активность ФСА растений (табл. 2). Показано, например, что наночастицы серебра, оксидов церия, меди и цинка вызывают снижение интенсивности фотосинтеза, максимальной квантовой эффективности фотосистемы II, содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений (табл. 2). В то же время влияние наночастиц металлов на ФСА зависит от их дозы, т.е. от концентрации наночастиц в применяемых для опытов растворах. Для каждого типа наночастиц существует, по-видимому, своя доза, с которой начинается негативное воздействие на ФСА, а меньшие концентрации растворов или не оказывают выраженного воздействия на ФСА растений, или стимулируют его активность. Так, при работе с оксидами меди и церия на огурце показано, что концентрация наночастиц в растворе 200 мг/л вызывает снижение интенсивности фотосинтеза (Hong *et al.*, 2016). В экспериментах на элодее установлено, что концентрации растворов наночастиц оксида меди 0.5–5 мг/л приводят к снижению фотосинтеза, а меньшие дозы стимулируют его (Некрасова и др., 2011). В исследованиях, проведенных на фасоли, выявлено, что концентрации наночастиц оксида церия в растворе 250 мг/л и более вызывают снижение активности ФСА (Majumdar *et al.*, 2016). Наночастицы оксида цинка снижали фотосинтез кукурузы только при концентрации в растворе 800 мг/л (Zhao *et al.*, 2015). Наночастицы серебра способствовали увеличению содержания хлорофилла в листьях кукурузы и фасоли при концентрации

Таблица 1. Стимулирующие воздействия наночастиц металлов и их оксидов на функциональные и физиолого-биохимические показатели активности фотосинтетического аппарата растений

Тип наночастиц	Доза	Объект	Источник
Увеличение интенсивности фотосинтеза			
CuO	0.02–0.25 мг/л	<i>Elodea densa</i>	(Некрасова и др., 2011)
TiO ₂	2.5%	<i>Spinacia oleracea</i>	(Zheng <i>et al.</i> , 2005)
	0.1 г/л	<i>Lycopersicon esculentum</i>	(Qi <i>et al.</i> , 2013)
ZnO	2–16 мг/л	То же	(Faizan <i>et al.</i> , 2018)
Увеличение максимальной квантовой эффективности фотосистемы II (F_v/F_m)			
Ag	25–400 ppm	<i>Brassica juncea</i>	(Sharma <i>et al.</i> , 2012)
	4 мг/л	<i>Triticum aestivum</i>	(Gorzycza <i>et al.</i> , 2015)
Увеличение скорости электронного транспорта (ETR)			
Au	100–1000 мг/мл	<i>Vigna radiata</i>	(Das <i>et al.</i> , 2017)
TiO ₂	0.25%	<i>Spinacia oleracea</i>	(Hong <i>et al.</i> , 2005a)
	2.5 мкм	То же	(Mingyu <i>et al.</i> , 2007)
Усиление нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (NPQ)			
CuO	0.1–0.4 г/л	<i>Lemna gibba</i>	(Perreault <i>et al.</i> , 2010)
TiO ₂	0.1–0.4%	<i>Ulmus elongata</i>	(Gao <i>et al.</i> , 2013)
	0.05–0.2 г/л	<i>Lycopersicon esculentum</i>	(Qi <i>et al.</i> , 2013)
Увеличение активности рибулобифосфаткарбоксылазы			
TiO ₂	5 мг/л	<i>Cicer arietinum</i>	(Hasanpour <i>et al.</i> , 2015)
	2.5%	<i>Spinacia oleracea</i>	(Zheng <i>et al.</i> , 2005)
Увеличение содержания хлорофиллов			
Ag	100 мг/л	<i>Asparagus officinalis</i>	(An <i>et al.</i> , 2008)
	20–80 мг/л	<i>Pelargonium zonale</i>	(Hatami, Ghorbanpour, 2013)
Au	20–60 ppm	<i>Brassica juncea</i>	(Arora <i>et al.</i> , 2012)
	100–1000 мг/мл	<i>Vigna radiata</i>	(Das <i>et al.</i> , 2017)
TiO ₂	2.5%	<i>Spinacia oleracea</i>	(Zheng <i>et al.</i> , 2005)
	0.25%	То же	(Yang <i>et al.</i> , 2007)
	750 мг/кг	<i>Cucumis sativus</i>	(Servin <i>et al.</i> , 2013)
ZnO	1000 ppm	<i>Arachis hypogaea</i>	(Prasad <i>et al.</i> , 2012)
	100–1000 мг/л	<i>Solanum lycopersicon</i>	(Ralia <i>et al.</i> , 2015)
	20–400 мг/кг	<i>Cyamopsis tetragonolob</i>	(Raliya, Tarafdar, 2013)
	400 мг/л	<i>Zea mays</i>	(Zhao <i>et al.</i> , 2015)
	100–200 мг/л	То же	(Liu <i>et al.</i> , 2015)
Fe ₃ O ₄	125–1000 мг/л	<i>Hordeum vulgare</i>	(Tombuloglu <i>et al.</i> , 2019)
Увеличение содержания каротиноидов			
Ag	20–80 мг/л	<i>Pelargonium zonale</i>	(Hatami, Ghorbanpour, 2013)
Au	100–1000 мг/мл	<i>Vigna radiata</i>	(Das <i>et al.</i> , 2017)
CuO	0.1–5 мг/л	<i>Landoltia punctata</i>	(Lalau <i>et al.</i> , 2015)

20–60 мг/л и вызывали его снижение при концентрации 80–100 мг/л (Salama, 2012). Следовательно, влияние наночастиц металлов на ФСА растений существенно зависит как от типа наночастиц и их дозы в растворе, так и от самого объема исследования.

Важно, что даже негативное (подавляющее) воздействие наночастиц металлов на ФСА не следует рассматривать как повреждение, если работа ФСА не прекращается полностью, а параллельных исследований устойчивости и выживаемости растений не проводится. Хорошо известно, что ФСА растений очень чувствителен к любого рода изменениям в окружающей среде или гомеостазе самого организма (Crosatti *et al.*, 2013). Достаточно заметное снижение интенсивности фотосинтеза, эффективности фотосистемы II, содержания фотосинтетических пигментов наблюдали в процессе адаптации растений к низким и высоким температурам, засолению и другим неблагоприятным воздействиям (Yamane *et al.*, 2008; Венжик и др., 2012; Martínez-Peñalver *et al.*, 2012), причем в этих случаях снижение активности ФСА было лишь одним из звеньев в сложной цепи адаптационного процесса.

Наночастицы металлов способны, как и любые внешние воздействия в субповреждающих концентрациях, запускать некоторые адаптивные реакции, являющиеся общими (неспецифическими) для стрессоров разной природы. Так, наночастицы оксидов меди и титана наряду со снижением интенсивности фотосинтеза вызывали усиление нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (Pereault *et al.*, 2010; Gao *et al.*, 2013). Такого рода изменения свидетельствуют о том, что под влиянием наночастиц металлов происходит перераспределение энергии света в фотосистеме II, причем некоторая часть энергии света становится избыточной и рассеивается в виде тепла (Мокроносов и др., 2006). Эта защитная реакция фотосистемы II включается также под влиянием неблагоприятных температур, засоления и при других стрессовых воздействиях (Венжик и др., 2012; Martínez-Peñalver *et al.*, 2012).

Существенно, что многие наночастицы металлов способны негативно влиять на содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений (табл. 2). Скорее всего, это связано с деструктивными изменениями в фотосинтетических мембранах вследствие генерации активных форм кислорода (АФК) – неспецифической реакции на стресс (Кузнецов, Дмитриева, 2011).

Таким образом, наночастицы металлов и их оксидов воздействуют на ряд показателей ФСА (табл. 3). Некоторые типы наночастиц, а именно оксиды меди и титана, влияют тем или иным образом практически на все проанализированные показатели. Наноматериалы, содержащие золото

и титан, чаще всего стимулируют работу ФСА, а наночастицы серебра и оксида церия подавляют ее (табл. 3). Среди параметров ФСА выделяется содержание фотосинтетических пигментов, которое снижается либо увеличивается под влиянием всех рассмотренных типов наночастиц (табл. 3), т.е. является показателем ФСА, наиболее чувствительным к воздействию наночастиц.

Безусловно, для более глубокого понимания сути функциональных и физиолого-биохимических изменений, происходящих в ФСА растений под влиянием наночастиц металлов, необходимо учитывать и структурные перестройки в хлоропластах.

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ МЕТАЛЛОВ И ИХ ОКСИДОВ НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ ХЛОРОПЛАСТОВ

Анализ опубликованных данных показывает, что наночастицы металлов существенно изменяют ультраструктуру хлоропластов у растений, причем зависимость наблюдаемого эффекта от дозы растворов наночастиц четко прослеживается и в отношении структурных изменений. Так, на растениях арабидопсиса показано, что наночастицы серебра в концентрации 0.5–3 мг/л приводят к изменению формы хлоропластов из линзовидной (типичной) до более округлой (Qian *et al.*, 2013). При этом в хлоропластах отмечены помутнение стромы (тилакоиды в ней визуальнo хуже просматриваются), увеличение числа и размеров пластоглобул, появление тилакоидов с раздутыми люменами, а также электронно-плотных включений, которые авторы считают депозитами наночастиц (рис. 1) (Qian *et al.*, 2013). При концентрации наночастиц 5–10 мг/л в хлоропластах ряски наблюдали деструктивные признаки – аккумуляцию крахмальных включений и редукцию межгранных тилакоидов (рис. 2) (Jiang *et al.*, 2014). Наночастицы оксида церия в концентрации 100 мг/л (в полевом эксперименте длительностью 7 мес.) не оказывали влияния на ультраструктуру пластид пшеницы, а в концентрации 400 мг/л к концу опыта вызывали изменение формы хлоропластов до более округлой и появление в них искривленных тилакоидов с расширенными люменами (рис. 3) (Du *et al.*, 2015). Наночастицы оксида меди в концентрации 1–10 г/л приводили к формированию у растений ряски пластид, в которых гранальная система была сдвинута в одну сторону, число пластоглобул увеличивалось, мембраны тилакоидов были искривлены, грани затемнены, а также в хлоропластах появлялись выросты (рис. 4) (Lalau *et al.*, 2015).

Большая часть этих структурных изменений достаточно типична и подробно описана для растений, подвергаемых различным неблагоприятным воздействиям в субповреждающих концентрациях.

Таблица 2. Подавляющие воздействия наночастиц металлов и их оксидов на функциональные и физиолого-биохимические показатели активности фотосинтетического аппарата растений

Тип наночастиц	Доза	Объект	Источник
Снижение интенсивности фотосинтеза			
Ag	100–1000 мг/л	<i>Lycopersicon esculentum</i>	(Song <i>et al.</i> , 2013)
	300–5000 мг/л	<i>Arabidopsis thaliana</i>	(Syu <i>et al.</i> , 2014)
CeO ₂	300 мг/л	То же	(Sosan <i>et al.</i> , 2016)
	200 мг/л	<i>Cucumis sativus</i>	(Hong <i>et al.</i> , 2016)
CuO	250 мг/кг	<i>Phaseolus vulgaris</i>	(Majumdar <i>et al.</i> , 2016)
	0.1–0.4 г/л	<i>Lemna gibba</i>	(Perreault <i>et al.</i> , 2010)
	0.5–5.0 мг/л	<i>Elodea densa</i>	(Некрасова и др., 2011)
	100–1000 мг/л	<i>Oryza sativa</i>	(Da Costa, Sharma, 2016)
	200 мг/л	<i>Cucumis sativus</i>	(Hong <i>et al.</i> , 2016)
	250 мг/л	<i>Lactuca sativa</i>	(Xiong <i>et al.</i> , 2017)
TiO ₂	250 мг/л	<i>Brassica oleracea</i>	То же
	0.1–0.4%	<i>Ulmus elongata</i>	(Gao <i>et al.</i> , 2013)
ZnO	300 мг/л	<i>Arabidopsis thaliana</i>	(Wang <i>et al.</i> , 2016)
	800 мг/кг	<i>Zea mays</i>	(Zhao <i>et al.</i> , 2015)
	250–2000 мг/л	<i>Triticum aestivum</i>	(Ramesh <i>et al.</i> , 2014)
Снижение максимальной квантовой эффективности фотосистемы II (F_v/F_m)			
Ag	25 мг/л	<i>Spirodela polyrhisa</i>	(Shabnam <i>et al.</i> , 2017)
Au	3.6–17.3 мкм	<i>Soybean</i>	(Falco <i>et al.</i> , 2011)
CeO ₂	200 мг/л	<i>Medicago arborea</i>	(Gomez-Garay <i>et al.</i> , 2014)
CuO	0.1–0.4 г/л	<i>Lemna gibba</i>	(Perreault <i>et al.</i> , 2010)
	100–1000 мг/л	<i>Oryza sativa</i>	(Da Costa, Sharma, 2016)
ZnO	1 мг/л	<i>Lemna minor</i>	(Chen <i>et al.</i> , 2016)
Снижение скорости электронного транспорта (ETR)			
CuO	0.1–0.4 г/л	<i>Lemna gibba</i>	(Perreault <i>et al.</i> , 2010)
TiO ₂	0.1–0.4%	<i>Ulmus elongata</i>	(Gao <i>et al.</i> , 2013)
Снижение фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (qP)			
CuO	0.1–0.4 г/л	<i>Lemna gibba</i>	(Perreault <i>et al.</i> , 2010)
	1000 мг/л	<i>Oryza sativa</i>	(Da Costa, Sharma, 2016)
TiO ₂	0.1–0.4%	<i>Ulmus elongata</i>	(Gao <i>et al.</i> , 2013)
Снижение содержания хлорофиллов			
Ag	0.5–3.0 мг/л	<i>Arabidopsis thaliana</i>	(Qian <i>et al.</i> , 2013)
	100–1000 мг/л	<i>Lycopersicon esculentum</i>	(Song <i>et al.</i> , 2013)
	0.5–1 мг/л	<i>Oryza sativa</i>	(Nair, Chung, 2014c)
	10 мг/л	<i>Wolffia globosa</i>	(Zou <i>et al.</i> , 2016)
	1–100 мг/л	<i>Eichhornia crassipes</i>	(Rani <i>et al.</i> , 2016)
	0.05–1 мг/л	<i>Elodea canadensis</i>	(Van Koetsem <i>et al.</i> , 2016)
CeO ₂	1000–2000 ppm	<i>Arabidopsis thaliana</i>	(Ma <i>et al.</i> , 2013)
	500–1000 мг/л	<i>Oryza sativa</i>	(Rico <i>et al.</i> , 2013)
	800 мг/кг	<i>Zea mays</i>	(Zhao <i>et al.</i> , 2015)
	10 мг/л	<i>Raphanus sativus</i>	(Zhang <i>et al.</i> , 2015)
	400 мг/кг	<i>Triticum aestivum</i>	(Du <i>et al.</i> , 2015)
	250 мг/кг	<i>Solanum lycopersicum</i>	(Barrios <i>et al.</i> , 2016)

Таблица 2. Окончание

Тип наночастиц	Доза	Объект	Источник
CuO	62.5–250 мг/кг	<i>Phaseolus vulgaris</i>	(Majumdar <i>et al.</i> , 2016)
	400 мг/л	<i>Lemna gibba</i>	(Perreault <i>et al.</i> , 2010)
	0.5–5 мг/л	<i>Elodea densa</i>	(Некрасова и др., 2011)
	1 мг/л	<i>Landoltia punctata</i>	(Shi <i>et al.</i> , 2011)
	500 мг/кг	<i>Triticum aestivum</i>	(Dimkpa <i>et al.</i> , 2012)
	0.1–5 мг/л	<i>Landoltia punctata</i>	(Lalau <i>et al.</i> , 2015)
	500 мг/л	<i>Glycine max</i>	(Nair, Chung, 2014a)
CuO	100–500 мг/л	<i>Arabidopsis thaliana</i>	(Nair, Chung, 2014b)
	100–500 мг/л	<i>Vigna radiata</i>	(Nair <i>et al.</i> , 2014)
	100–1000 мг/л	<i>Elsholtzia splendens</i>	(Shi <i>et al.</i> , 2014)
	100–500 мг/л	<i>Brassica juncea</i>	(Nair, Chung, 2015)
	100–1000 мг/л	<i>Oryza sativa</i>	(Da Costa, Sharma, 2016)
Fe ₂ O ₃	4 мг/л	<i>Arabidopsis thaliana</i>	(Marusenko <i>et al.</i> , 2013)
	10–20 мг/л	<i>Lactuca perennis</i>	(Trujillo-Reyes <i>et al.</i> , 2014)
Fe ₃ O ₄	500 мг/кг	<i>Triticum aestivum</i>	(Dimkpa <i>et al.</i> , 2012)
ZnO	125–500 мг/л	<i>Pisum sativum</i>	(Mukherjee <i>et al.</i> , 2014)
	800–3200 мг/л	<i>Zea mays</i>	(Liu <i>et al.</i> , 2015)
	200–3200 мг/кг	<i>Arabidopsis thaliana</i>	(Wang <i>et al.</i> , 2016)
	250–2000 мг/л	<i>Triticum aestivum</i>	(Ramesh <i>et al.</i> , 2014)
TiO ₂	5.5–8.9 мг/л	<i>Amaranthus caudatus</i>	(Астафурова и др., 2011)
Снижение содержания каротиноидов			
Ag	0.5–1 мг/л	<i>Oryza sativa</i>	(Nair, Chung, 2014c)
	10 мг/л	<i>Wolffia globosa</i>	(Zou <i>et al.</i> , 2016)
CeO ₂	62.5–250 мг/кг	<i>Phaseolus vulgaris</i>	(Majumdar <i>et al.</i> , 2016)
CuO	400 мг/л	<i>Lemna gibba</i>	(Perreault <i>et al.</i> , 2010)
	0.5–5 мг/л	<i>Elodea densa</i>	(Некрасова и др., 2011)
	10 мг/л	<i>Landoltia punctata</i>	(Lalau <i>et al.</i> , 2015)
	100–500 мг/л	<i>Brassica juncea</i>	(Nair, Chung, 2015)
	100–1000 мг/л	<i>Oryza sativa</i>	(Da Costa, Sharma, 2016)
ZnO	400–3200 мг/кг	<i>Arabidopsis thaliana</i>	(Wang <i>et al.</i> , 2016)

Таблица 3. Влияние наночастиц металлов и их оксидов на показатели активности фотосинтетического аппарата растений

Тип наночастиц	ФС	F_v/F_m	ETR	qP	NPQ	РБФК	ХФ	Кар
CuO	↑↓	↓	↓	↓	↑	–	↓	↑↓
TiO ₂	↑↓	–	↑↓	↓	↑	↑	↑↓	–
Ag	↓	↑↓	–	–	–	–	↑↓	↓
Au	–	↓	↑	–	–	–	↑	↑
ZnO	↓	↓	–	–	–	–	↑↓	↓
CeO ₂	↓	↓	–	–	–	–	↓	↓

Примечание. ФС – интенсивность фотосинтеза, F_v/F_m – максимальная эффективность фотосистемы II, ETR – скорость электронного транспорта, qP – коэффициент фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, NPQ – коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, РБФК – активность рибулозобифосфаткарбоксилазы, ХФ – содержание хлорофиллов, Кар – содержание каротиноидов. Эффекты наночастиц: ↑ – стимулирующий, ↓ – подавляющий, “–” – не наблюдался.

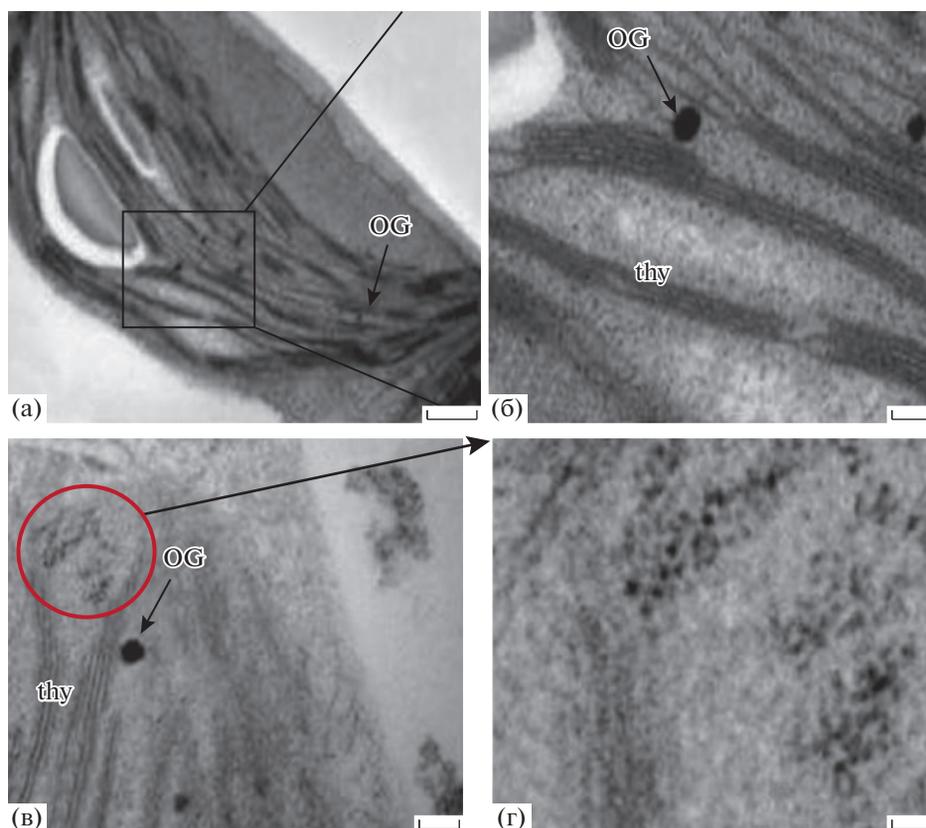


Рис. 1. Ультраструктура хлоропластов *Arabidopsis thaliana*. а, б – контроль; в, г – через 2 нед. обработки наночастицами серебра в концентрации 3 мг/л (Qian *et al.*, 2013); OG – пластоглобулы; thy – тилакоиды. Масштаб: а – 0.5; б, в – 0.1; г – 0.025 мкм.

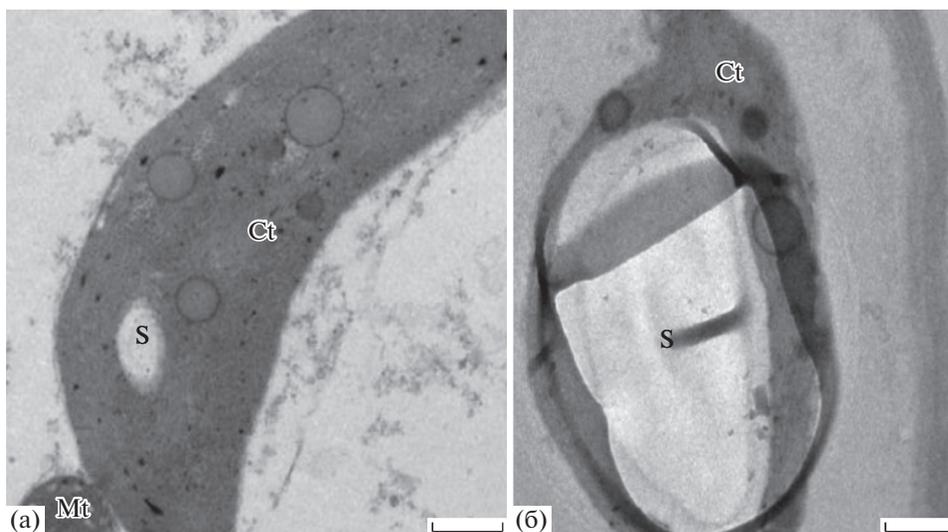


Рис. 2. Ультраструктура хлоропластов *Spirodela polyrhiza*. а – контроль; б – через 3 сут обработки наночастицами серебра в концентрации 10 мг/л (Jiang *et al.*, 2014); Ct – хлоропласт; S – крахмальное зерно; Mt – митохондрия. Масштаб: 1 мкм.

Например, округление хлоропластов – это типичная ультраструктурная реакция на изменение водного статуса растения и на возможный осмотиче-

ский стресс (Парамонова и др., 2004; Венжик и др., 2012). С ним же может быть связано помутнение стромы вследствие изменения ее химического со-

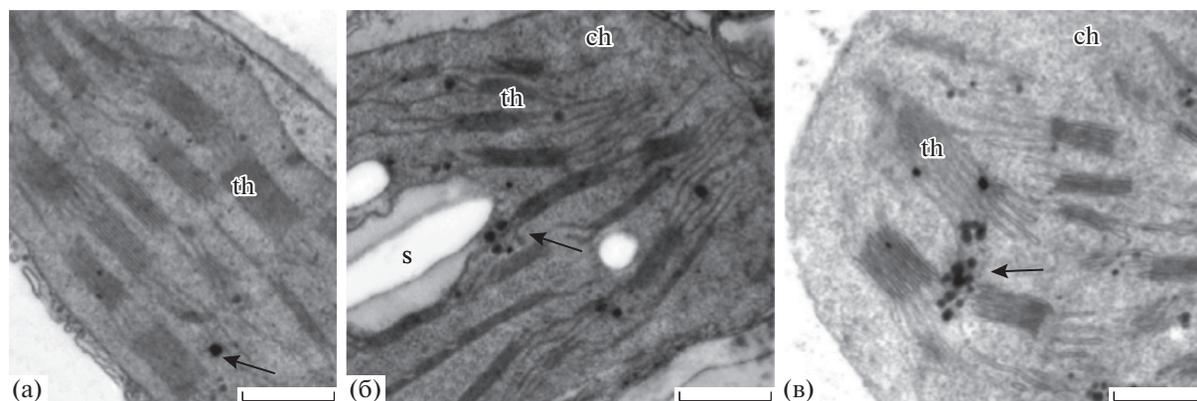


Рис. 3. Ультраструктура хлоропластов *Triticum aestivum*. а – контроль, б – обработка наночастицами оксида цезия в концентрации 100 мг/кг, в – 400 мг/кг почвы (Du *et al.*, 2015); Ch – хлоропласт, th – тилакоиды, s – крахмальное зерно; стрелкой отмечены пластоглобулы. Масштаб: 0.5 мкм.

става (Kratsch, Wise, 2000). Смещение гранальной системы хлоропласта (обычно в сторону вакуоли) также наблюдают при осмотическом стрессе и, как правило, связывают с необходимостью быстрого транспорта полиаминов в вакуоль для восстановления гомеостаза клетки (Парамонова и др., 2004). Искривление мембран тилакоидов считается признаком их повреждения в условиях окислительного стресса (Kratsch, Wise, 2000). Расширение люменов тилакоидов объясняется усиленной работой системы репарации протеина D1 и других белков, локализуемых в люмене и участвующих в репарации фотосистемы II при окислительном стрессе (Pribil *et al.*, 2014). При этом нередко происходит перестройка мембранной структуры пластид, а освобождающиеся белки и липиды накапливаются в пластоглобулах, число и размеры которых увеличиваются. Поэтому пластоглобулы становятся своеобразными депо липидов, необходимых для адаптации (Kratsch, Wise, 2000; Трунова, 2007). Еще одна типичная адаптивная реакция – появление выростов в хлоропластах. Они способствуют усилению контактов между органеллами при стрессе (Bourett *et al.*, 1999; Köhler *et al.*, 2000). Такого рода изменения в структуре хлоропластов достаточно часто наблюдают под влиянием низких и высоких температур, в условиях засухи и засоления, а также под влиянием экзогенных обработок некоторыми гормонами, например абсцизовой кислотой (Lütz, Engel, 2007; Gray *et al.*, 2012; Venzhik *et al.*, 2016).

Подчеркнем, что изменения в ультраструктуре хлоропластов высших растений под влиянием наночастиц металлов изучены еще недостаточно. Однако их характер позволяет предполагать, что наночастицы металлов способны вызывать структурную реорганизацию пластид, направленную на адаптацию к осмотическому и окислительному стрессам, сопровождающим, как известно, практически любое неблагоприятное воздействие.

МЕХАНИЗМЫ ВЛИЯНИЯ НАНОЧАСТИЦ МЕТАЛЛОВ НА ФСА

Возможные механизмы влияния наночастиц металлов на ФСА растений – предмет активной дискуссии. Исследования в этой области проводятся сравнительно недавно, а имеющиеся данные часто противоречивы. Однако мы попытались проанализировать основные точки зрения, согласно которым наночастицы могут изменять активность и структуру ФСА (табл. 4).

Стимулирующее действие наночастиц на фотохимические реакции световой фазы фотосинтеза чаще всего связывают с их способностью усиливать абсорбцию света молекулами хлорофилла (Das *et al.*, 2017; Torres *et al.*, 2018) и гасить избыточное возбуждение, забирая на себя энергию возбужденных электронов (Barazzouk *et al.*, 2012; Torres *et al.*, 2018). Такого рода эффект плазмонного резонанса показан для наночастиц золота и оксида титана (табл. 4), которые чаще всего оказывали стимулирующее действие на ФСА растений (табл. 1). Таким образом, наночастицы этих металлов способны препятствовать накоплению АФК, выступая в качестве своеобразных протекторов окислительного стресса. С этой гипотезой согласуются сведения, опубликованные ранее (табл. 4). Например, на растениях шпината показано, что наночастицы оксида титана стабилизируют фотосинтетические мембраны, защищая хлоропласты от интенсивного старения в условиях окислительного стресса на свету (Hong *et al.*, 2005a), а также снижают накопление супероксидных радикалов под влиянием ультрафиолета (Lei *et al.*, 2008).

Однако большинство исследователей отмечают, что наночастицы металлов и их оксидов усиливают окислительный стресс, стимулируя генерацию и накопление АФК в растительных клетках (табл. 4). Считается, что наночастицы серебра

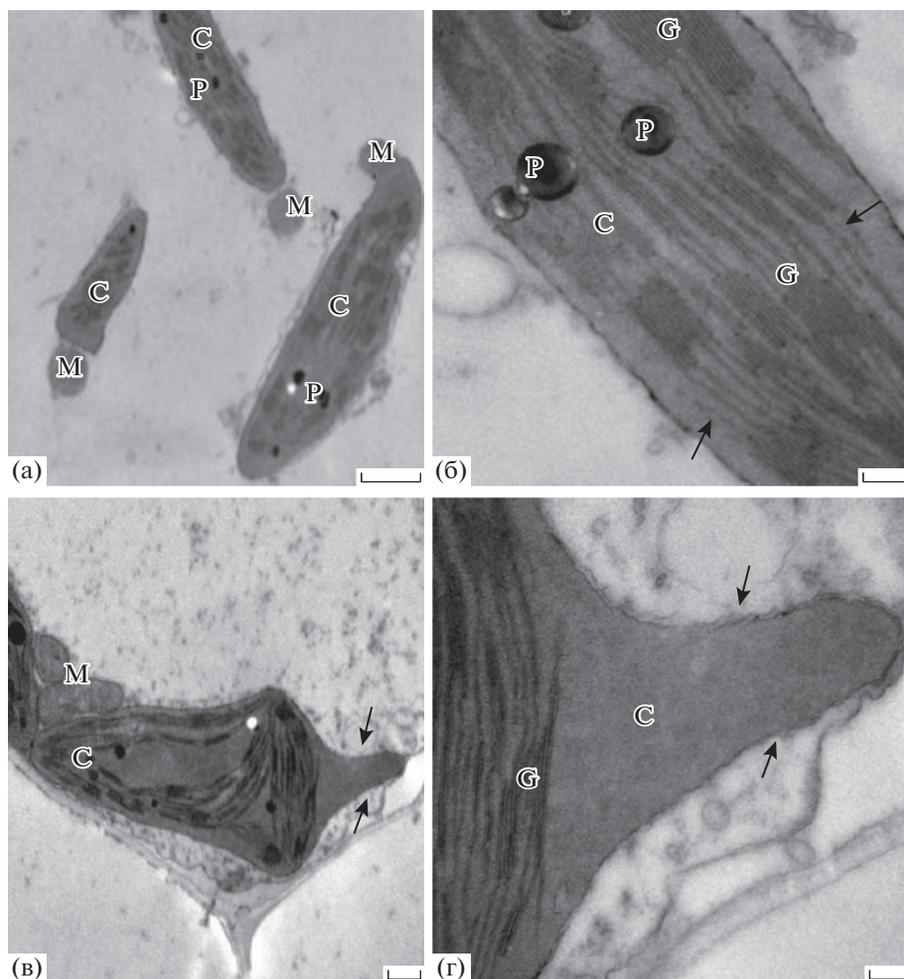


Рис. 4. Ультраструктура хлоропластов *Landoltia punctata*. а, б – контроль; в, г – через 7 сут обработки наночастицами оксида меди в концентрации 10 г/л (Lalau *et al.*, 2015). М – митохондрия, С – хлоропласт, G – грана, P – пластоглобулы; стрелками отмечены межгранные тилакоиды (б) и выросты хлоропласта (в, г). Масштаб: а – 2; б, г – 0.2; в – 1 мкм.

способны снижать интенсивность улавливания света молекулами хлорофилла, тормозить работу электронно-транспортной цепи и снижать скорость фотохимических реакций (Zou *et al.*, 2016; Shabnam *et al.*, 2017), вследствие чего энергия света становится избыточной для хлоропластов и вызывает в них генерацию и накопление АФК (табл. 4). Некоторые ученые констатируют, что накопление АФК в растительных тканях – один из основных токсических механизмов действия наночастиц металлов на растения (Rico *et al.*, 2015; Rizwan *et al.*, 2016).

Важно отметить, что токсичность ионов металлов заметно превышает токсичность наночастиц (Notter *et al.*, 2014). Некоторые авторы считают, что фитотоксичность, в частности, наночастиц серебра обусловлена накоплением в тканях АФК главным образом под воздействием ионов серебра, диффундирующих с поверхности наночастиц (Yasur, Rani, 2013; Wen *et al.*, 2016). Более того, на примере

арабидопсиса показано, что сублетальные концентрации наночастиц серебра (до 1 мг/л) обладали выраженным фитостимулирующим эффектом, в то время как нитрат серебра оказывал токсичное действие уже при концентрации 0.05 мг/л (Wang *et al.*, 2013).

Подчеркнем, что именно АФК, образующиеся в клетках растений в процессе окислительного стресса, играют сигнальную роль, включая систему антиоксидантной защиты (АОС) растений. Поэтому неудивительно, что усиление активности ферментов АОС под влиянием наночастиц металлов наблюдают у многих растений одновременно как с негативным, так и с позитивным их воздействием на ФСА (табл. 4). При этом наночастицы металлов не только влияют на ферменты АОС, но и стимулируют накопление в тканях растений низкомолекулярных антиоксидантов – пролина, глутатиона и каротиноидов (табл. 4). Так, под влиянием наночастиц серебра происхо-

Таблица 4. Механизмы влияния наночастиц металлов и их оксидов на фотосинтетический аппарат растений

Механизмы	Источник
Ag	
Снижение интенсивности улавливания света молекулами хлорофилла за счет снижения числа возбужденных электронов	(Shabnam <i>et al.</i> , 2017)
Блокада электрон-транспортной цепи и снижение скорости переноса протонов	(Zou <i>et al.</i> , 2016)
Генерация и накопление АФК	(Qian <i>et al.</i> , 2013; Jiang <i>et al.</i> , 2014; Nair <i>et al.</i> , 2014; Sosan <i>et al.</i> , 2016)
Влияние на экспрессию генов, кодирующих компоненты АОС	(Qian <i>et al.</i> , 2013; Dutta Gupta <i>et al.</i> , 2018)
Усиление активности АОС ферментов	(Jiang <i>et al.</i> , 2014; Nair <i>et al.</i> , 2014; Dutta Gupta <i>et al.</i> , 2018)
Накопление низкомолекулярных компонентов АОС	(Jiang <i>et al.</i> , 2014)
Au	
Поддержание абсорбции света молекулами хлорофилла за счет увеличения числа возбужденных электронов (эффект плазмонного резонанса)	(Das <i>et al.</i> , 2017; Torres <i>et al.</i> , 2018)
Ускорение фотохимических реакций, защита от окислительного стресса	(Das <i>et al.</i> , 2017; Torres <i>et al.</i> , 2018)
Усиление активности ферментов АОС	(Wan <i>et al.</i> , 2014)
CeO ₂	
Усиление активности ферментов АОС	(Du <i>et al.</i> , 2015; Majumdar <i>et al.</i> , 2016)
CuO	
Генерация и накопление АФК	(Некрасова и др., 2011; Shi <i>et al.</i> , 2011; Nair, Chung, 2015; Da Costa, Sharma, 2016)
Влияние на экспрессию генов, кодирующих компоненты АОС	(Nair, Chung, 2015; Da Costa, Sharma, 2016)
Усиление активности ферментов АОС	(Некрасова и др., 2011; Trujillo-Reyes <i>et al.</i> , 2014)
Накопление низкомолекулярных компонентов АОС	(Da Costa, Sharma, 2016)
TiO ₂	
Поддержание абсорбции света молекулами хлорофилла за счет увеличения числа возбужденных электронов (эффект плазмонного резонанса), ускорение фотохимических реакций, защита от окислительного стресса	(Hong <i>et al.</i> , 2005a; Mingyu <i>et al.</i> , 2007)
Усиление активности ферментов АОС	(Hong <i>et al.</i> , 2005b)
Влияние на экспрессию генов <i>CaLRubisco</i> , <i>CaSRubisco</i> , <i>CaChlorophyll-a/b</i> -кодирующих белков	(Hasanpour <i>et al.</i> , 2016)
ZnO	
Накопление низкомолекулярных компонентов АОС	(Nayan <i>et al.</i> , 2016)
Влияние на экспрессию генов синтеза хлорофилла, каротиноидов, структурных белков ФС I	(Wang <i>et al.</i> , 2016)
Fe ₃ O ₄	
Усиление активности АОС ферментов	(Trujillo-Reyes <i>et al.</i> , 2014)

Примечание. АФК – активные формы кислорода, АОС – антиоксидантная система, ФС – фотосистема I.

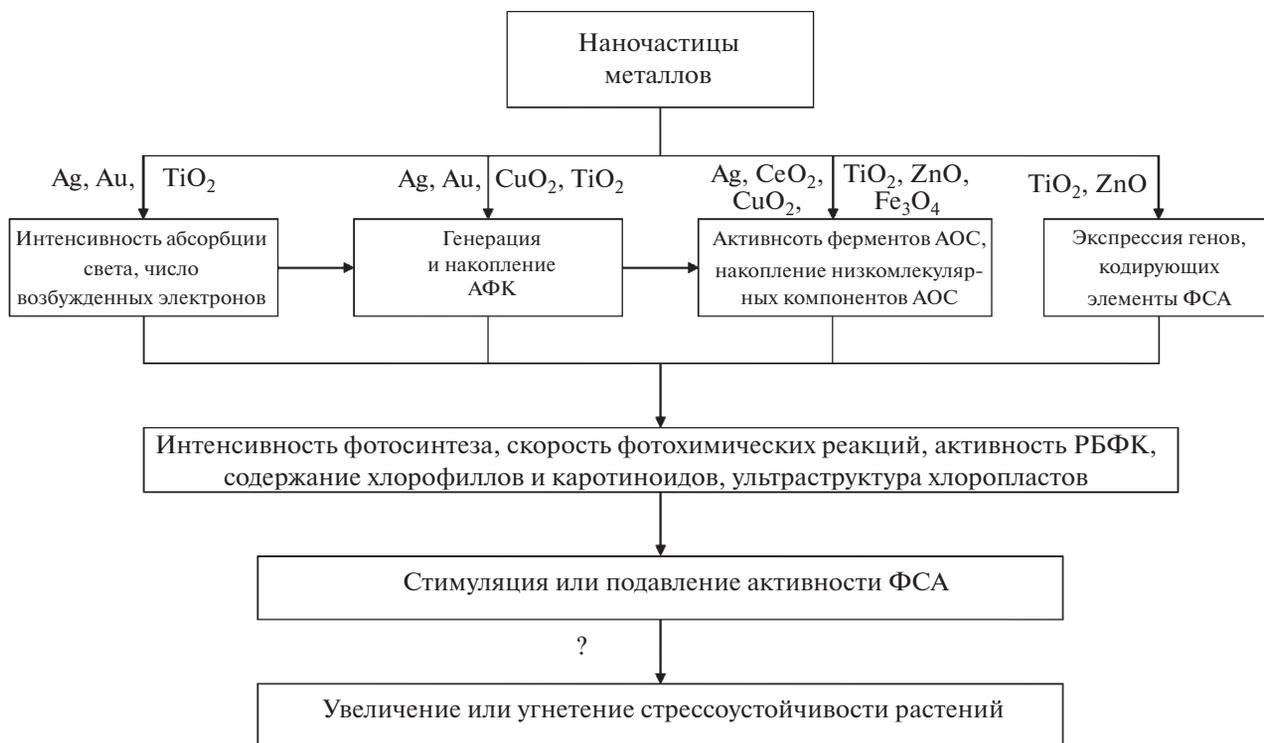


Рис. 5. Основные пути влияния наночастиц металлов на ФСА растений. ФСА – фотосинтетический аппарат, АФК – активные формы кислорода, АОС – антиоксидантная система, РБФК – рибулозобифосфаткарбоксилаза.

дят и активация ферментов АОС, и накопление низкомолекулярных ее компонентов (табл. 4).

Крайне важно, что некоторые наночастицы металлов и их оксидов способны изменять уровень экспрессии генов, кодирующих как элементы АОС, так и белки, участвующие в работе ФСА (табл. 4). Например, наночастицы серебра изменяют экспрессию генов, кодирующих ферменты АОС (Qian *et al.*, 2013; Dutta Gupta *et al.*, 2018); наночастицы оксида титана влияют на экспрессию генов, участвующих в синтезе РБФК (Hasanrou *et al.*, 2015), а наночастицы оксида цинка – на экспрессию генов, кодирующих белки синтеза фотосинтетических пигментов (Wang *et al.*, 2016).

Отметим интересные данные, приведенные в обзоре китайских ученых (Wei, Wang, 2013), которые на примере ряда исследований показали, что искусственно созданные комплексы наноматериалов способны имитировать работу ферментов АОС, выступая в роли “наноэнзимов”. Эти сведения позволяют оценить важность дальнейшего использования наноматериалов в современной физиологии растений и агробиологии.

Таким образом, можно выделить основные предполагаемые пути влияния наночастиц металлов и их оксидов на ФСА растений (рис. 5). К ним следует отнести влияние на интенсивность абсорбции света молекулами хлорофилла, а значит

на скорость фотохимических реакций. В зависимости от того, усиливается ли абсорбция света или ослабевает, наночастицы либо выступают в роли триггеров образования АФК, либо защищают от окислительного стресса. При этом некоторые типы наночастиц способны запускать работу АОС, влияя на экспрессию генов, кодирующих ее элементы. Кроме того, под влиянием наночастиц может изменяться и экспрессия генов, кодирующих элементы ФСА (рис. 5). В результате происходит целый ряд существенных изменений в активности и структуре хлоропластов, а следовательно, все процессы растительного организма полностью или частично трансформируются, способствуя стрессоустойчивости растений или снижая ее.

Сегодня возникает острая необходимость проведения системных и многоплановых исследований, направленных на подбор подходящих модельных объектов и доз наночастиц определенных металлов, способных не только стимулировать активность ФСА, но и выступать в качестве адаптогенов, увеличивающих стрессоустойчивость растений. При этом крайне важно продолжить наблюдения, в которых действие наночастиц на ФСА будет изучаться именно в неблагоприятных условиях, поскольку известно, что некоторые адаптогены в контрольных и стрессовых условиях действуют по-разному. Так, в опытах на пшенице показано, что обработка экзогенной абсцизовой кислотой в кон-

трольных условиях (при 22°C) и в процессе низкотемпературного закаливания (при 4°C) по-разному влияла на мембранную структуру хлоропластов. При этом в обоих случаях заметно увеличивалась холодоустойчивость пшеницы, но обработка гормоном в условиях холода вызывала более значимый ее прирост (Venzhik *et al.*, 2016). Опираясь на эти данные, можно предположить, что негативное влияние наночастиц металлов на ФСА нивелируется в условиях действия стрессора, а устойчивость к нему, наоборот, при этом возрастает. Отдельные исследования в этой области уже ведутся. Например, показано, что обработка растений нута наночастицами оксида титана перед их низкотемпературным закаливанием приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза и активности фермента РБФК, а также к снижению темпов накопления H₂O₂ в тканях, т.е. к уменьшению риска окислительного стресса, вызванного холодом (Hasanpour *et al.*, 2015). Похожие исследования проведены на растениях томата, пшеницы и голубиногороха (Qi *et al.*, 2013; Almutairi, 2016; Mohamed *et al.*, 2017; Yadu *et al.*, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наночастицы металлов и их оксидов могут активно использоваться в физиологии растений и агробиологии как своеобразные модификаторы работы ФСА, а возможно, и как адаптогены, усиливающие стрессоустойчивость растений. Дальнейшие исследования в этой области, несомненно, существенно расширят имеющиеся представления о феноменологии и механизмах устойчивости растений, их адаптивном потенциале, а также роли нанотехнологий в современной науке.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 18-04-00469).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафурова Т.П., Моргалёв Ю.Н., Зотикова А.П., Верхотурова Г.С., Михайлова С.И., Буренина А.А., Зайцева Т.А., Постовалова В.М., Цыцарева Л.К., Боровикова Г.В. Влияние наночастиц диоксида титана и оксида алюминия на морфофизиологические параметры растений // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2011. Т. 1. С. 113–122.
- Венжик Ю.В., Титов А.Ф., Таланова В.В., Мирославов Е.А., Котеева Н.К. Структурно-функциональная реорганизация фотосинтетического аппарата растений пшеницы при холодовой адаптации // Цитология. 2012. Т. 54. С. 916–924.
- Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н.В., Кузнецов В.В. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений // Физиология растений. 2017. Т. 64. С. 19–32.
- Дыкман Л.А., Хлебцов Н.Г. Биомедицинское применение многофункциональных золотых нанокон-
- зитов // Успехи соврем. биологии. 2016. Т. 516. С. 411–450.
- Дыкман Л.А., Щеголев С.Ю. Взаимодействие растений с наночастицами благородных металлов // С.-х. биология. 2017. Т. 52. С. 13–24.
- Дыкман Л.А., Богатырёв В.А., Щеголев С.Ю., Хлебцов Н.Г. Золотые наночастицы: синтез, свойства, биомедицинское применение. М.: Наука, 2008. 319 с.
- Дыкман Л.А., Богатырёв В.А., Соколов О.И., Плотников В.К., Репко Н.В., Салфетников А.А. Взаимодействие наночастиц золота, серебра и магния с растительными объектами // Науч. журн. КубГАУ. 2016. № 6. С. 675–705.
- Климов С.В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации // Успехи соврем. биологии. 2008. Т. 128. С. 281–299.
- Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных растений. М.: Колос, 2010. 641 с.
- Кузнецов В.В., Дмитриева Г.Д. Физиология растений. М.: Абрис, 2011. 783 с.
- Медведев С.С., Шарова Е.И. Биология развития растений. Т. 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2011. 253 с.
- Мокронос А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 448 с.
- Некрасова Г.Ф., Ушакова О.С., Ермаков А.Е., Уймин М.А., Бызов И.В. Действие ионов меди (II) и наночастиц оксидов меди на *Elodea densa* Planch. // Экология. 2011. № 6. С. 422–428.
- Новикова Г.В., Степанченко Н.С., Носов А.В., Мошков И.Е. В начале пути: восприятие АБК и передача ее сигнала у растений // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 806–823.
- Парамонова Н.В., Шевякова Н.И., Кузнецов В.В. Ультраструктура хлоропластов и их запасных включений в первичных листьях *Mesembryanthemum crystallinum* при воздействии путресцина и NaCl // Физиология растений. 2004. Т. 51. С. 99–109.
- Титов А.Ф., Таланова В.В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.
- Титов А.Ф., Шибяева Т.Г. Брассиностероиды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 58 с.
- Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. 64-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Усманов И.Ю., Рахманкулова Э.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.
- Almutairi Z.M. Influence of silver nano-particles on the salt resistance of tomato (*Solanum lycopersicum*) during germination // Int. J. Agric. Biol. 2016. V. 18. P. 449–457.
- An J., Zhang M., Wang S., Tang J. Physical, chemical and microbiological changes in stored green asparagus spears as affected by coating of silver nanoparticles-PVP // LWT – Food Sci. Technol. 2008. V. 41. P. 1100–1107.
- Arora S., Sharma P., Kumar S., Nayan R., Khanna P.K., Zaidi M.G.H. Gold-nanoparticle induced enhance-

- ment in growth and seed yield of *Brassica juncea* // Plant Growth Regul. 2012. V. 66. P. 303–310.
- Baier M., Dietz K.-J. Chloroplasts as source and target of cellular redox regulation: a discussion on chloroplast redox signals in the context of plant physiology // J. Exp. Bot. 2005. V. 56. P. 1449–1462.
- Barazzouk S., Bekalé L., Kamat P.V., Hotchandani S. Enhanced photostability of chlorophyll-*a* using gold nanoparticles as an efficient photoprotector // J. Mater. Chem. 2012. V. 22. P. 2516–2534.
- Barrios A.C., Rico C.M., Trujillo-Reyes J., Medina-Velo I.A., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Effects of uncoated and citric acid coated cerium oxide nanoparticles, bulk cerium oxide, cerium acetate, and citric acid on tomato plants // Sci. Total Environ. 2016. V. 563–564. P. 956–964.
- Bertrand M., Poirier I. Photosynthetic organisms and excess of metals // Photosynthetica. 2005. V. 43. P. 345–353.
- Bourett T.M., Czymbek K.J., Howard R.J. Ultrastructure of chloroplast protuberances in rice leaves preserved by high-pressure freezing // Planta. 1999. V. 208. P. 472–479.
- Chen X., O'Halloran J., Jansen M.A. The toxicity of zinc oxide nanoparticles to *Lemna minor* (L.) is predominantly caused by dissolved Zn // Aquat. Toxicol. 2016. V. 174. P. 46–53.
- Crosatti C., Rizza F., Badeck F.W., Mazzucotelli E., Cattivelli L. Harden the chloroplast to protect the plant // Physiol. Plant. 2013. V. 147. P. 55–63.
- Da Costa M.V.J., Sharma P.K. Effect of copper oxide nanoparticles on growth, morphology, photosynthesis, and antioxidant response in *Oryza sativa* // Photosynthetica. 2016. V. 54. P. 110–119.
- Das S., Debnath N., Pradhan S., Goswami A. Enhancement of photon absorption in the light-harvesting complex of isolated chloroplast in the presence of plasmonic gold nanosol – a nanobionic approach towards photosynthesis and plant primary growth augmentation // Gold Bull. 2017. V. 50. P. 247–257.
- Dimkpa C.O., McLean J.E., Latta D.E., Manangón E., Britt D.W., Johnson W.P., Boyanov M.I., Anderson A.J. CuO and ZnO nanoparticles: phytotoxicity, metal speciation, and induction of oxidative stress in sand-grown wheat // J. Nanopart. Res. 2012. V. 14. P. 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11051-012-1125-9>
- Du W., Gardea-Torresdey J.L., Ji R., Yin Y., Zhu J., Peralta-Videa J.R., Guo H. Physiological and biochemical changes imposed by CeO₂ nanoparticles on wheat: a life cycle field study // Environ. Sci. Technol. 2015. V. 49. P. 11884–11893.
- Du W., Tan W., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L., Ji R., Yin Y., Guo H. Interaction of metal oxide nanoparticles with higher terrestrial plants: Physiological and biochemical aspects // Plant Physiol. Biochem. 2017. V. 110. P. 210–225.
- Dutta Gupta S., Agarwal A., Pradhan S. Phytostimulatory effect of silver nanoparticles (AgNPs) on rice seedling growth: An insight from antioxidative enzyme activities and gene expression patterns // Ecotox. Environ. Saf. 2018. V. 161. P. 624–633.
- Dykman L., Khlebtsov N. Gold nanoparticles in biomedical applications. Boca Raton: CRC Press, 2017. 332 p.
- Dykman L.A., Shchyogolev S.Y. The effect of gold and silver nanoparticles on plant growth and development // Metal Nanoparticles: Properties, synthesis and applications / Eds Saylor Y., Irby V. N.Y.: Nova Sci. Publ., 2018. P. 263–300.
- Elemike E., Uzoh I.M., Onwudiwe D.C., Babalola O.O. The role of nanotechnology in the fortification of plant nutrients and improvement of crop production // Appl. Sci. 2019. V. 9. <https://doi.org/10.3390/app9030499>
- Faizan M., Faraz A., Yusuf M., Khan S.T., Hayat S. Zinc oxide nanoparticles-mediated changes in photosynthetic efficiency and antioxidant system of tomato plants // Photosynthetica. 2018. V. 56. P. 678–686.
- Falco W.F., Botero E.R., Falcao E.A., Santiago E.F., Bagnato V.S., Caires A.R.L. In vivo observation of chlorophyll fluorescence quenching induced by gold nanoparticles // J. Photochem. Photobiol. Chem. 2011. V. 225. P. 65–71.
- Faraz A., Faizan M., Sami F., Siddiqui H., Pichtel J., Hayat S. Nanoparticles: biosynthesis, translocation and role in plant metabolism // IET Nanobiotechnol. 2019. V. 13. P. 345–352.
- Fayez K.A., El-Deeb B.A., Mostafa N.Y. Toxicity of biosynthetic silver nanoparticles on the growth, cell ultrastructure and physiological activities of barley plant // Acta Physiol. Plant. 2017. V. 39. <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2452-3>
- Fernández A.P., Strand A. Retrograde signaling and plant stress: plastid signals initiate cellular stress responses // Curr. Opin. Plant Biol. 2008. V. 11. P. 509–513.
- Gao J., Xu G., Qian H., Liu P., Zhao P., Hu Y. Effects of nano-TiO₂ on photosynthetic characteristics of *Ulmus elongata* seedlings // Environ. Pollut. 2013. V. 176. P. 63–70.
- Gomez-Garay A., Pintos, B., Manzanera J.A., Lobo C., Villalobos N., Martín L. Uptake of CeO₂ nanoparticles and its effect on growth of *Medicago arborea* in vitro plantlets // Biol. Trace Elem. Res. 2014. V. 161. P. 143–150.
- Gorezyca A., Pocięcha E., Kasprończak M., Niemiec M. Effect of nanosilver in wheat seedlings and *Fusarium culmorum* culture systems // Eur. J. Plant Pathol. 2015. V. 142. <https://doi.org/10.1007/s10658-015-0608-9>
- Goswami P., Yadav S., Mathur J. Positive and negative effects of nanoparticles on plants and their applications in agriculture // Plant Sci. Today. 2019. V. 6. P. 232–242.
- Gray C.G., Hansen M.R., Shau D.J., Graham K., Dale R., Natesan S.K.A., Newell C.A. Plastid stromules are induced by stress treatments acting through abscisic acid // Plant J. 2012. V. 69. P. 387–398.
- Hasanpour H., Maali-Amiri R., Zeinali H. Effect of TiO₂ nanoparticles on metabolic limitations to photosynthesis under cold in chickpea // Russ. J. Plant Phys. 2015. V. 62. P. 779–787.
- Hatami M., Ghorbanpour M. Effect of nanosilver on physiological performance of *Pelargonium* plants exposed to dark storage // J. Hortic. Res. 2013. V. 21. P. 15–20.
- Hong F., Zhou J., Liu Ch., Yang F., Wu Ch., Zheng L., Yang P. Effect of nano-TiO₂ on photochemical reaction of chloroplasts of spinach // Biol. Trace Elem. Res. 2005b. V. 105. P. 269–279.

- Hong F., Yang F., Liu Ch., Gao Q., Wan Zh., Gu F., Wu Ch., Ma Zh., Zhou J., Yang P. Influences of nano-TiO₂ on the chloroplast aging of spinach under light // *Biol. Trace Elem. Res.* 2005a. V. 104. P. 249–260.
- Hong J., Wang L., Sun Y., Zhao L., Niu G., Tan W., Rico C.M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Foliar applied nanoscale and microscale CeO₂ and CuO alter cucumber (*Cucumis sativus*) fruit quality // *Sci. Total Environ.* 2016. V. 563–564. P. 904–911.
- Hossain Z., Mustafa G., Komatsu S. Plant responses to nanoparticle stress // *Int. J. Mol. Sci.* 2015. V. 16. P. 26644–26653.
- Huner N.P.M., Öquist G., Sarhan F. Energy balance and acclimation to light and cold // *Trends Plant Sci.* 1998. V. 3. P. 1360–1385.
- Jayakannan M., Bose J., Babourina O., Rengel Z., Shabala S. Salicylic acid in plant salinity stress signalling and tolerance // *Plant Growth Regul.* 2015. V. 76. P. 25–40.
- Jiang H.-S., Qiu X.-N., Li G.-B., Li W., Yin L.-Y. Silver nanoparticles induced accumulation of reactive oxygen species and alteration of antioxidant systems in the aquatic plant *Spirodela polyrhiza* // *Environ. Toxicol. Chem.* 2014. V. 33. P. 1398–1405.
- Joshi H., Somdutt, Choudhary P., Mundra S.L. Future prospects of nanotechnology in agriculture // *Int. J. Chem. Stud.* 2019. V. 7. P. 957–963.
- Khan M.R., Adam V., Rizvi T.F., Zhang B., Ahamad F., Joško I., Zhu Y., Yang M., Mao C. Nanoparticle-plant interactions: two-way traffic // *Small.* 2019. V. 15. <https://doi.org/10.1002/sml.201901794>
- Köhler R.H., Schwille P., Webb W.W., Hanson M.R. Active protein transport through plastid tubules: velocity quantified by fluorescence correlation spectroscopy // *J. Cell Sci.* 2000. V. 113. P. 3921–3930.
- Kratsch H.A., Wise R.R. The ultrastructure of chilling stress // *Plant Cell Environ.* 2000. V. 23. P. 337–350.
- Lalau C.M., Mohedano R.d.A., Schmidt É.C., Bouzon Z.L., Ouriques L.C., Dos Santos R.W., Da Costa C.H., Vicentini D.S., Matias W.G. Toxicological effects of copper oxide nanoparticles on the growth rate, photosynthetic pigment content, and cell morphology of the duckweed *Landoltia punctata* // *Protoplasma.* 2015. V. 252. P. 221–229.
- Lei Z., Mingyu S., Xiao W., Chao L., Chunxiang Q., Liang C., Hao H., Xiaoqing L., Fashui H. Antioxidant stress is promoted by nano-anatase in spinach chloroplasts under UV-B radiation // *Biol. Trace Elem. Res.* 2008. V. 121. P. 69–79.
- Liu X., Wang F., Shi Z., Tong R., Shi X. Bioavailability of Zn in ZnO nanoparticle-spiked soil and the implications to maize plants // *J. Nanopart. Res.* 2015. V. 17. <https://doi.org/10.1007/s11051-015-2989-2>
- Lütz C., Engel L. Changes in chloroplast ultrastructure in some high-alpine plants: adaptation to metabolic demands and climate? // *Protoplasma.* 2007. V. 231. P. 183–192.
- Ma C.X., Chhikara S., Xing B.S., Musante C., White J.C., Dhankher O.P. Physiological and molecular response of *Arabidopsis thaliana* (L.) to nanoparticle cerium and indium oxide exposure // *ACS Sustainable Chem. Eng.* 2013. V. 1. P. 768–778.
- Mahakham W., Theerakulpisut P., Maensiri S., Phumying S., Sarmah A.K. Environmentally benign synthesis of phytochemicals-capped gold nanoparticles as nanopriming agent for promoting maize seed germination // *Sci. Total Environ.* 2016. V. 573. P. 1089–1102.
- Majumdar S., Peralta-Videa J.R., Trujillo-Reyes J., Sun Y., Barrios A.C., Niu G., Margez J.P.F., Gardea-Torresdey J.L. Soil organic matter influences cerium translocation and physiological processes in kidney bean plants exposed to cerium oxide nanoparticles // *Sci. Total Environ.* 2016. V. 569–570. P. 201–211.
- Martínez-Peñalver A., Graña E., Reigosa M.J., Sánchez-Moreiras A.M. Early photosynthetic response of *Arabidopsis thaliana* to temperature and salt stress conditions // *Russ. J. Plant Physiol.* 2012. V. 59. P. 640–647.
- Marusenko Y., Shipp J., Hamilton G.A., Morgan J.L.L., Keebaugh M., Hil H., Dutta A., Zhuo X., Upadhyay N., Hutchings J., Herckes P., Anbar A.D., Shock E., Hartnett H.E. Bioavailability of nanoparticulate hematite to *Arabidopsis thaliana* // *Environ. Pollut.* 2013. V. 174. P. 150–156.
- Mingyu S., Fashui H., Chao L., Xiao W., Xiaoqing L., Liang C., Fengqing G., Zhongrui L. Effects of nano-anatase TiO₂ on absorption, distribution of light, and photoreduction activities of chloroplast membrane of spinach // *Biol. Trace Elem. Res.* 2007. V. 118. P. 120–130.
- Mohamed A.K.S.H., Qayyum M.F., Abdel-Hadi A.M., Rehman R.A., Ali S., Rizwan M. Interactive effect of salinity and silver nanoparticles on photosynthetic and biochemical parameters of wheat // *Arch. Agron. Soil Sci.* 2017. V. 63. P. 1736–1747.
- Mukherjee A., Peralta-Videa J.R., Bandyopadhyay S., Rico C.M., Zhao L., Gardea-Torresdey J.L. Physiological effects of nanoparticulate ZnO in green peas (*Pisum sativum* L.) cultivated in soil // *Metallomics.* 2014. V. 6. P. 132–138.
- Nair P.M.G., Chung I.M. A mechanistic study on the toxic effect of copper oxide nanoparticles in soybean (*Glycine max* L.) root development and lignification of root cells // *Biol. Trace Elem. Res.* 2014a. V. 162. P. 342–352.
- Nair P.M.G., Chung I.M. Impact of copper oxide nanoparticles exposure on *Arabidopsis thaliana* growth, root system development, root lignification, and molecular level changes // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2014b. V. 21. P. 12709–12722.
- Nair P.M.G., Chung I.M. Physiological and molecular level effects of silver nanoparticles exposure in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings // *Chemosphere.* 2014c. V. 112. P. 105–113.
- Nair P.M.G., Chung I.M. Study on the correlation between copper oxide nanoparticles induced growth suppression and enhanced lignification in Indian mustard (*Brassica juncea* L.) // *Ecotoxicol. Environ. Safe.* 2015. V. 113. P. 302–313.
- Nair P.M.G., Kim S.H., Chung I.M. Copper oxide nanoparticle toxicity in mung bean (*Vigna radiata* L.) seedlings: physiological and molecular level responses of *in vitro* grown plants // *Acta Physiol. Plant.* 2014. V. 36. P. 2947–2958.
- Nayan R., Rawat M., Negi B., Pande A., Arora S. Zinc sulfide nanoparticle mediated alterations in growth and

- anti-oxidant status of *Brassica juncea* // *Biologia*. 2016. V. 71. P. 896–902.
- Notter D.A., Mitrano D.M., Nowack B. Are nanosized or dissolved metals more toxic in the environment? A meta-analysis // *Environ. Toxicol. Chem.* 2014. V. 33. P. 2733–2739.
- Perreault F., Ouakroum A., Pirastru L., Sirois L., Matias W.G., Popovic R. Evaluation of copper oxide nanoparticles toxicity using chlorophyll *a* fluorescence imaging in *Lemna gibba* // *J. Bot.* 2010. V. 2010. <https://doi.org/10.1155/2010/763142>
- Prasad T., Sudhakar P., Sreenivasulu Y., Latha P., Munaswamy V., Raja Reddy K., Sreepasad T.S., Sajanal P.R., Pradeep T. Effect of nanoscale zinc oxide particles on the germination, growth and yield of peanut // *J. Plant Nutr.* 2012. V. 35. P. 905–927.
- Pribil M., Labs M., Leister D. Structure and dynamics of thylakoids in land plants // *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. P. 1955–1972.
- Qi M., Liu Yu., Li T. Nano-TiO₂ improve the photosynthesis of tomato leaves under mild heat stress // *Biol. Trace Elem. Res.* 2013. V. 156. P. 323–328.
- Qian H., Peng X., Han X., Ren J., Sun L., Fu Zh. Comparison of the toxicity of silver nanoparticles and silver ions on the growth of terrestrial plant model *Arabidopsis thaliana* // *J. Environ. Sci.* 2013. V. 25. P. 1947–1955.
- Raliya R., Tarafdar J.C. ZnO nanoparticle biosynthesis and its effect on phosphorous-mobilizing enzyme secretion and gum contents in Clusterbean (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) // *Agric. Res.* 2013. V. 2. P. 48–57.
- Raliya R., Nair R., Chavalmane S., Wang W.N., Biswas P. Mechanistic evaluation of translocation and physiological impact of titanium dioxide and zinc oxide nanoparticles on the tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plant // *Metallomics*. 2015. V. 7. P. 1584–1594.
- Ramesh M., Palanisamy K., Babu N.K. Effects of bulk and nano-titanium dioxide and zinc oxide on physiological changes in *Triticum aestivum* Linn. // *J. Global Biosci.* 2014. V. 3. P. 415–422.
- Rani P.U., Yasur J., Loke K.S., Dutta D. Effect of synthetic and biosynthesized silver nanoparticles on growth, physiology and oxidative stress of water hyacinth: *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms // *Acta Physiol. Plant.* 2016. V. 38. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2074-1>
- Rico C.M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Chemistry, biochemistry of nanoparticles, and their role in antioxidant defense system in plants // *Nanotechnology and plant sciences: Nanoparticles and their impact on plants* / Eds Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Mohammad F. N.Y.: Springer, 2015. P. 1–17.
- Rico C.M., Morales M.I., Barrios A.C., McCreary R., Hong J., Lee W.Y., Nunez J., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Effect of cerium oxide nanoparticles on the quality of rice (*Oryza sativa* L.) grains // *J. Agric. Food Chem.* 2013. V. 61. P. 11278–11285.
- Rizwan M., Ali Sh., Qayyum M.F., Ok Y.S., Adrees M., Ibrahim M., Zia-ur-Rehman M., Farid M., Abbas F. Effect of metal and metal oxide nanoparticles on growth and physiology of globally important food crops: A critical review // *J. Hazard. Mater.* 2016. V. 322. P. 2–16.
- Salama H.M.H. Effects of silver nanoparticles in some crop plants, common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and corn (*Zea mays* L.) // *Int. Res. J. Biotech.* 2012. V. 3. P. 190–197.
- Sanzari I., Leone A., Ambrosone A. Nanotechnology in plant science: to make a long story short // *Front. Bioeng. Biotechnol.* 2019. V. 7. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2019.00120>
- Servin A.D., Morales M.I., Castillo-Michel H., Hernandez-Viezcas J.A., Munoz B., Zhao L.J., Nunez J.E., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L. Synchrotron verification of TiO₂ accumulation in cucumber fruit: a possible pathway of TiO₂ nanoparticle transfer from soil into the food chain // *Environ. Sci. Technol.* 2013. V. 47. P. 11592–11598.
- Shabnam N., Sharmila P., Pardha-Saradhi P. Impact of ionic and nanoparticle speciation states of silver on light harnessing photosynthetic events in *Spirodela polyrhiza* // *Int. J. Phytoremediat.* 2017. V. 19. P. 80–86.
- Sharma P., Bhatt D., Zaidi M.G.H., Saradhi P.P., Khanna P.K., Arora S. Silver nanoparticle-mediated enhancement in growth and antioxidant status of *Brassica juncea* // *Appl. Biochem. Biotechnol.* 2012. V. 167. P. 2225–2233.
- Shi J., Abid A.D., Kennedy I.M., Hristova K.R., Silk W.K. To duckweeds (*Landoltia punctata*), nanoparticulate copper oxide is more inhibitory than the soluble copper in the bulk solution // *Environ. Pollut.* 2011. V. 159. P. 1277–1282.
- Shi J., Peng C., Yang Y., Yang J., Zhang H., Yuan X., Chen Y., Hu T. Phytotoxicity and accumulation of copper oxide nanoparticles to the Cu-tolerant plant *Elsholtzia splendens* // *Nanotoxicology*. 2014. V. 8. P. 179–188.
- Song U., Jun H., Waldman B., Roh J., Kim Y., Yi J., Lee E.J. Functional analyses of nanoparticle toxicity: a comparative study of the effects of TiO₂ and Ag on tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) // *Ecotoxicol. Environ. Safe.* 2013. V. 93. P. 60–67.
- Sosan A., Svistunenko D., Straltsova D., Tsiurkina K., Smolich I., Lawson T., Subramaniam S., Golovko V., Anderson D., Sokolik A., Colbeck I., Demidchik V. Engineered silver nanoparticles are sensed at the plasma membrane and dramatically modify the physiology of *Arabidopsis thaliana* plants // *Plant J.* 2016. V. 85. P. 245–257.
- Syu Y.-Y., Hung J.-H., Chen J.-C., Chuang H.-W. Impacts of size and shape of silver nanoparticles on *Arabidopsis* plant growth and gene expression // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. V. 83. P. 57–64.
- Tighe-Neira R., Carmorac E., Recioc G., Nunes-Nesid A., Reyes-Diaze M., Alberdie M., Rengelg Z., Inostroza-Blancheteau C. Metallic nanoparticles influence the structure and function of the photosynthetic apparatus in plants // *Plant Physiol. Biochem.* 2018. V. 130. P. 408–417.
- Tombuloglu H., Slimani Y., Tombuloglu G., Almessiere M., Baykal A. Uptake and translocation of magnetite (Fe₃O₄) nanoparticles and its impact on photosynthetic genes in barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Chemosphere*. 2019. V. 226. P. 110–122.
- Torres R., Diz V., Lagorio M.G. Effects of gold nanoparticles on the photophysical and photosynthetic parameters of leaves and chloroplasts // *Photochem. Photobiol. Sci.* 2018. V. 17. P. 505–516.

- Tripathi D.K., Gaur S., Singh S., Singh S., Pandey R., Singh V.P., Sharma N.C., Prasad S.M., Dubey N.K., Chauhan D.K.* An overview on manufactured nanoparticles in plants: Uptake, translocation, accumulation and phytotoxicity // *Plant Physiol. Biochem.* 2017. V. 110. P. 2–12.
- Trujillo-Reyes J., Majumdar S., Botez C.E., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L.* Exposure studies of core-shell Fe/Fe₃O₄ and Cu/CuO NPs to lettuce (*Lactuca sativa*) plants: are they a potential physiological and nutritional hazard? // *J. Hazard. Mater.* 2014. V. 267. P. 255–263.
- Van Koetsem F., Xiao Y., Luo Z., Laing G.D.* Impact of water composition on association of Ag and CeO₂ nanoparticles with aquatic macrophyte *Elodea canadensis* // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2016. V. 23. P. 5277–5287.
- Venzhik Yu., Talanova V., Titov A.* The effect of abscisic acid on cold tolerance and chloroplasts ultrastructure in wheat under optimal and cold stress conditions // *Acta Physiol. Plant.* 2016. V. 38. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2082-1>
- Wan Y., Li J., Ren H., Huang J., Yuan H.* Physiological investigation of gold nanorods toward watermelon // *J. Nanosci. Nanotechnol.* 2014. V. 14. P. 6089–6094.
- Wang J., Koo Y., Alexander A., Yang Y., Westerhof S., Zhang Q., Schnoor J.L., Colvin V.L., Braam J., Alvarez P.J.J.* Phytostimulation of poplars and *Arabidopsis* exposed to silver nanoparticles and Ag⁺ at sublethal concentrations // *Environ. Sci. Technol.* 2013. V. 47. P. 5442–5449.
- Wang X., Yang X., Chen S., Li Q., Wang W., Hou Ch., Gao X., Wangand L., Wang Sh.* Zinc oxide nanoparticles affect biomass accumulation and photosynthesis in *Arabidopsis* // *Plant Sci.* 2016. V. 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01243>
- Wei H., Wang E.* Nanomaterials with enzyme-like characteristics (nanozymes): next-generation artificial enzymes // *Chem. Sov. Rev.* 2013. V. 42. P. 6060–6093.
- Wen Y., Zhang L., Chen Z., Sheng X., Qiu J., Xu D.* Co-exposure of silver nanoparticles and chiral herbicide imazethapyr to *Arabidopsis thaliana*: Enantioselective effects // *Chemosphere.* 2016. V. 145. P. 207–214.
- Xiong T., Dumat C., Dappe V., Vezjn H., Schreck E., Shahid M., Perial A., Sobanska S.* Copper oxide nanoparticle foliar uptake, phytotoxicity, and consequences for sustainable urban agriculture // *Environ. Sci. Technol.* 2017. V. 51. P. 5242–5251.
- Yadu B., Chandrakar V., Korram J., Satnami M.L., Kumar M., Keshavkant S.* Silver nanoparticle modulates gene expressions, glyoxalase system and oxidative stress markers in fluoride stressed *Cajanus cajan* L. // *J. Hazard. Mater.* 2018. V. 353. P. 44–52.
- Yamane K., Kawasaki M., Tanguchi M., Miyake H.* Correlation between chloroplast ultrastructure and chlorophyll fluorescence characteristics in the leaves of rice (*Oryza sativa* L.) grown under salinity // *Plant Prod. Sci.* 2008. V. 11. P. 139–145.
- Yang F., Liu Ch., Gao F., Su M., Wu X., Zheng L., Hong F., Yang P.* The improvement of *Spinach* growth by nananatase TiO₂ treatment is related to nitrogen photoreduction // *Biol. Trace Elem. Res.* 2007. V. 119. P. 77–88.
- Yang J., Cao W., Rui Y.* Interactions between nanoparticles and plants: phytotoxicity and defense mechanisms // *J. Plant Interact.* 2017. V. 12. P. 158–169.
- Yasur J., Rani P.U.* Environmental effects of nanosilver: impact on castor seed germination, seedling growth, and plant physiology // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2013. V. 20. P. 8636–8648.
- Zhang W., Ebbs S.D., Musante C., White J.C., Gao C., Ma X.* Uptake and accumulation of bulk and nanosized cerium oxide particles and ionic cerium by radish (*Raphanus sativus* L.) // *J. Agric. Food Chem.* 2015. V. 63. P. 382–390.
- Zhao L., Sun Y., Hernandez-Viezcás J.A., Hong J., Majumdar S., Niu G., Duarte-Gardea J.M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L.* Monitoring the environmental effects of CeO₂ and ZnO nanoparticles through the life cycle of corn (*Zea mays*) plants and in situ μ-XRF mapping of nutrients in kernels // *Environ. Sci. Technol.* 2015. V. 49. P. 2921–2928.
- Zheng L., Hong F.S., Lu S.P., Liu C.* Effect of nano-TiO₂ on strength of naturally aged seeds and growth of spinach // *Biol. Trace Elem. Res.* 2005. V. 104. P. 83–91.
- Zou X., Li P., Huang Q., Zhang H.* The different response mechanisms of *Wolffia globosa*: light-induced silver nanoparticle toxicity // *Aquat. Toxicol.* 2016. V. 176. P. 97–105.
- Zuverza-Mena N., Martínez-Fernández D., Du W., Hernandez-Viezcás J.A., Bonilla-Bird N., López-Moreno M.L., Komárek M., Peralta-Videa J.R., Gardea-Torresdey J.L.* Exposure of engineered nanomaterials to plants: Insights into the physiological and biochemical responses – A review // *Plant Physiol. Biochem.* 2017. V. 110. P. 236–264.

Influence of Nanoparticles of Metals and their Oxides on the Photosynthetic Apparatus of Plants

Yu. V. Venzhik^{1, #}, I. E. Moshkov¹, and L. A. Dykman²

¹Timiryazev Institute of Plant Physiology of RAS, ul. Botanicheskay 35, Moscow, 127276 Russia

²Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms of RAS, pr. Entuziastov 13, Saratov, 410049 Russia

[#]e-mail: jul.venzhik@gmail.com

A comparative analysis of the published data of the effect of the most frequently used metal nanoparticles and their oxides on the main parameters of the photosynthetic apparatus activity and the chloroplast ultrastructure of higher plants is presented. It was shown that metal nanoparticles are capable of both stimulating and suppressing the activity of the photosynthetic apparatus. Possible mechanisms of effect of metal nanoparticles on a plant organism are discussed.

**ВЛИЯНИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ
ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ И АКТИВНОСТЬ
АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ У ПШЕНИЦЫ
ПРИ ОПТИМАЛЬНОМ И ИЗБЫТОЧНОМ СОДЕРЖАНИИ
ЦИНКА В КОРНЕОБИТАЕМОЙ СРЕДЕ**

© 2021 г. Ю. В. Батова*, @, Н. М. Казнина*, А. Ф. Титов*

*Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН”, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

@E-mail: batova@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 09.07.2019 г.

После доработки 05.11.2019 г.

Принята к публикации 14.11.2019 г.

В условиях лабораторного опыта изучено влияние низкой положительной температуры (4°C) на интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) и активность супероксиддисмутазы и пероксидазы в корнях и листьях растений озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. при оптимальной (2 мкМ) и высокой (1000 мкМ) концентрациях Zn в корнеобитаемой среде. Установлено, что в оптимальных условиях минерального питания действие температуры 4°C не вызывает у пшеницы усиления окислительных процессов в листьях, а в корнях оно носит временный характер, что свидетельствует об успешной адаптации растений к холоду. Отмечено, что при избытке Zn в среде действие низкой температуры вызывает интенсификацию ПОЛ в клетках корня и листа, что в определенной степени обусловлено относительно низкой активностью указанных антиоксидантных ферментов и нарушением согласованности в их работе. Обнаруженное снижение способности растений поддерживать окислительно-восстановительный баланс клеток при одновременном действии изученных стресс-факторов ведет к развитию окислительного стресса, усилению ингибирования роста и, как следствие, негативно сказывается на жизнеспособности растений.

DOI: 10.31857/S0002332921010033

Способность растений адаптироваться к неблагоприятным условиям окружающей среды связана с наличием целого комплекса защитных механизмов, которые, по-видимому, в основном неспецифические, и активизируются в ответ на действие разных стресс-факторов (Титов и др., 1983, 2006; Beck *et al.*, 2007). К ним, в частности, относится система антиоксидантной защиты, обеспечивающая контроль за содержанием в клетках активных форм кислорода (АФК) (Кузнецов, 2009). Результаты многочисленных исследований свидетельствуют о том, что в условиях стресса в клетках нарушается баланс между образованием и нейтрализацией АФК, существующий в норме, в пользу первого процесса. Это приводит к увеличению содержания АФК и повреждению под их воздействием биомолекул и клеточных структур. Активизация компонентов антиоксидантной системы (АОС) (ферментов и неферментативных соединений), наблюдаемая при этом в качестве ответной реакции растений, направлена на вос-

становление указанного баланса (Apel, Hirt, 2004; Gill, Tuteja, 2010; Креславский и др., 2012).

К настоящему времени накоплено достаточно много экспериментальных данных, свидетельствующих о важной роли АОС в устойчивости и адаптации растений к действию различных стресс-факторов (Dat *et al.*, 2000; Mittler, 2002; Gill, Tuteja, 2010; Das, Roychoudhury, 2014; Колупаев, 2016; Czarnocka, Karpiński, 2018). Однако в большинстве случаев эти исследования связаны с изучением действия на растения какого-то одного стрессора, хотя известно, что ответная реакция растений на действие отдельного стресс-фактора может заметно меняться, причем не только количественно, но и качественно, в зависимости от сочетания с другими факторами внешней среды (Mittler, 2006; Sewelam *et al.*, 2014). Например, высокое и низкое значения температуры могут усиливать негативное влияние на растения света высокой интенсивности (Hüner *et al.*, 1993; Ivanov *et al.*, 2012; Mittal *et al.*, 2012) и засухи (Rizhsky *et al.*, 2002, 2004; Koussevitzky *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2010). В услови-

ях засоления устойчивость растений к высоким и низким значениям температуры, наоборот, возрастает (Rivero *et al.*, 2014; Chakraborty, Bhattacharjee, 2015; Matuszak-Slamani, Brzostowicz, 2015). Показано также, что высокая температура смягчает негативный эффект избытка Cd, тогда как низкая температура усиливает его (Chen, Kao, 1995). Одна из возможных причин выявленных эффектов — изменения в работе АОС, в том числе антиоксидантных ферментов. Например, активность ферментов, участвующих в нейтрализации АФК (супероксиддисмутаза (СОД), каталаза, аскорбатпероксидаза и гваяколзависимая пероксидаза (ПО)), при действии на растения пшеницы низкой температуры изменяется по-разному в зависимости от условий минерального питания (Полесская и др., 2004).

Ранее нами было показано, что при действии низкой положительной температуры (4°C) на проростки озимой пшеницы, испытывающие одновременно с этим воздействие высокой концентрации ионов Zn, происходит более выраженное торможение роста побега и снижение скорости фотосинтеза по сравнению с проростками, находящимися в оптимальных условиях минерального питания (Казнина и др., 2019). Исходя из анализа опубликованных данных, можно предположить, что эти изменения, хотя бы частично, могут быть связаны с развитием в клетках окислительного стресса.

Цель работы — изучение влияния низкой положительной температуры на интенсивность окислительных процессов и активность двух ключевых антиоксидантных ферментов СОД и ПО в корнях и листьях растений озимой пшеницы, растущих при оптимальной или высокой концентрации Zn в корнеобитаемой среде.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растения озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Московская 39 выращивали в камере искусственного климата при 22°C, относительной влажности воздуха 60–70%, фотосинтетически активной радиации (ФАР) 100 мкмоль/(м² с), 14-часовом фотопериоде на питательном растворе Хогланда–Арнона с оптимальным (вариант 22°C и 2 мкМ Zn) или высоким (вариант 22°C и 1000 мкМ Zn) содержанием Zn. Спустя 7 сут (исходная точка) одну часть растений обоих вариантов перенесли в климатическую камеру с температурой 4°C (варианты 4°C и 2 мкМ Zn; 4°C и 1000 мкМ Zn), а другая их часть оставалась в прежних условиях. Значения и концентрации Zn 1000 мкМ и температуры 4°C, выбранные на основе предварительных опытов, находятся в пределах субповреждающих для данного сорта пшеницы. В исходной точке, а также через 1, 3 и 7 сут у растений всех вариантов измеряли показатели, характеризующие их рост

(длина корня, высота побега, сырая и сухая биомасса подземных и надземных органов), интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ), активность СОД и ПО, а также содержание Zn в органах растений.

Интенсивность ПОЛ оценивали по содержанию малонового диальдегида (МДА), которое определяли с использованием реакционной среды, содержащей 0.25%-ный раствор тиобарбитуровой кислоты в 10%-ной трихлоруксусной кислоте (Heath, Packer, 1968). Растительный материал гомогенизировали в реакционной среде. Гомогенат выдерживали на водяной бане при 95°C в течение 30 мин, быстро охлаждали и центрифугировали 10 мин при 10000 g. Оптическую плотность супернатанта измеряли с использованием спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия) при 532 и 600 нм. Для расчета содержания МДА (мкмоль/г сырой массы) использовали коэффициент экстинкции (ϵ), равный 155 мМ⁻¹ см⁻¹.

Для определения активности СОД (КФ 1.15.1.1) и ПО (КФ 1.11.1.7) листья гомогенизировали в 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.8). Гомогенат центрифугировали при 15000 g в течение 20 мин при 4°C, полученный супернатант использовали для определения содержания белка и активности ферментов спектрофотометрическим методом. Активность СОД определяли по способности ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия (Beauchamp, Fridovich, 1971). Оптическую плотность раствора измеряли при 560 нм. За единицу активности принимали количество фермента, вызывающее 50%-ное ингибирование реакции. Активность ПО определяли с помощью гваякола в качестве субстрата ($\epsilon = 26.6$ мМ⁻¹ см⁻¹). Динамику изменения оптической плотности раствора регистрировали при длине волны 470 нм (Maehly, Chance, 1954). Активность ферментов рассчитывали на 1 мг белка. Общее содержание белка определяли методом Брэдфорд с помощью бычьего сывороточного альбумина в качестве стандарта (Bradford, 1976). Содержание Zn в корнях и побегах измеряли на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-7000 (Shimadzu, Япония).

Все ростовые показатели изучали на выборке, представленной в каждом варианте опыта 12 растениями. Биологическая повторность при изучении биохимических показателей была 2–3-кратная, аналитическая — 3–4-кратная. Весь опыт повторяли дважды. В таблицах представлены средние значения по двум независимым опытам и их стандартные ошибки. О достоверности различий судили по критерию Стьюдента при $P < 0.05$.

Исследования были выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования ФИЦ “Карельский научный центр РАН”.

Таблица 1. Влияние температуры на содержание Zn (г/кг сухой массы) в корнях и побегах пшеницы при его оптимальном (2 мкМ) и высоком (1000 мкМ) содержании в корнеобитаемой среде

Вариант		Исходное содержание	Экспозиция, сут		
T, °C	Zn, мкМ		1	3	7
Корни					
22	2	0.13 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.26 ± 0.04*	0.38 ± 0.06*
22	1000	6.68 ± 1.07	6.54 ± 1.05	12.00 ± 1.92*	13.00 ± 2.01*
4	2	0.13 ± 0.02	0.08 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.15 ± 0.04
4	1000	6.68 ± 1.07	5.46 ± 0.87	5.22 ± 0.83	7.53 ± 1.20
Побеги					
22	2	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.001	0.04 ± 0.01
22	1000	1.27 ± 0.20	1.26 ± 0.20	1.38 ± 0.22	2.27 ± 0.36
4	2	0.03 ± 0.01	0.02 ± 0.00	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.00
4	1000	1.27 ± 0.20	0.94 ± 0.15	1.12 ± 0.18	1.19 ± 0.19

Примечание. * – отличия от исходного содержания достоверны при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ содержания Zn в органах растений показал, что спустя 7 сут экспозиции на растворе с высокой концентрацией металла (исходная точка) его содержание в корнях и листьях пшеницы было соответственно в 50 и 40 раз выше, чем у растений, находящихся при его оптимальной концентрации (табл. 1). В дальнейшем при 22°C содержание металла в органах растений продолжало возрастать, а при 4°C практически не менялось.

Воздействие высокой концентрации Zn ингибировало рост проростков пшеницы. Так, через 7 сут (исходная точка) длина корней и высота побегов были соответственно на 33 и 23% меньше, чем при оптимальном содержании Zn в корнеобитаемой среде (табл. 2). Помимо этого наблюдалось снижение накопления сырой и сухой биомасс корней, а также сырой биомассы побегов (на 17, 19 и 14% соответственно). В дальнейшем при 22°C в условиях избытка Zn рост проростков продолжался, хотя ингибирующее влияние высокой концентрации металла сохранялось.

Действие температуры 4°C вызывало остановку роста проростков как при оптимальном, так и при высоком содержании Zn в среде. При этом рост корней в условиях действия холода отсутствовал, а при высокой концентрации Zn в корнеобитаемой среде к концу опыта наблюдалось даже некоторое снижение их сырой биомассы. Рост побега в высоту также существенно тормозился. Однако накопление биомассы побегов в оптимальных условиях минерального питания спустя 3 сут возобновлялось. В условиях избытка Zn увеличения сырой биомассы побегов не было, а прирост сухой биомассы спустя 7 сут оказался значительно меньше, чем при оптимальном содержании Zn в среде.

Избыток Zn в клетках, как известно, может вызвать окислительный стресс, связанный с увеличением в них количества АФК (Рахманкулова и др., 2008; Wang *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2013; Blasko *et al.*, 2015). Нами было обнаружено, что после 7 сут экспозиции на растворе с высокой концентрацией Zn (исходная точка) содержание МДА, являющегося конечным продуктом ПОЛ, в корнях и листьях пшеницы было соответственно в 1.2 и 1.3 раза выше, чем у растений в оптимальных условиях минерального питания (табл. 3). В дальнейшем в варианте опыта 22°C и 1000 мкМ Zn интенсивность ПОЛ в корнях снижалась практически до контрольного значения, а в листьях продолжала увеличиваться и к концу опыта превышала исходную в 1.5 раза.

При воздействии на растения температуры 4°C в корнях в течение первых 3 сут количество МДА повышалось, причем независимо от содержания Zn во внешней среде (табл. 3). Однако к 7-м сут в варианте с концентрацией Zn 2 мкМ интенсивность ПОЛ несколько снижалась, тогда как в варианте с концентрацией 1000 мкМ она продолжала увеличиваться. В листьях при 4°C содержание МДА возрастало только при избытке Zn в корнеобитаемой среде (табл. 3).

Изучение активности антиоксидантных ферментов показало, что у растений, находящихся в течение 7 сут в условиях избытка Zn (исходная точка), активность СОД в корнях и листьях была практически такой же, как у проростков, находящихся при оптимальной концентрации металла, активность же ПО в корнях была в 2 раза выше (табл. 3). На протяжении следующих 7 сут при 22°C активность обоих ферментов увеличивалась, и к концу опыта активность СОД в корнях и листьях превышала исходную в 3 и 1.7, а активность ПО – в 3.5 и 7 раз соответственно.

Таблица 2. Влияние температуры на рост пшеницы при оптимальном (2 мкМ) и высоком (1000 мкМ) содержании Zn в корнеобитаемой среде

Вариант		Значение показателя в исходной точке	Экспозиция, сут		
T, °C	Zn, мкМ		1	3	7
Длина корня, см					
22	2	11.14 ± 0.40	11.58 ± 0.25	13.11 ± 0.40*	15.57 ± 0.51*
22	1000	7.51 ± 0.14	7.27 ± 0.27	8.86 ± 0.21*	9.15 ± 0.20*
4	2	11.14 ± 0.40	10.33 ± 0.45	11.10 ± 0.22	11.20 ± 0.29
4	1000	7.51 ± 0.14	7.75 ± 0.22	7.63 ± 0.15	7.47 ± 0.26
Сырая биомасса корня, мг					
22	2	48.06 ± 2.77	48.57 ± 1.84	51.27 ± 3.07	67.12 ± 2.85*
22	1000	39.91 ± 1.95	38.70 ± 2.00	44.50 ± 2.55	51.23 ± 2.33*
4	2	48.06 ± 2.40	47.26 ± 2.22	46.57 ± 1.40	49.55 ± 1.98
4	1000	39.91 ± 1.95	40.58 ± 2.17	37.89 ± 2.48	31.00 ± 2.31*
Сухая биомасса корня, мг					
22	2	5.43 ± 0.38	4.79 ± 0.76	5.08 ± 0.26	6.80 ± 0.14*
22	1000	4.43 ± 0.11	4.10 ± 0.14	4.51 ± 0.25	5.06 ± 0.14*
4	2	5.43 ± 0.28	4.71 ± 0.27	4.62 ± 0.16	6.46 ± 0.16*
4	1000	4.43 ± 0.11	4.45 ± 0.31	4.69 ± 0.26	3.90 ± 0.20
Высота побега, см					
22	2	17.60 ± 0.29	18.17 ± 0.37	22.15 ± 0.47*	31.85 ± 0.58*
22	1000	13.62 ± 0.40	13.95 ± 0.46	17.23 ± 0.34*	22.90 ± 0.56*
4	2	17.60 ± 0.29	16.48 ± 0.73	18.39 ± 0.41	18.38 ± 0.44
4	1000	13.62 ± 0.40	13.74 ± 0.52	14.84 ± 0.42	15.35 ± 0.51
Сырая биомасса побега, мг					
22	2	140.41 ± 4.23	160.10 ± 5.85*	217.73 ± 6.92*	326.52 ± 13.96*
22	1000	120.45 ± 5.04	119.57 ± 4.64	166.40 ± 6.00*	217.86 ± 8.99*
4	2	140.41 ± 4.23	134.44 ± 5.23	159.85 ± 2.51*	167.78 ± 4.95*
4	1000	120.45 ± 5.04	114.44 ± 5.48	130.61 ± 2.87	133.09 ± 4.05
Сухая биомасса побега, мг					
22	2	12.78 ± 0.84	14.67 ± 0.54	18.99 ± 0.74*	30.36 ± 1.05*
22	1000	12.22 ± 0.44	12.38 ± 0.47	17.33 ± 0.83*	27.02 ± 1.27*
4	2	12.78 ± 0.84	12.24 ± 0.59	15.69 ± 0.50*	19.74 ± 1.63*
4	1000	12.22 ± 0.44	11.08 ± 0.71	14.77 ± 0.42*	16.89 ± 0.54*

Примечание. * – здесь и в табл. 3 отличия от исходных значений достоверны при $P < 0.05$.

При 4°C активность ферментов в целом была заметно ниже, чем при 22°C. При этом в корнях у проростков, находившихся в оптимальных условиях минерального питания, наблюдались разнонаправленные ее изменения. Так, активность СОД начиная с 1-х сут воздействия снижалась (по сравнению с исходной) и оставалась пониженной до конца опыта, тогда как активность ПО увеличивалась, достигая максимальных значений через 7 сут действия низкой температуры (табл. 3). В листьях активность СОД первоначально (1–3 сут) также снижалась, а активность ПО не менялась, но спустя 7 сут в листьях было зафиксировано по-

вышение активности обоих ферментов. При этом активность СОД увеличивалась в 1.3, а активность ПО – более чем в 3 раза.

В случае когда температура 4°C действовала на проростки, находившиеся в условиях избытка Zn, в корнях спустя 1 сут произошло резкое снижение (по сравнению с исходным) активности ПО при сохранении неизменной активности СОД. Однако в дальнейшем активность обоих ферментов возрастала и в корнях, и в листьях, достигая максимальных значений через 7 сут. При этом в течение всего периода действия низкой темпера-

Таблица 3. Влияние температуры на содержание МДА и активность антиоксидантных ферментов в органах пшеницы при оптимальном (2 мкМ) и высоком (1000 мкМ) содержании Zn в корнеобитаемой среде

Вариант		Значение показателя в исходной точке	Экспозиция, сут		
T, °C	Zn, мкМ		1	3	7
Содержание МДА, мкмоль/г сырой массы					
Корни					
22	2	1.24 ± 0.04	1.28 ± 0.05	1.23 ± 0.04	1.44 ± 0.07
22	1000	1.50 ± 0.04	1.64 ± 0.02*	1.40 ± 0.06	1.31 ± 0.09
4	2	1.24 ± 0.04	1.39 ± 0.09	2.11 ± 0.09*	1.89 ± 0.07*
4	1000	1.50 ± 0.04	1.75 ± 0.11*	1.99 ± 0.08*	2.40 ± 0.05*
Листья					
22	2	5.67 ± 0.16	4.40 ± 0.36*	4.55 ± 0.24*	3.97 ± 0.18*
22	1000	7.17 ± 0.08	6.61 ± 0.15*	7.07 ± 0.11	10.58 ± 0.45*
4	2	5.67 ± 0.16	5.43 ± 0.06	5.79 ± 0.23	5.89 ± 0.40
4	1000	7.17 ± 0.08	6.60 ± 0.09*	7.90 ± 0.12*	9.34 ± 0.11*
Активность СОД, усл. ед. активности/мг белка					
Корни					
22	2	4.51 ± 0.19	6.10 ± 0.21*	7.07 ± 0.31*	5.94 ± 0.11*
22	1000	4.51 ± 0.09	7.44 ± 0.27*	8.32 ± 0.16*	14.00 ± 0.53*
4	2	4.51 ± 0.19	3.78 ± 0.15*	3.56 ± 0.13*	3.68 ± 0.20*
4	1000	4.51 ± 0.09	4.31 ± 0.34	4.22 ± 0.09	5.59 ± 0.14*
Листья					
22	2	2.57 ± 0.13	2.19 ± 0.08	3.53 ± 0.21*	4.01 ± 0.25*
22	1000	2.54 ± 0.06	2.91 ± 0.05*	3.48 ± 0.26*	4.19 ± 0.08*
4	2	2.57 ± 0.13	2.26 ± 0.15	1.81 ± 0.14*	3.21 ± 0.13*
4	1000	2.54 ± 0.06	2.51 ± 0.19	2.58 ± 0.08	3.36 ± 0.16*
Активность ПО, мкмоль гваякола/(мг белка · мин)					
Корни					
22	2	12.22 ± 0.37	22.77 ± 1.57*	25.09 ± 0.75*	31.73 ± 0.92*
22	1000	22.90 ± 0.22	32.89 ± 1.10*	50.05 ± 2.10*	80.69 ± 5.07*
4	2	12.22 ± 0.37	10.44 ± 1.48	17.66 ± 0.72*	21.04 ± 1.62*
4	1000	22.90 ± 0.22	11.98 ± 0.38*	21.57 ± 1.10	27.96 ± 0.77*
Листья					
22	2	0.82 ± 0.04	1.04 ± 0.09	2.35 ± 0.19*	4.23 ± 0.06*
22	1000	0.80 ± 0.07	2.11 ± 0.09*	5.66 ± 0.30*	5.65 ± 0.45*
4	2	0.82 ± 0.04	0.80 ± 0.03	0.94 ± 0.13	2.70 ± 0.17*
4	1000	0.80 ± 0.07	1.09 ± 0.09	1.51 ± 0.15*	2.82 ± 0.11*

туры активность СОД и ПО в органах проростков, находившихся в условиях избытка Zn, была несколько выше, чем у растущих при нормальной концентрации металла.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ответная реакция растений пшеницы на действие низкой температуры существенно изменялась в зависимости от концентрации Zn в корнеобитаемой среде. При этом наблюдаемые изменения интенсивности окислительных процессов и активности ключевых антиоксидантных ферментов в подземных и надземных органах проростков также различались.

Как известно, при избытке Zn во внешней среде у растений, не являющихся аккумуляторами (накопителями) тяжелых металлов, ионы металла в основном задерживаются в корнях (Титов и др., 2007). Вследствие этого их содержание в клетках корня сильно увеличивается, что в свою очередь приводит к развитию окислительного стресса (Ли и др., 2008; Wang *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2013; Cuypers *et al.*, 2016). Однако благодаря функционирующей эффективных механизмов детоксикации металла, а также наличию общих механизмов устойчивости, в частности активизации компонентов АОС, растения были способны достаточно успешно адаптироваться к высоким концентрациям Zn (Broadley *et al.*, 2007; Титов и др., 2014; Ricachen-evsky *et al.*, 2015). В наших опытах у проростков

пшеницы в условиях избытка Zn в корнях первоначально наблюдалось заметное повышение содержания МДА, свидетельствующее об усилении интенсивности ПОЛ и развитии окислительного стресса. Но в дальнейшем при 22°C в клетках корня значительно увеличивалась активность СОД — ключевого фермента антиоксидантной защиты, который нейтрализует супероксид-радикал, преобразуя его в менее агрессивную АФК — перекись водорода, а также активность ПО, участвующей в разложении перекиси. Согласованная работа СОД и ПО, очевидно, способствовала восстановлению про- и антиоксидантного равновесия, о чем свидетельствует снижение интенсивности ПОЛ к концу опыта практически до ее уровня у контрольных растений. Отметим и то, что активизация ПО вносит свой вклад в ускорение процесса лигнификации клеточных стенок, что является одним из защитных механизмов, позволяющих растениям снизить поступление тяжелых металлов в клетки (Lux *et al.*, 2011). Об отсутствии серьезных повреждений корневой системы свидетельствует и то, что в таких условиях рост и накопление биомассы корней продолжались, хотя и несколько медленнее, чем при нормальной концентрации Zn в среде.

Сведений о реакции корневой системы растений на низкотемпературное воздействие в литературе сравнительно немного. Тем не менее известно, что, например, у растений пшеницы (Rogozin *et al.*, 2001) и табака (Попов и др., 2010) низкая закаливающая температура вызывает увеличение содержания МДА в клетках корня, т.е. усиление интенсивности ПОЛ. Предполагается, что это может быть связано с нарушением транспорта электронов в реакциях, протекающих на мембранах митохондрий, активизацией окислительных реакций в пероксисомах, ингибированием ферментов, участвующих в нейтрализации радикалов кислорода (del Rio *et al.*, 2002; Mittler, 2002; John *et al.*, 2016). В наших опытах в начальный период (1–3 сут) действия температуры 4°C содержание МДА в корнях пшеницы также увеличивалось, причем независимо от содержания Zn в корнеобитаемой среде. Однако спустя 7 сут в варианте опыта с оптимальным содержанием Zn количество продуктов ПОЛ снижалось, свидетельствуя об ослаблении окислительного стресса, тогда как в условиях избытка Zn оно продолжало возрастать.

Как следует из полученных нами данных, в корнях проростков, находящихся при оптимальной концентрации Zn во внешней среде, усиление интенсивности ПОЛ при низкой температуре происходит на фоне снижения активности СОД. Сходные данные были получены и другими авторами на растениях сои (Poznyk *et al.*, 2005) и пшеницы (Scabba *et al.*, 1998). Снижение активности СОД в таких условиях могло быть следствием ингибирующего действия низкой температуры или

связано с уменьшением содержания в клетках ее субстрата — супероксид-радикала, например, из-за замедления процесса дыхания (Гармаш, Головкин, 2009). Некоторое же уменьшение содержания МДА, наблюдаемое через 7 сут действия холода, возможно, объясняется активизацией ПО, что ранее отмечали и другие авторы (Rogozin *et al.*, 2001). О частичном восстановлении уровня метаболических процессов, нарушенного действием низкой температуры, свидетельствует и зафиксированное в этот период увеличение сухой биомассы корней.

При воздействии низкой температуры на растения, находящиеся в условиях избытка Zn в корнях, через 1 сут наблюдалось резкое снижение активности ПО. Возможно, это связано с высокой чувствительностью к холоду изоформ фермента, активизировавшихся под влиянием избытка Zn. Активность СОД при этом не менялась. Разнонаправленные изменения активности этих ферментов могли стать причиной накопления в клетках избыточных количеств перекиси водорода и усиления интенсивности ПОЛ. В дальнейшем (спустя 7 сут), несмотря на то что активность СОД и ПО в этом варианте опыта несколько увеличивалась, интенсивность окислительных процессов в клетках продолжала возрастать. По-видимому, относительно небольшое увеличение активности СОД и ПО (в 1.2 раза по отношению к исходной), наблюдаемое при одновременном действии избытка Zn и низкой температуры, было недостаточным для предотвращения развития окислительного стресса. Дополнительный негативный эффект в таких условиях могло вызывать нарушение баланса и других компонентов АОС, в частности основных низкомолекулярных антиоксидантов — аскорбата и глутатиона, как показано, например, в опытах с растениями *Arabidopsis thaliana* (Remans *et al.*, 2012). Важно, что в наших опытах в таких условиях у растений пшеницы полностью прекращался рост корневой системы и даже наблюдалось некоторое уменьшение ее биомассы по сравнению с исходной, что может быть связано с частичным отмиранием клеток корня. Все это свидетельствует о том, что совместное действие изученных стресс-факторов оказывает более сильное отрицательное влияние на корневую систему растений пшеницы по сравнению с их отдельным действием.

В листьях, как правило, накапливается значительно меньше ионов металла, чем в корнях, однако при высоких концентрациях Zn в корнеобитаемой среде в клетках листа также усиливается процесс образования радикалов кислорода. В наших опытах при избытке Zn в корнеобитаемой среде его содержание в листьях было примерно в 2 раза ниже, чем в корнях. При этом на протяжении всего опыта в клетках листа наблюдалось увеличение содержания МДА, несмотря на повыше-

ние активности СОД и ПО. Обнаруженная интенсификация ПОЛ могла быть связана со снижением пула низкомолекулярных антиоксидантов, в частности каротиноидов и восстановленного глутатиона, который, как известно, расходуется на образование комплексов с ионами металла и синтез фитохелатинов (Barrameda-Medina *et al.*, 2014). Нельзя также исключать, что увеличение содержания продуктов ПОЛ в таких условиях могло быть следствием активизации липоксигеназы – фермента, катализирующего ПОЛ, в условиях стресса, вызванного действием тяжелых металлов (Remans *et al.*, 2012; Liptáková *et al.*, 2013; Barrameda-Medina *et al.*, 2014).

Действие низкой положительной температуры независимо от содержания Zn в среде первоначально вызывало у растений торможение роста побегов, что было связано с происходящими структурно-функциональными изменениями, необходимыми для повышения холодоустойчивости растений (Титов и др., 2006). Однако в оптимальных условиях минерального питания уже через 3 сут действия температуры 4°C накопление биомассы побегов возобновлялось, свидетельствуя об успешной адаптации растений. При избытке же Zn ингибирующий эффект низкой температуры на показатели роста сохранялся до конца опыта.

Известно, что, подобно другим стрессорам, низкие температуры могут вызывать в клетках листа растений окислительный стресс. Вместе с тем было показано, что холодостойкие виды способны препятствовать повышению интенсивности ПОЛ при охлаждении (Синькевич и др., 2011, 2015; Колупаев и др., 2015). Это подтверждают и наши опыты. При воздействии температуры 4°C на растения пшеницы, находившиеся в условиях сбалансированного минерального питания, содержание МДА в листьях не менялось. При этом первоначально в клетках не наблюдалось увеличения активности СОД и ПО и только спустя 7 сут была отмечена их активизация. По-видимому, на начальных этапах холодовой адаптации окислительно-восстановительный баланс в клетках листа поддерживается за счет низкомолекулярных соединений, обладающих антиоксидантными свойствами, таких как аскорбиновая кислота, восстановленный глутатион. Значительное увеличение содержания в клетках аскорбиновой кислоты и глутатиона при действии низкой температуры наблюдали у пшеницы и ячменя (Радюк и др., 2009; Dai *et al.*, 2009; Репкина и др., 2014). Так, у ячменя уже в 1-е сут действия температуры 2°C содержание аскорбиновой кислоты и глутатиона в листьях увеличивалось в 3 и 1.3 раза соответственно (Радюк и др., 2009). У пшеницы в ответ на низкотемпературное воздействие значительно увеличивается содержание в клетках листа сахаров и пролина, которые также выполняют антиоксидантные функции (Климов и др., 2010; Keunen *et al.*,

2013; John *et al.*, 2016). Активизация же СОД и ПО при длительном (7 сут) воздействии холода, возможно, связана с необходимостью превентивной защиты клеток от окислительных повреждений в случае дальнейшего снижения температуры.

При низкой температуре в листьях растений, испытывающих действие избытка Zn, интенсивность ПОЛ увеличивалась, указывая на активизацию окислительных процессов. В это же время, как было обнаружено нами ранее, в таких условиях у пшеницы резко тормозилась скорость фотосинтеза (Казнина и др., 2019). Однако активность СОД и ПО в условиях избытка Zn при низкой температуре была примерно такой же, как при оптимальном уровне Zn или даже несколько превышала ее. Следовательно, присутствие в клетках большого количества ионов металла не оказывало негативного влияния на динамику СОД и ПО в условиях гипотермии. Повышение же содержания МДА в условиях избытка Zn при 4°C, возможно, объясняется снижением активности других ферментов, участвующих в антиоксидантной защите, таких как каталаза и аскорбатпероксидаза (Panda *et al.*, 2003; Рахманкулова и др., 2008; Wang *et al.*, 2009), или уменьшением содержания восстановленного глутатиона и аскорбата вследствие ингибирования ферментов, участвующих в их восстановлении, что наблюдали при избытке Zn (Di Vaccio *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2009; Remans *et al.*, 2012).

В целом проведенные исследования показали, что при оптимальном содержании Zn в корнеобитаемой среде действие низкой положительной температуры не вызывает усиления окислительных процессов в листьях пшеницы, а в корнях повышение интенсивности ПОЛ носит временный (транзиторный) характер. Увеличение же активности СОД и ПО в корнях и листьях, наблюдаемое через 7 сут низкотемпературного воздействия, свидетельствует об активизации антиоксидантной защиты, что необходимо для успешной адаптации растений к холоду. В отличие от этого относительно низкая активность антиоксидантных ферментов и нарушение согласованности в их работе, наблюдаемые при низкой температуре в условиях избытка Zn, а также возможное снижение в таких условиях количества неферментативных компонентов антиоксидантной системы не позволяют предотвратить развитие окислительного стресса, что неизбежно ведет к снижению способности растений к низкотемпературной адаптации.

Работа выполнена при финансовом обеспечении из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН № 0221-2017-0051 и № 0218-2019-0074.

СПИСОК ЛИТРАТУРЫ

- Гармаш Е.В., Головкин Т.К. Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 382–387.
- Казнина Н.М., Батова Ю.В., Лайдинен Г.Ф., Шерудило Е.Г., Титов А.Ф. Способность проростков озимой пшеницы к низкотемпературной адаптации в условиях избыточного содержания цинка в корнеобитаемой среде // Физиология растений. 2019. Т. 66. № 5. С. 375–383.
- Климов С.В., Бураханова Е.А., Алиева Г.П., Суворова Т.А. Способность растений закаливаться к морозу связана с особенностями CO₂-газообмена, синтезом биомассы и различных форм водорастворимых углеводов // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 2. С. 210–216.
- Колупаев Ю.Е. Антиоксиданты растительной клетки, их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений // Успехи соврем. биологии. 2016. Т. 136. № 2. С. 181–198.
- Колупаев Ю.Е., Рябчин Н.И., Вайнер А.А., Ястреб Т.О., Обозный А.И. Активность антиоксидантных ферментов и содержание осмолитов в проростках озимых злаков при закаливании и криострессе // Физиология растений. 2015. Т. 62. С. 533–541.
- Креславский В.Д., Лось Д.А., Аллахвердиев С.И., Кузнецов В.В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59. № 2. С. 163–178.
- Кузнецов В.В. Физиологические механизмы адаптации и создание стресс-толерантных трансгенных растений // Проблемы экспериментальной ботаники. VII Купревичские чтения. Минск: Тэхналогія, 2009. С. 5–78.
- Ли Т.К., Лу Л.Л., Жу Е., Гупта Д.К., Ислам Е., Янг Х.Е. Антиоксидантная система в корнях двух контрастных экотипов *Sedum alfredii* при повышенных концентрациях цинка // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 886–894.
- Полесская О.Г., Каширина Е.И., Алехина Н.Д. Изменение активности антиоксидантных ферментов в листьях и корнях пшеницы в зависимости от формы и дозы азота в среде // Физиология растений. 2004. Т. 51. С. 686–691.
- Попов В.Н., Антипина О.В., Трунова Т.И. Перекисное окисление липидов при низкотемпературной адаптации листьев и корней теплолюбивых растений табака // Физиология растений. 2010. Т. 57. С. 153–156.
- Радюк М.С., Доманская И.Н., Щербаков Р.А., Шальго Н.В. Влияние низкой положительной температуры на содержание низкомолекулярных антиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в зеленых листьях ячменя // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 193–199.
- Рахманкулова З.Ф., Федяев В.В., Абдуллина О.А., Усманов И.Ю. Формирование адаптационных механизмов у пшеницы и кукурузы к повышенному содержанию цинка // Вестн. Башкирск. ун-та. 2008. Т. 13. № 1. С. 43–46.
- Репкина Н.С., Таланова В.В., Титов А.Ф., Букарева И.В. Реакция растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на раздельное и совместное действие низкой температуры и кадмия // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Эксперим. биол. 2014. № 5. С. 133–139.
- Синькевич М.С., Кропачева Е.В., Трунова Т.И. Изменение активности супероксиддисмутазы у растений *Arabidopsis thaliana* в процессе закаливания // Новые и нетрадиционные растения и перспектива их использования. М.: ВНИИССОК, 2015. С. 157–162.
- Синькевич М.С., Нарайкина Н.В., Трунова Т.И. Процессы, препятствующие повышению интенсивности перекисного окисления липидов у холодостойких растений при гипотермии // Физиология растений. 2011. Т. 58. С. 875–882.
- Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. Тяжелые металлы и растения // Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 194 с.
- Титов А.Ф., Акимова Т.В., Таланова В.В., Топчиева Л.В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.
- Титов А.Ф., Дроздов С.Н., Кривенко С.П., Таланова В.В. О роли специфических и неспецифических реакций в процессах термоадаптации активно вегетирующих растений // Физиология растений. 1983. Т. 30. № 3. С. 544–551.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам // Ин-т биологии КарНЦ РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.
- Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // Ann. Rev. Plant Biol. 2004. V. 55. P. 373–399.
- Barrameda-Medina Y., Montesinos-Pereira D., Romero L., Blasco B., Ruiz J.M. Role of GSH homeostasis under Zn toxicity in plants with different Zn tolerance // Plant Sci. 2014. V. 227. P. 110–121.
- Beauchamp C., Fridovich I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // Anal. Biochem. 1971. V. 44. P. 276–287.
- Beck E.H., Fettig S., Kanake C., Hartig K., Bhattari T. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress // J. Biosci. 2007. V. 32. P. 501–510.
- Blasco B., Graham N., Broadley M.R. Antioxidant response and carboxylate metabolism in *Brassica rapa* exposed to different external Zn, Ca and Mg supply // J. Plant Physiol. 2015. V. 176. P. 16–24.
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. V. 72. P. 248–254.
- Broadley M.R., White P.J., Hammond J.P., Zelko I., Lux A. Zinc in plants // New Phytologist. 2007. V. 173. P. 677–702.
- Chakraborty A., Bhattacharjee S. Differential competence of redox-regulated mechanism under extremes of temperature determines growth performances and cross tolerance in two indica rice cultivars // J. Plant Physiol. 2015. V. 176. P. 65–77.

- Chen S.L., Kao C.H. Prior temperature exposure affects subsequent Cd-induced ethylene production in rice leaves // *Plant Sci.* 1995. V. 104. P. 135–138.
- Cuyppers A., Hendrix S., Amaral des Reis R., De Smet S., Deckers J., Gielen H., Jozefczak M., Loix C., Vercaempt H., Vangronsveld J., Keunen E. Hydrogen peroxide, signaling in disguise during metal phytotoxicity // *Frontiers in Plant Sci.* 2016. V. 7: 470.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00470>
- Czarnocka W., Karpiński S. Friend or foe? Reactive oxygen species production, scavenging and signaling in plant response to environmental stresses // *Free Radical Biol. Med.* 2018. V. 122. P. 4–20.
- Dai F., Huang Y., Zhou M., Zhang G. The influence of cold acclimation on antioxidative enzymes and antioxidants in sensitive and tolerant barley cultivars // *Biol. Plantarum.* 2009. V. 53. P. 257–262.
- Das K., Roychoudhury A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants // *Front. Environ. Sci.* 2014. V. 2: 53.
<https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>
- Dat J., Vandenabeele S., Vranová E., Van Montagu M., Inzé D., Van Breusegem F. Dual action of the stress active oxygen species during plant stress responses // *Cell Mol. Life Sci.* 2000. V. 57. P. 779–795.
- del Rio L.A., Corpas F.J., Sandalio L.M., Palma J.M., Gómez M., Barrozo J.B. Reactive oxygen species, antioxidant system and nitric oxide in peroxisomes // *J. Exp. Bot.* 2002. V. 53. P. 1255–1272.
- Di Baccio D., Kopriva S., Sebastiani L., Rennenberg H. Does glutathione metabolism have a role in the defence of poplar against Zn excess? // *New Phytol.* 2005. V. 167. P. 73–80.
- Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. Biochem.* 2010. V. 48. P. 909–930.
- Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // *Arch. Biochem. Biophys.* 1968. V. 125. P. 189–198.
- Hüner N.P.A., Öquist G., Sarhan F. Energy balance and acclimation to light and cold // *Trends Plant Sci.* 1993. V. 3. P. 224–230.
- Ivanov A.G., Rosso D., Savitch L.V., Stachula P., Rosembert M., Öquist G., Hurry V., Hüner N.P.A. Implications of alternative electron sinks in increased resistance of PSII and PSI photochemistry to high light stress in cold-acclimated *Arabidopsis thaliana* // *Photosynth. Res.* 2012. V. 113. P. 191–206.
- John R., Anjum N.A., Sopory S.K., Akram N.A., Ashraf M. Some key physiological and molecular processes of cold acclimation // *Biol. Plant.* 2016. V. 60. P. 603–618.
- Keunen E., Peshev D., Vangronsveld J., Van Den Ende W., Cuyppers A. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept // *Plant Cell Environ.* 2013. V. 36. P. 1242–1255.
- Koussevitzky S., Suzuki N., Huntington S., Armijo L., Sha W., Cortes D., Shulaev V., Mittler R. Ascorbate peroxidase 1 plays a key role in the response of *Arabidopsis thaliana* to stress combination // *J. Biol. Chem.* 2008. V. 283. № 49. P. 34197–34203.
- Li X., Yang Y., Jia L., Chen H., Wei X. Zn-induced oxidative damage, antioxidant enzyme response and proline metabolism in roots and leaves of wheat plants // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 2013. V. 89. P. 150–157.
- Liptáková L., Huttová J., Mistrík I., Tamás L. Enhanced lipoxygenase activity is involved in the stress response but not in the harmful lipid peroxidation and cell death of short-term cadmium-treated barley root tip // *J. Plant Physiol.* 2013. V. 170. P. 646–652.
- Lux A., Martinka M., Vaculík., White P.J. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62. P. 21–37.
- Maehly A. C., Chance B. The assay of catalase and peroxidase // *Meth. Biochem. Anal.* 1954. V. 1. P. 357–424.
- Matuszak-Slamani R., Brzostowicz A. Influence of salt stress on growth and frost resistance of three winter cereals // *Int. Agrophys.* 2015. V. 29. P. 193–200.
- Mittal D., Madhyastha D.A., Grover A. Gene expression analysis in response to low and high temperature and oxidative stresses in rice: combination of stresses evokes different transcriptional changes as against stresses applied individually // *Plant Sci.* 2012. V. 197. P. 102–113.
- Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // *Trends Plant Sci.* 2002. V. 7. P. 405–410.
- Mittler R. Abiotic stress, the field environment and stress combination // *Trends Plant Sci.* 2006. V. 11. P. 15–19.
- Panda S.K., Chaudhury I., Khan M.H. Heavy metals induce lipid peroxidation and affect antioxidants in wheat leaves // *Biol. Plant.* 2003. V. 46. P. 289–294.
- Posmyk M.M., Bailly C., Szafranska K., Janas K.M., Corbin-eau F. Antioxidant enzymes and isoflavonoids in chilled soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) seedlings // *J. Plant Physiol.* 2005. V. 162. P. 403–412.
- Remans T., Opedenacker K., Guisez Y., Carleer R., Schat H., Vangronsveld J., Cuyppers A. Exposure of *Arabidopsis thaliana* to excess Zn reveals Zn-specific oxidative stress signature // *Environ. Exp. Bot.* 2012. V. 84. P. 61–71.
- Ricachenevsky F.K., Menguer P.K., Sperotto R.A., Fett J.P. Got to hide your Zn away: molecular control of Zn accumulation and biotechnological application // *Plant Sci.* 2015. V. 236. P. 1–17.
- Rivero R.M., Mestre T.C., Mittler R., Rubio F., Garsia-Sanchez F., Martinez V. The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants // *Plant Cell Environ.* 2014. V. 37. P. 1059–1073.
- Rizhsky L., Liang H., Mittler R. The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco // *Plant Physiol.* 2002. V. 130. P. 1143–1151.
- Rizhsky L., Liang H., Shuman J., Shulaev V., Davletova S., Mittler R. When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress // *Plant Physiol.* 2004. V. 134. P. 1683–1696.
- Rogozhin V.V., Verkhoturov V.V., Kurilyuk T.T. The antioxidant system of wheat seeds during germination // *Biol. Bull.* 2001. V. 28. P. 126–133.
- Scebba F., Sebastian L., Vitagliano C. Changes in activity of antioxidative enzymes in wheat (*Triticum aestivum*)

- seedlings under cold acclimation // *Physiol. Plant.* 1998. V. 104. P. 747–752.
- Sewelam N., Oshima Y., Mitsuda N., Ohme-Takegi M. A step towards understanding plant responses to multiple environmental stresses: a genome-wide study // *Plant Cell Environ.* 2014. V. 37. P. 2024–2035.
- Silva E.N., Ferreira-Silva S.L., Fontenele A.V., Ribeiro R.V., Viégas R.A., Silveira J.A.G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants // *J. Plant Physiol.* 2010. V. 167. P. 1157–1164.
- Wang C., Zhang S.H., Wang P.F., Hou J., Zhang W.J., Li W., Lin Z.P. The effect of excess Zn on mineral nutrition and antioxidative response in rapeseed seedlings // *Chemosphere.* 2009. V. 75. P. 1468–1476.

Effect of Low Temperature on the Oxidative Processes Intensity and Antioxidant Enzymes Activity in Wheat, Under Optimal and Excess Zinc Concentration in the Root Medium

Yu. V. Batova^{1, #}, N. M. Kaznina¹, and A. F. Titov¹

¹*Institute of Biology of the Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia*

[#]*e-mail: batova@krc.karelia.ru*

The effect of a low temperature (4°C) on the intensity of lipid peroxidation and the activity of superoxide dismutase and peroxidase in the roots and leaves of *Triticum aestivum* L. winter wheat plants was studied in a laboratory condition at optimal (2 μM) and high (1000 μM) Zn concentrations in the root medium. It was found that under optimal mineral nutrition 4°C does not cause intensification of oxidative processes in wheat leaves, whereas in roots such an increase is temporary. This indicates the successful adaptation of plants to cold. It was revealed that with an excess of zinc, the action of low temperature causes an intensification of lipid peroxidation in the roots and leaves of plants, which, to a certain extent, is due to the relatively low activity of said antioxidant enzymes and incoordination in work. Detected decrease in the ability of plants to maintain the redox balance in cells under the simultaneous action of the studied stress factors leads to oxidative stress, inhibition of growth, and, as a consequence, negatively effects plants viability.

ФИЗИОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

УДК 597.554.3:591.132.05:547.56

ВЛИЯНИЕ АМОРФНОГО ФЕНОЛА И ЕГО ФРАКЦИЙ
НА АКТИВНОСТЬ ПЕПТИДАЗ КИШЕЧНИКА РЫБ

© 2021 г. В. В. Кузьмина*, А. Ф. Тарлева*. @

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
ул. Папанина, 109, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия
@E-mail: kobka_85@mail.ru

Поступила в редакцию 22.05.2020 г.

После доработки 15.06.2020 г.

Принята к публикации 15.06.2020 г.

При исследовании семи видов пресноводных костистых рыб (каrp *Cyprinus carpio* L., лещ *Abramis brama* (L.), густера *Blicca bjoerkna* (L.), плотва *Rutilus rutilus* (L.), речной окунь *Perca fluviatilis* L. и судак *Zander lucioperca* (L.)) показано, что в условиях *in vitro* эффекты аморфного фенола, а также его жидких фракций, образующихся через 12 мес. после производства, видоспецифичны и зависят от концентрации фенола и локализации пептидаз (слизистая оболочка или полость кишечника в случае химуса). Характер влияния аморфного фенола на активность пептидаз кишечника рыб значительно отличается от влияния кристаллического фенола.

DOI: 10.31857/S0002332921020077

Известно, что фенол относится к числу наиболее опасных для гидробионтов соединений, поступающих в поверхностные воды со стоками предприятий целлюлозно-бумажной, деревообрабатывающей, минеральной, химической, нефтяной и металлургической промышленности (Лукьяненко, 1967, 1983; Флеров, 1989; Clayton, Clayton, 1994; Michałowicz, Duda, 2007). Также источником фенола может быть затопленная при строительстве гидроэлектростанций древесина (Сурсыкова и др., 2011). Наличие в воде фенола в концентрациях, превышающих предельно допустимые (0.001 мг/л), негативно влияет на различные системы организма рыб: нервную, эндокринную, иммунную, репродуктивную и пищеварительную (Флеров, 1965, 1989; Waluga, 1966; Лукьяненко, 1967, 1983; Clayton, Clayton, 1994; Микряков и др., 2001; Ford *et al.*, 2001; Zaki *et al.*, 2011; Тарлева и др., 2018). Потребность в феноле значительна, поскольку он используется для получения бисфенола А (исходного вещества в производстве поликарбонатов), фенолоформальдегидных смол, синтеза ряда пестицидов и пластификаторов, капролактама, адипиновой кислоты, анилина, алкилфенолов, гидрохинона и других соединений. В последние годы фирмы вместо кристаллического фенола (КФ) поставляют аморфный фенол (АФ). Этот фенол имеет ту же формулу (C₆H₅OH), однако он значительно отличается от стандартного КФ как внешне (сплошная масса или рыхлые “глыбки” желтоватого цвета), так и способностью переходить в жидкое состояние через 12 мес. хранения при

комнатной температуре. КФ в течение многих лет сохраняет свою структуру, а температура его плавления 40.9°C (Гороновский и др., 1987). Если КФ у представителей семейств карповых Cyprinidae и шуковых Esocidae, а в ряде случаев и окуневых Percidae подавлял активность пептидаз, функционирующих в составе слизистой оболочки кишечника рыб (Кузьмина и др., 2017; Тарлева и др., 2018), то АФ в предварительных опытах у этих же видов часто вызывал стимуляцию активности пептидаз, что обусловило необходимость детальной оценки его влияния на активность этой группы ферментов.

Цель работы — изучение влияния АФ и его жидких фракций на активность пептидаз слизистой оболочки кишечника у семи массовых видов рыб России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Были исследованы лещ *Abramis brama* (L.) массой 650–750 г, густера *Blicca bjoerkna* (L.) массой 270–320 г, плотва *Rutilus rutilus* (L.) массой 300–380 г, речной окунь *Perca fluviatilis* L. массой 270–335 г и судак *Zander lucioperca* (L.) массой 480–560 г из Волжского плеса Рыбинского водохранилища, а также карп *Cyprinus carpio* L. массой 8–10 г и карась *Carassius auratus* (L.) массой 9–11 г, выращенные на прудовой базе ИБВВ РАН “Сунога”. Материал был собран в апреле–июне 2019 г. Использовали химус и гомогенаты слизистой оболочки кишечника в разведении 1 : 99 (раствор Рингера, pH 7.4).

Для оценки влияния АФ (Вектон, Россия) на активность пептидаз вначале предынкубировали 0.25 мл гомогената и 0.25 мл АФ в концентрациях 0.03–0.5 ммоль/л. Через 1 ч после начала предынкубации в пробирки добавляли 0.5 мл субстрата, и смесь инкубировали еще 30 мин. Все операции проводили при 20°C и непрерывном перемешивании. Активность пептидаз (преимущественно активность трипсина, КФ 3.4.21.4) оценивали по увеличению концентрации тирозина при 20°C (Kuz'mina *et al.*, 2019). О ферментативной активности судили по приросту продуктов реакции за 1 мин инкубации субстрата и ферментативно активного препарата с учетом фона (количество тирозина в исходном гомогенате) в расчете на 1 г сырой массы ткани, мкмоль/(г · мин). Интенсивность окрашивания определяли на фотоколориметре (КФК-2) при красном светофильтре, $\lambda = 670$ нм. Результаты были обработаны статистически с помощью стандартного пакета программ (Microsoft Office 95, приложение Excel). Степень различия между средними арифметическими и ошибкой среднего ($M \pm m$) оценивали с помощью критерия Стьюдента для малых выборок при $p < 0.05$, < 0.01 и < 0.001 .

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Влияние АФ на активность пептидаз слизистой оболочки кишечника и химуса у рыб разных видов. Степень влияния АФ на активность пептидаз слизистой оболочки кишечника и химуса у рыб разных видов различна (табл. 1). АФ во всех исследованных концентрациях значительно ингибирует активность пептидаз лишь у плотвы. На ферменты карася, густеры, карпа, окуня и судака АФ оказывает стимулирующее влияние, наиболее значительное у судака, а при максимальной концентрации АФ – у первых двух видов. При исследовании леща выявлена смена влияния: при меньших концентрациях АФ (0.03–0.13 ммоль/л) наблюдается ингибирование, при максимальной концентрации – ярко выраженная стимуляция. В случае химуса, как правило, характер влияния АФ на активность пептидаз у бентофагов (карася, леща, плотвы, густеры, карпа) сохраняется, однако у густеры наблюдается смена влияния АФ. Особо следует отметить значительное стимулирующее влияние при всех концентрациях АФ на пептидазы химуса у ихтиофага – факультативного бентофага окуня, а также ингибирующее – у типичного ихтиофага судака.

Влияние различных фракций АФ на активность пептидаз слизистой оболочки кишечника и химуса у бентофага карпа и ихтиофага судака. При переходе в жидкое состояние АФ образуются две четко различимые фракции: небольшая верхняя и в 4–5 раз бóльшая по объему нижняя фракция. Влияние этих фракций АФ на активность пептидаз

слизистой оболочки кишечника и химуса изучали на примере типичного бентофага карпа и типичного ихтиофага судака (табл. 2). Опытты показали, что верхняя фракция АФ одинаково влияет на пептидазы слизистой оболочки кишечника и химуса у карпа: при низких концентрациях наблюдается ингибирующее влияние, при более высоких – стимулирующее, особенно в случае химуса. У судака ингибирующее влияние АФ (0.03–0.25 ммоль/л) в большей мере проявляется в слизистой оболочке по сравнению с химусом, при концентрации АФ 0.5 ммоль/л сменяется стимуляцией. Нижняя фракция АФ у обоих видов рыб в большинстве случаев оказывает ингибирующее действие на активность пептидаз, особенно при низких концентрациях токсиканта.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При обсуждении результатов, касающихся влияния АФ и его растворимых фракций на активность пептидаз, важно подчеркнуть, что концентрация фенола 0.5 ммоль/л или 47.1 мг/л сопоставима с концентрациями, отмечающимися при антропогенном загрязнении водоемов (Michałowicz, Duda, 2007). Кроме того, в гастроэнтерологии модификаторные эффекты, не превышающие 15%, не рассматриваются как значимые. Следовательно, изменение ферментативной активности, не достигающее 15%, несмотря на достоверность различий, не может считаться значимым. Данные, касающиеся эффектов АФ, в ряде случаев существенно отличаются от результатов изучения влияния КФ на активность пептидаз у тех же видов рыб. Как отмечено выше, наличие КФ в тех же концентрациях, снижало активность пептидаз кишечника у представителей сем. карповых Cyprinidae и щуковых Esocidae. При этом пептидазы представителей сем. окуневых Percidae были относительно устойчивыми к действию фенола (Кузьмина и др., 2017; Тарлева и др., 2018). Действительно, лишь у плотвы все концентрации АФ вызывают значительное торможение пептидаз слизистой оболочки кишечника. У леща значимое торможение пептидаз слизистой оболочки и химуса вызывают только низкие концентрации (0.03–0.13 ммоль/л), а стимуляцию лишь концентрация 0.5 ммоль/л. У карася и карпа выявлена стимуляция пептидаз химуса при максимальной концентрации АФ, а у окуня в отличие от ранее полученных данных – при всех концентрациях АФ.

Приведенные выше данные не позволяют охарактеризовать механизмы влияния фенола на активность пептидаз, однако можно предположить, что в основе наблюдаемых эффектов лежит аллостерическая регуляция активности пептидаз. Аллостерическое регулирование может наблюдаться в тех случаях, когда субстрат-регулятор (модификатор), не будучи стерическим аналогом субстрата дан-

Таблица 1. Влияние аморфного фенола (АФ) на активность пептидаз химуса и слизистой оболочки кишечника рыб

Концентрация АФ, ммоль/л	Активность пептидаз кишечника рыб, мкмоль/(г · мин)						
	каarp	карась	плотва	густера	лещ	окунь	судак
0	4.76 ± 0.17 100	4.63 ± 0.05 100	2.10 ± 0.23 100	3.46 ± 0.15 100	5.14 ± 0.14 100	2.51 ± 0.06 100	1.13 ± 0.05 100
0.03	4.22 ± 0.09^a -12.4	4.88 ± 0.09^b +5.4	0.92 ± 0.13^b -56.3	3.54 ± 0.17 +2.5	3.13 ± 0.06^a -39.1	2.59 ± 0.12 +3.3	1.25 ± 0.06 +11.1
0.06	4.05 ± 0.24^a -14.9	4.93 ± 0.06^b +6.3	0.92 ± 0.05^b -56.3	3.50 ± 0.16 +1.3	3.97 ± 0.20 -22.8	2.80 ± 0.12^b +11.7	1.17 ± 0.00 +3.7
0.13	4.88 ± 0.21 +2.6	4.84 ± 0.14^b +4.5	0.96 ± 0.06^b -54.2	3.72 ± 0.13 +7.6	$4.09 \pm 0.0, 28$ -20.3	2.63 ± 0.09 +5.0	1.34 ± 0.06 +18.5
0.25	4.97 ± 0.20 +4.4	5.22 ± 0.05^a +12.6	1.18 ± 0.10^a -43.8	3.63 ± 0.13 +5.1	5.59 ± 0.28 +8.9	2.38 ± 0.09^a -5.0	1.42 ± 0.06^b +25.9
0.5	5.39 ± 0.09^b +13.6	6.01 ± 0.08^b +29.7	1.14 ± 0.19^a -45.8	4.42 ± 0.21^a +27.9	8.60 ± 0.28^b +67.5	2.67 ± 0.18 +6.7	1.75 ± 0.06^b +55.6
Химус							
0	4.30 ± 0.17 100	3.97 ± 0.05 100	10.50 ± 0.16 100	13.96 ± 0.10 100	2.21 ± 0.09 100	4.72 ± 0.09 100	8.06 ± 0.12 100
0.03	3.88 ± 0.12^a -9.7	4.01 ± 0.14 +1.1	11.16 ± 0.17^a +6.3	12.51 ± 0.16^b -10.3	1.42 ± 0.07^b -35.9	5.80 ± 0.12^b +23.0	6.55 ± 0.12^b -18.7
0.06	4.13 ± 0.09 -3.9	4.22 ± 0.09^b +6.3	8.66 ± 0.17^b -17.5	12.60 ± 0.16^b -9.7	1.46 ± 0.07^b -34.0	6.68 ± 0.08^b +41.6	6.85 ± 0.08^b -15.0
0.13	4.88 ± 0.16^a +13.6	4.26 ± 0.06^b +7.4	9.71 ± 0.06 -7.5	12.12 ± 0.10^b -13.2	1.73 ± 0.06^b -21.7	6.89 ± 0.14^b +46.0	6.30 ± 0.09^b -21.8
0.25	5.47 ± 0.23^b +27.2	4.34 ± 0.24 +9.5	9.76 ± 0.25^b -7.1	12.25 ± 0.25^b -12.2	2.05 ± 0.09^a -7.6	6.64 ± 0.14^b +40.7	6.47 ± 0.05^b -19.7
0.5	5.51 ± 0.24^b +28.2	5.14 ± 0.12^b +29.5	11.90 ± 0.16^a +13.3	11.42 ± 0.13^b -18.2	2.30 ± 0.09^b +3.8	6.97 ± 0.09^b +47.8	6.26 ± 0.20^b -22.3

Примечание. Над чертой – ферментативная активность. а – различия между опытом и контролем достоверны при $p < 0.05$, б – при $p < 0.01$, в – при $p < 0.001$. Под чертой – изменение активности пептидаз, % контроля, принятого за 100%; для табл. 1 и 2.

ного фермента, может связываться с ним в центре, пространственно не совпадающем с активным центром, вызывая изменение конфигурации и, как следствие, его активности (Jacob, Monod, 1961; Monod *et al.*, 1965). При этом известно, что такие мембранные ферменты, как аминокатаза, являются амфипатическими, причем гидрофильная часть молекулы выполняет каталитические функции, гидрофобная – якорные (Louvard *et al.*, 1975). Последняя также участвует в поддержании оптимальной конформации фермента и регуляции свойств гидрофильной части фермента (Уголев, 1972; Membrane ..., 1989).

Кроме того, важно отметить, что наименьшие из исследованных нами концентраций АФ и образующихся из него жидких фракций (0.03 и 0.06 ммоль/л

или 2.9 и 5.9 мг/л соответственно) значительно ниже концентрации КФ (12.5 мг/л), вызывающей резкое торможение условнорефлекторной деятельности у гуппи *Lebistes reticulatus* в условиях хронического эксперимента (Матей, 1970). Также известно, что КФ в сублетальной концентрации (3 мкг/л) вызывает патологические изменения структуры и ультраструктуры мезонефроса у серебряного карася *Carassius auratus* (Флерова (Назарова), Заботкина, 2012). Не исключено, что в условиях *in vivo* АФ и его жидкие фракции могут оказывать не только прямое, но и опосредованное влияние на синтез и активность пептидаз, поскольку фенол и его производные действуют не только на пищеварительную, но и на другие системы организма, а также на метаболизм рыб (Тарлева и др., 2018).

Таблица 2. Влияние различных фракций аморфного фенола (АФ) на активность пептидаз слизистой оболочки кишечника (1) и химуса (2) рыб

Фракция АФ	Активность пептидаз кишечника рыб, мкмоль/(г · мин)					
	0*	0.03	0.06	0.13	0.25	0.5
Карп						
Верхняя (1)	4.84 ± 0.10 100	4.76 ± 0.11 -1.7	4.72 ± 0.12 +2.3	5.76 ± 0.28 +19.0	5.59 ± 0.18^b +15.5	6.1 ± 0.18^b +24.1
Нижняя (1)	6.52 ± 0.17 100	4.77 ± 0.10^b -26.9	5.51 ± 0.06^b -15.4	5.43 ± 0.23^b -16.8	6.04 ± 0.18 -7.4	7.39 ± 0.24^b +13.4
Верхняя (2)	1.02 ± 0.10 100	0.88 ± 0.09 -14.3	1.46 ± 0.14^a +42.9	1.75 ± 0.12^b +71.4	1.88 ± 0.21^a +83.7	1.92 ± 0.12^b +87.8
Нижняя (2)	2.00 ± 0.08 100	1.50 ± 0.08^b -25.0	1.21 ± 0.12^b -39.6	1.34 ± 0.16^a -33.3	1.42 ± 0.21^b -29.2	1.38 ± 0.09^b -31.3
Судак						
Верхняя (1)	3.15 ± 0.13 100	2.45 ± 0.06^b -22.2	2.32 ± 0.15^b -26.4	2.01 ± 0.17^b -36.1	2.54 ± 0.19^a -19.4	5.34 ± 0.06^b +69.4
Нижняя (1)	1.88 ± 0.22 100	1.40 ± 0.25 -25.6	1.09 ± 0.05^a -14.0	2.14 ± 0.15 +14.0	2.45 ± 0.20 +30.2	2.93 ± 0.32^b +55.8
Верхняя (2)	12.51 ± 0.12 100	10.19 ± 0.22^b -18.5	10.76 ± 0.27^b -14.0	11.73 ± 0.16^b -6.3	11.77 ± 0.21^a -5.9	15.31 ± 0.97^b +22.4
Нижняя (2)	12.51 ± 0.10 100	10.46 ± 0.21^b -16.4	10.19 ± 0.22^b -14.3	11.46 ± 0.65 -8.4	11.81 ± 0.19^a -5.8	13.84 ± 0.26^b +10.5

Примечание. * – концентрации АФ, ммоль/л.

Таким образом, степень воздействия АФ в условиях *in vitro* зависит от вида рыб, а также от локализации фермента (слизистая оболочка или полость кишечника в случае химуса). АФ в концентрациях 0.03–0.5 ммоль/л значительно снижает активность пептидаз слизистой оболочки кишечника у плотвы. У леща торможение активности пептидаз слизистой оболочки и химуса вызывают только низкие концентрации АФ (0.03–0.13 ммоль/л). У карася и густеры выявлена стимуляция активности пептидаз слизистой и химуса при максимальной концентрации АФ, у окуня при всех концентрациях АФ лишь в случае химуса. При исследовании судака отмечена стимуляция активности пептидаз слизистой при концентрациях 0.13–0.5 ммоль/л и торможение активности пептидаз химуса во всем диапазоне исследованных концентраций АФ. Предполагается, что в условиях *in vivo* АФ и образующиеся при его переходе в жидкое состояние фракции помимо прямого влияния могут оказывать опосредованное действие на активность пептидаз кишечника рыб.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690102-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гороновский И.Т., Назаренко Ю.П., Некряч Е.Ф. Краткий справочник по химии. Киев: Наук. думка, 1987. 829 с.
- Кузьмина В.В., Тарлева А.Ф., Грачева Е.Л. Влияние различных концентраций фенола и его производных на активность пептидаз кишечника рыб // Биология внутр. вод. 2017. № 2. С. 104–111.
- Лукияненко В.И. Токсикология рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1967. 320 с.
- Лукияненко В.И. Общая ихтиотоксикология. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. 320 с.
- Матей В.Е. Влияние субтоксических концентраций фенола на условнорефлекторную деятельность гуппи // Гидробиол. журн. 1970. Т. 6. № 3. С. 100–103.
- Микряков В.Р., Балабанова П.В., Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Попов А.В., Силкина Н.И. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М.: Наука, 2001. 126 с.
- Сурсякова В.В., Бондарева Л.Г., Бурмакина Г.В., Рубайло А.И. Новые подходы к выявлению источников поступления фенолов в поверхностные водоемы // Доклады РАН. 2011. Т. 441. № 6. С. 767–770.
- Тарлева А.Ф., Шептицкий В.А., Кузьмина В.В. Реакция различных систем организма рыб на фенол и его производные (обзор) // Проблемы биологии про-

- дукт. животных. 2018. № 4. С. 27–44.
<https://doi.org/10.25687/1996-6733.prodanimbiol.2018.3.27-44>
- Уголев А.М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л.: Наука, 1972. 358 с.
- Флеров Б.А. Влияние малых концентраций фенола на двигательную, пищевую активность и прирост живого веса карасей // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. № 1(34). С. 164–167.
- Флеров Б.А. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. 144 с.
- Флерова (Назарова) Е.А., Заботкина Е.А. Токсическое действие сублетальных концентраций фенола и нафталина на мезонефрос серебряного карася // Токсикол. вестн. 2012. № 4. С. 49–51.
- Clayton G.D., Clayton F.E. Patty's industrial hygiene and Toxicology. N.Y.: John Wiley & Sons inc., 1994. 132 p.
- Ford M.D., Delaney K.A., Ling L.J., Erickson T. Clinical Toxicology. Philadelphia: W.B. Saunders Comp., 2001. 753 p.
- Jacob F., Monod J. On the regulation of gene activity // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1961. V. 26. P. 193–211.
- Kuz'mina V.V., Skvortsova E.G., Shalygin M.V. Role of peptidases of the enteric microbiota and prey in temperature adaptations of the digestive system in boreal carnivorous fish // Inland Water Biol. 2019. V. 12. № 2. P. 231–239.
- Louvard D., Maroux S., Vannier C., Desnuelle P. Topological studies on the hydrolases bound to the intestinal brush membrane. 1. Solubilization by papain and triton x-100 // Biochim Biophys Acta. 1975. V. 375. № 1. P. 236–248.
- Membrane digestion. New facts and concepts / Ed. Ugolev A.M. Moscow: Mir Publ., 1989. 288 p.
- Michałowicz J., Duda W. Phenols – sources and toxicity // Polish J. Environ. Stud. 2007. V. 16. № 3. P. 347–362.
- Monod J., Wyman J., Changeux J.-P. On the nature of allosteric transitions: A plausible model // J. Mol. Biol. 1965. V. 12. № 1. P. 88–118.
- Waluga D. Phenol-induced changes in the peripheral blood of the breams (*Abramis brama* L.) // Acta Hydrobiol. 1966. V. 8B. P. 87–95.
- Zaki M.S., Fawzi O.M., Shalaby S.I. Phenol toxicity affecting hematological changes in cat fish // Life Sci. J. 2011. V. 8. № 2. P. 244–248.

Influence of Amorphous Phenol and Its Fractions on the Activity of Fish Intestinal Peptidases

V. V. Kuzmina¹ and A. F. Tarleva^{1, #}

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, pos. Borok, Nekouz district, Yaroslavl region, 152742 Russia*

[#]*e-mail: ko6ka_85@mail.ru*

In the study of 7 species of freshwater bony fish: carp *Cyprinus carpio* L., bream *Abramis brama* (L.), white bream *Blicca bjoerkna* (L.), rouch *Rutilus rutilus* (L.), perca *Perca fluviatilis* L. sander *Zander lucioperca* (L.) and, it was shown that *in vitro* the effects of amorphous phenol, as well as its liquid fractions, formed after 12 months after production, are species-specific and depend on the concentration of phenol and the localization of peptidases.

УДК 576.312.37:599.33

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕРХНИХ КОРЕННЫХ ЗУБОВ И МИТОХОНДРИАЛЬНАЯ ФИЛОГЕОГРАФИЯ СОНИ-ПОЛЧКА *Glis glis* L. (Gliridae) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И КАВКАЗА

© 2021 г. Ю. В. Попова*, О. О. Григорьева*[@], Д. М. Кривоногов**, А. В. Щегольков**, В. В. Стахеев***, В. Б. Сычева*, В. Н. Орлов*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

**Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (Арзамасский филиал), ул. Карла Маркса, 36, Арзамас, 607220 Россия

***Федеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН, просп. Чехова, 41, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

[@]E-mail: grig@sevin.ru

Поступила в редакцию 18.03.2019 г.

После доработки 25.07.2019 г.

Принята к публикации 25.07.2019 г.

С использованием одного из методов геометрической морфометрии впервые показаны достоверные различия формы верхних коренных зубов полчка *Glis glis* L. Восточной Европы и Кавказа. Показано сходство этих длительно изолированных популяций по митохондриальному гену цитохрома *b* (*cytb*). Предположено, что более быстрые темпы изменений морфологических структур по сравнению со случайными заменами в последовательностях гена *cytb* можно объяснять экологическими особенностями вида.

DOI: 10.31857/S0002332921010100

Современный ареал полчка охватывает Западную Европу и небольшие участки сохранившихся широколиственных лесов Восточной Европы (на востоке до Волги) (Россолимо и др., 2001) и отделен от ареала полчка в лесном поясе Большого Кавказа широкой зоной степей. Балканский участок ареала полчка соединялся в голоцене с кавказским узкой полосой вдоль южного берега Черного моря, а современный разрыв ареала вызван антропогенным сведением широколиственных лесов (Helvasi *et al.*, 2012).

Популяции полчка характеризуются настолько низкой изменчивостью митохондриального гена *cytb*, что географически удаленные популяции Западной Европы, Поволжья (Жигули) и Восточной Турции имеют только один гаплотип Нар02 (Hürner *et al.*, 2010). Поэтому можно предположить, что ареал полчка сформировался относительно недавно, в последние 10 тыс. лет голоцена, и замены пар нуклеотидов гена *cytb* не успели накопиться.

Оказалось, что такому предположению противоречат обнаруженные диагностические различия форм коренных зубов полчков Южных Балкан и Восточной Турции. Зона вторичного контакта этих морфологических форм восточнее прол. Босфор указывает на существование кав-

казского плейстоценового рефугиума полчка в последнее ледниковье (Helvasi *et al.*, 2012). Очевидно, некоторые морфологические структуры у этого вида изменяются быстрее, чем накапливаются случайные замены нуклеотидов гена *cytb*.

В таком случае можно ожидать и морфологических различий между географически изолированными полчками Кавказа и Восточной Европы. Но каких-либо различий полчков Восточной Европы и Кавказа до сих пор не было известно. С.И. Огнев отмечал удивительное сходство размеров и окраски географически далеких полчков Русской равнины и некоторых регионов Кавказа, в частности “западной и центральной части Северного Кавказа, а также Южной Осетии”, которых относил к номинативному подвиду Словении (Огнев, 1947).

Цель работы — реконструкция сложной истории формирования современных популяций полчка на основе результатов сопоставления морфометрических особенностей коренных зубов и последовательностей митохондриального гена *cytb* полчков Восточной Европы и Кавказа.

Таблица 1. Характеристика оригинального материала и нуклеотидных последовательностей гена *cytb* полчка *Glis glis* и использованных для сравнения данных из GenBank

Географический локалитет (номер на рис. 1)	Гаплотип	Код образца	№ в GenBank	Замены	
				390	504
Оригинальные образцы					
Нижегородская обл., Старая Пустынь (55°39.504' с.ш., 43°36.366' в.д.) (1)	HapA	GG A8	MK335777	C	T
	HapA	GG A9	MK335777	C	T
	HapA	GG A10	MK335777	C	T
	HapA	GG A11	MK335777	C	T
	HapA	GG A12	MK335777	C	T
Краснодарский край, Адыгея, Даховская (44°10.58' с.ш., 40° 08.48' в.д.) (3)	HapC	GG19	KF699242	T	C
	Hap02	GG20	KF699243	T	C
	Hap02	GG21	KF699243	T	C
Карачаево-Черкессия, Новая Теберда (43°42.567' с.ш., 41°54.209' в.д.) (4)	Hap02	GG51	KF699243	T	C
	Hap02	GG53	KF699243	T	C
Краснодарский край, Шаумян (44°17.773' с.ш., 39°18.636' в.д.) (5)	Hap02	GG55,	KF699243	T	C
	Hap02	GG56	KF699243	T	C
Краснодарский край, Б. Псеушхо (44°04.968' с.ш., 39°19.711' в.д.) (6)	Hap02	GG55,	KF699243	T	C
	Hap02	GG56	KF699243	T	C
Образцы из GenBank					
Самарская обл., Жигули (Hürner <i>et al.</i> , 2010) (2)	Hap02	GgR	Нет образцов	T	C
Польша (Moska, 2016)	Hap02	GG1	KM061382	T	C
Польша (Moska, 2016)	GG2	GG2	KM061383	T	C
Англия (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap16	GgT	FM160665	T	C
Франция (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap04	GgF	FM160654	T	C
Испания, Турция (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap02	EBD	FM160652	T	C
Испания (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap03	GgE	FM160653	T	C
Италия, Сицилия (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap13	GgI	FM160661	C	C
Италия, Сицилия (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap14	GgI	FM160662	C	C
Иран (Naderi <i>et al.</i> , 2010)	HapPel1	Pel1	KF931110	T	C
Иран (Naderi <i>et al.</i> , 2010)	HapNour1	Nour1	KF931111	T	C
Иран (Naderi <i>et al.</i> , 2010)	HapNour2	Nour2	KF931112	T	C

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Были исследованы коренные зубы 92 экземпляров полчка из коллекции Зоологического музея МГУ пяти выборок: 1) Карпаты (Закарпатская и Черновицкая области Украины) $n = 20$ (9 самцов и 11 самок); 2) Восточно-Европейская равнина (Киевская обл. Украины, Беловежская Пушча Белоруссии, Брянская, Московская, Тамбовская и Самарская области, Республика Татарстан, $n = 13$ (7 самцов и 6 самок); 3) Западный Кавказ, Краснодарский край, Кавказский государственный природный биосферный заповедник, $n = 19$ (11 самцов и 8 самок); 4) Восточный Кавказ, Дагестан, Хасавюртовский р-н, $n = 20$ (9 самцов и 11 самок); 5) Закавказье, Кубинский и Закаталь-

ский районы Азербайджана, Южная Осетия, $n = 20$ (12 самцов и 8 самок) (табл. 1, рис. 1).

Учитывалась степень стертости зубов и принимались во внимание данные о времени (месяце) отлова. Для анализа были выбраны черепа приблизительно одновозрастных животных первого года жизни, добытых в июле–августе, с точечными обнажениями дентина на вершинах гребней моляров. Приблизительно равное соотношение самцов и самок в каждой выборке нивелировало возможный половой диморфизм.

В качестве переменных использовали линейные промеры длины (L) и ширины (W) снашивающихся поверхностей M^1 и M^2 и индекс LM^1/LM^2 , а также центроидный размер (CS). Промеры длины и ширины коронок зубов взяты под микроскопом Кей-

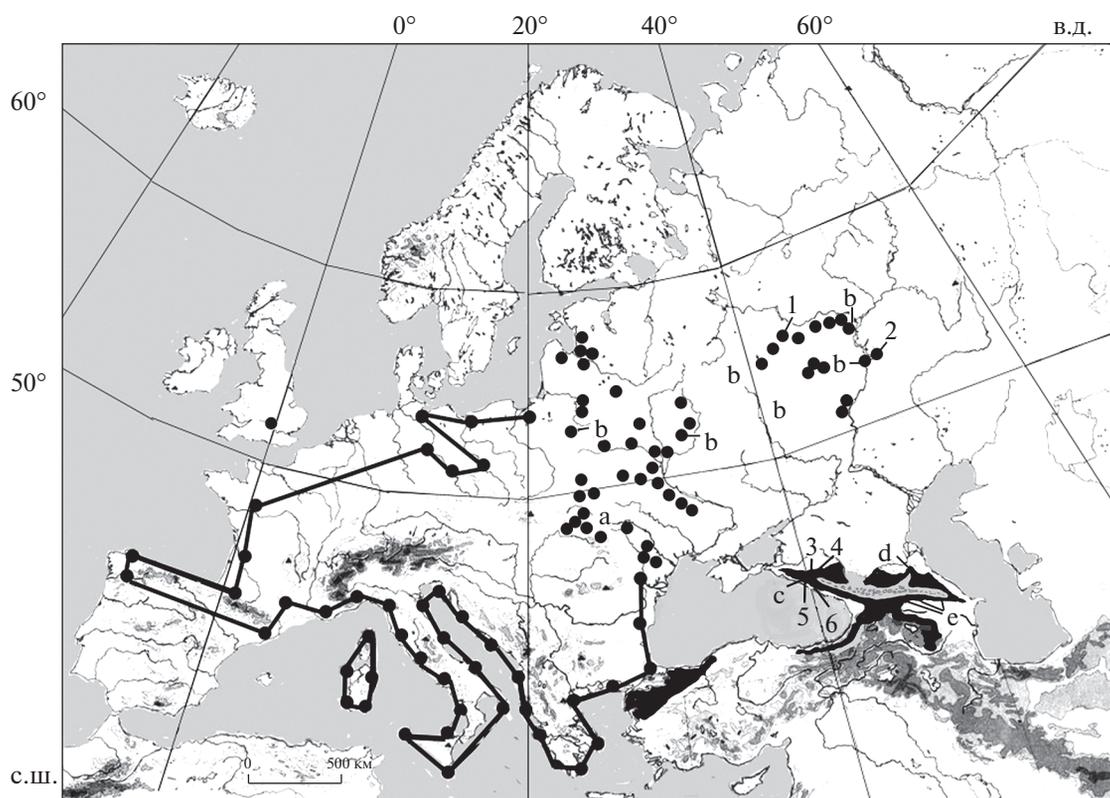


Рис. 1. Границы ареала полчка в Западной Европе (Storch, 1978), распространение в Восточной Европе во второй половине XX в. (Лихачев, 1976), на Кавказе (Шидловский, 1976) и в Малой Азии (Helvacı *et al.*, 2012). Буквами показаны места происхождения выборок коллекционных экземпляров: а – Карпаты, b – Восточно-Европейская равнина, с – Западный Кавказ, d – Восточный Кавказ, e – Закавказье; 1–6 – места происхождения молекулярных образцов из Поволжья и Западного Кавказа (табл. 1).

еписе VHX-1000 на верхних молярах левого ряда с вентральной стороны черепа, как это принято в палеонтологических работах по соням (Daams, 1981). Череп располагали под окуляром микроскопа так, чтобы поверхность зубов была параллельна фокальной плоскости окуляра микроскопа. С помощью экранного дигитайзера TPSDig размещали 18 меток (Landmarks) на окружностях сходящихся поверхностей M^1 и M^2 (рис. 2). Линейные дистанции между метками определяли в программе VHX-1000 Software с точностью до 1 мк. Для уменьшения ошибки расстановки меток на объектах процедуру описания формы проводили 2 раза с перерывом между повторами и использовали среднее значение двух повторов.

Выравнивание объектов относительно усредненной (консенсусной) конфигурации выполняли прокрустовым анализом General Procrustes Analysis (GPA). В результате для каждого объекта (черепа) были получены стандартизованные размеры (CS), которые представляют собой дистанции (D^2) между каждой меткой объекта и меткой усредненной конфигурации, являющейся средним значением выборки (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Klingenberg, 2011), которое

рассчитывали стандартными методами с использованием программы MorphoJ (Klingenberg, 2011).

В связи с тем что музейные выборки могли быть неоднородны по составу, так как содержали черепа животных, отловленных в разные годы и в разных локалитетах, мы протестировали каждую выборку на соответствие модели нормального распределения методом Шапиро–Уилка (W). Тест Шапиро–Уилка выявил для всех пяти выборок нормальное распределение по длине и ширине M^1 и M^2 ($W = 0.628–0.987$, $p < 0.05$) и CS ($W = 0.590–0.968$, $p < 0.05$).

Для анализа мтДНК использовали луковицы волос и кусочки уха 12 полчков из 9 географических локалитетов. Для сравнения были взяты также 8 последовательностей гена *cytb* этого вида из GenBank (табл. 1, рис. 1). Тотальную ДНК выделяли по стандартной методике путем лизиса ткани печени протеиназой K в присутствии додецилсульфата натрия (SDS) с последующей депротеинизацией смесью фенол-хлороформа и осаждением ДНК. Для амплификации были использованы универсальные праймеры *cytb* H15915 (5'-AACTGCAGT-CATCTCCGGTTTACAAGAC-3'), L14724 (5'-CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG-3')

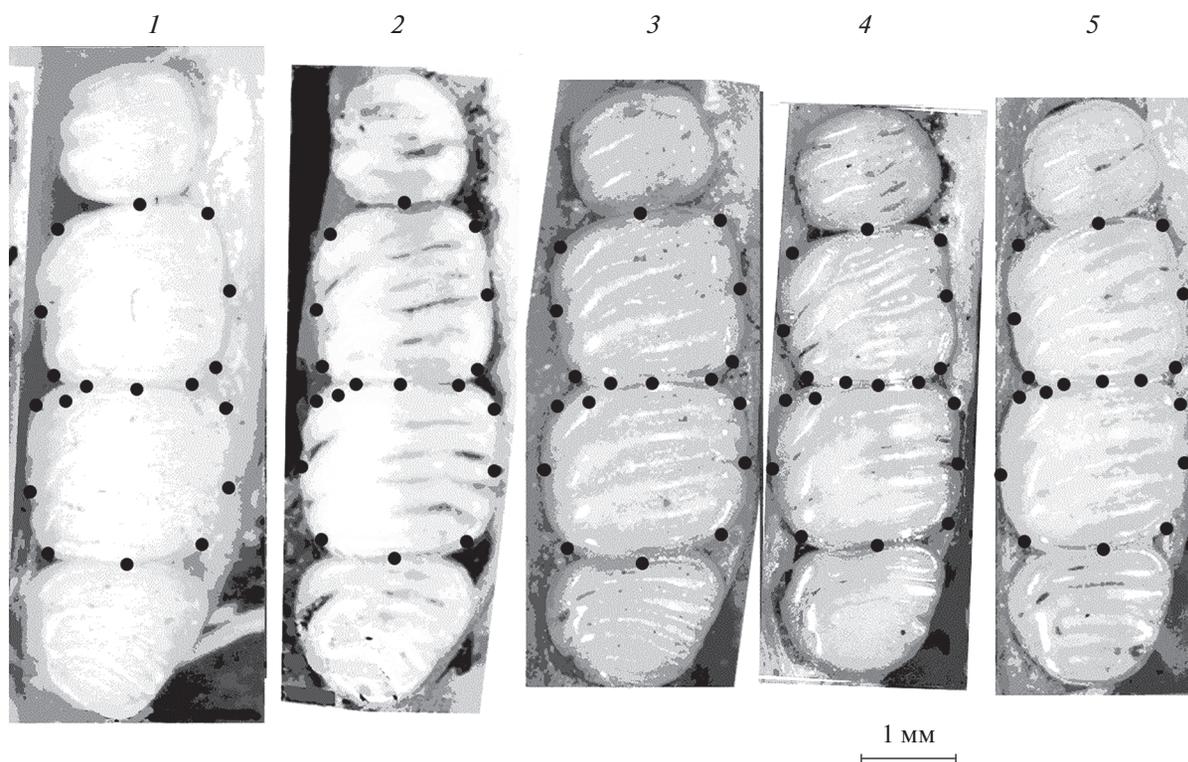


Рис. 2. Верхние коренные зубы полчков. 1 – Карпаты, Украина (S-67625); 2 – Беловежская Пуша, Белоруссия (S-25778); 3 – Кавказский гос. природный биосферный заповедник, Западный Кавказ (S-93570); 4 – Бассейн Терека, Дагестан, Восточный Кавказ (S-25757); 5 – Закавказье (S-82787). Точками обозначены метки (Landmarks).

(Kocher *et al.*, 1989) и специфичные для полчка FGLIS1 (5'-CAGCTTGATGAAACTTTGG-3'), RGLIS1 (5'-CCAATTCATGTGAGGGTG-3') (Hürner *et al.*, 2010). Амплификация проводилась на оборудовании “Терцик” (ДНК-Технология, Россия) с использованием следующего протокола: начальная денатурация 3 мин при 94°C, следующие 35 циклов – 30 с при 94°C, 30 с при 50°C, 60 с при 72°C, в завершение – финальная элонгация 5 мин при 72°C. Длина исследованных последовательностей гена *cytb* составила 691 пар нуклеотидов (п.н.). Полученные последовательности были депонированы в GenBank, а также сравнивались с образцами из GenBank.

Филогенетический анализ основывался на методе максимального сходства (ML) при использовании трехпараметрической модели Тамуры (ТЗР) и 1000 бутстрэп-выборок. Для обработки данных использовали программы MEGA, PHYLML, JMODELTEST (выбрана модель HKY+I, $p\text{-inv} = 0.512$), FIGTREE. Медианная сеть гаплотипов гена цитохрома *b* была построена с использованием программного обеспечения POPART v. 1.7. Вычисление *p*-дистанций проводили с помощью программного обеспечения MEGA на основании метода Distance Estimation (при числе бутстрэп-реплик 1000). В качестве внешней группы на филогенетическом дереве была использована после-

довательность гена *cytb* *Mus musculus* (LC325154). Нумерацию нуклеотидов проводили относительно полной длины гена.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полчки Восточно-Европейской равнины и Карпат сходны с полчками Западного Кавказа и характеризуются более крупными коренными зубами (по длине и ширине снашивающей коронки) в отличие от полчков Восточного Кавказа и Закавказья (табл. 2, рис. 3). Полчки Западного Кавказа достоверно отличаются от полчков Восточной Европы только по длине коронки М¹, а от полчков Восточного Кавказа – по всем 6 промерам коренных и по 4 промерам из 6 от полчков Закавказья. Полчки Восточного Кавказа и Закавказья отличаются только по одному промеру (табл. 3).

По форме снашивающейся поверхности верхних коренных зубов исследованные выборки достаточно хорошо распределяются на две группы: полчков Восточной Европы (включая Карпаты) и Кавказа. Для полчков Восточной Европы и Карпат характерна равная длина коронок М¹ и М², но М² шире М¹. В выборках Кавказа коронка М² не только шире, но и длиннее М¹ (табл. 2). Это раз-

Таблица 2. Промеры (мм) и индексы коронок M^1 и M^2 выборок полчка

Промеры, индексы	Карпаты		Восточно-Европейская равнина		Западный Кавказ		Восточный Кавказ		Закавказье	
	<i>N</i>	$M \pm m$	<i>N</i>	$M \pm m$	<i>N</i>	$M \pm m$ (lim)	<i>N</i>	$M \pm m$ (lim)	<i>n</i>	$M \pm m$ (lim)
LM ¹	20	1.92 ± 0.02	13	1.88 ± 0.03	19	1.78 ± 0.04	20	1.60 ± 0.01	20	1.63 ± 0.02
B _г M ¹	20	1.92 ± 0.02	13	1.87 ± 0.04	19	1.95 ± 0.05	20	1.77 ± 0.01	20	1.84 ± 0.02
LM ²	20	1.92 ± 0.02	13	1.91 ± 0.04	19	1.86 ± 0.05	20	1.66 ± 0.01	20	1.71 ± 0.02
B _г M ²	20	2.11 ± 0.03	13	2.06 ± 0.04	19	2.10 ± 0.06	20	1.93 ± 0.02	20	2.01 ± 0.03
LM ¹ /LM ²	20	1.00 ± 0.01	13	0.99 ± 0.01	19	0.96 ± 0.01	20	0.96 ± 0.01	20	0.95 ± 0.01
CS	20	800 ± 8	13	799 ± 15	19	886 ± 10	20	924 ± 15	20	924 ± 6

Примечание. *N* – количество образцов, *M* – среднее значение, *m* – ошибка среднего.

личие заметно по соотношению длин коронок M^1 и M^2 (LM¹/LM²) в выборках Кавказа и Восточной Европы (табл. 2, рис. 4).

Отмеченные различия формы снашивающейся поверхности коронок коренных зубов у полчков Восточной Европы и Кавказа отражает показатель CS. По этому показателю выборки с Восточно-Европейской равнины и Карпат достоверно отличаются от трех выборок Кавказа (табл. 1, рис. 5). Очевидно, более крупные размеры коронок полчков Западного Кавказа не влияют на характеристики формы снашивающихся коронок. Несовпадение линейных размеров коренных зубов и CS, скорее всего, связано с особенностями последней переменной, которая представляет собой размер объек-

та в целом, а не отдельные линейные показатели, и поэтому характеризует форму объекта (Павлинов, Микешина, 2002). CS коррелирует с линейными размерами объекта только при больших различиях последних. Эти вопросы обсуждались ранее (Zelditch *et al.*, 2004).

Филогеографические данные показали, что полчки Кавказа и Восточной Европы не имеют значительных отличий в гене *cytb* и кластеризуются в ранее обозначенной европейской кладе вместе с полчками из Германии, Франции, Бельгии, Испании, Италии, Швейцарии, Польши, Турции (Hürner *et al.*, 2010; Moska *et al.*, 2016). Стоит обратить внимание на то, что данная филогруппа достаточно гомогенна (внутригрупповые *p*-дистанции $0.23 \pm 0.08\%$) по сравнению, например, с группой подвидового ранга из Южной Италии ($2.40 \pm 0.8\%$) (Hürner *et al.*, 2010).

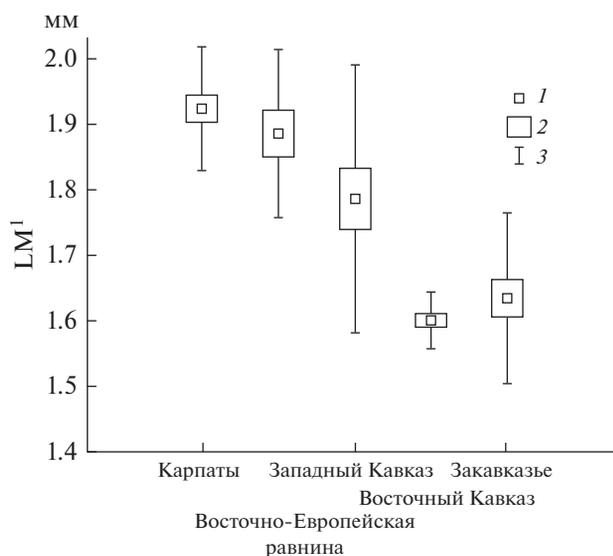


Рис. 3. Различия выборок полчка по длине M^1 . Диаграммы сравнения средних (mean) значений и диапазоны SE и SD. 1 – Mean, 2 – Mean ± SE, 3 – Mean ± SD; для рис. 3–5.

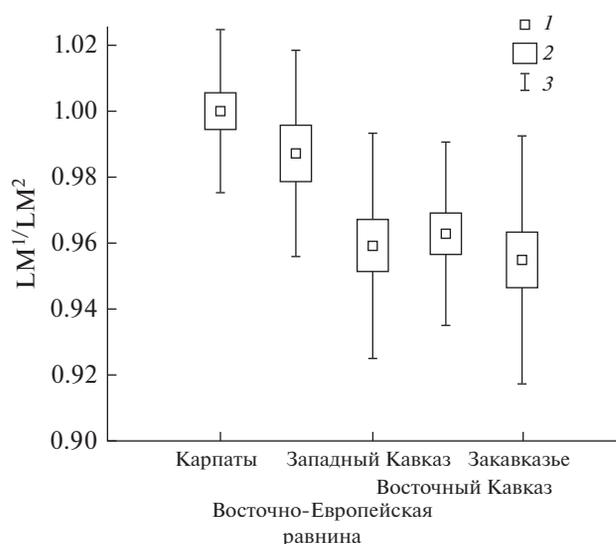


Рис. 4. Различия выборок полчка по соотношению длин M^1/M^2 .

Таблица 3. Достоверность различий (*t*) абсолютных значений и индексов коронок M¹ и M² сравниваемых выборок полчка

Промеры, индексы	Карпаты и Восточно-Европейская равнина—Западный Кавказ	Западный Кавказ—Восточный Кавказ	Западный Кавказ—Закавказье	Восточный Кавказ—Закавказье
LM ¹	2.88218*	3.96675*	2.75846*	-1.02287
BrM ¹	-0.97544	3.39199*	1.86531	-1.84898
LM ²	0.97909	3.82647*	2.60779*	-1.53433
BrM ²	-0.09371	3.01068*	1.43060	-2.06071*
SM ¹	0.67997	3.68997*	2.33588*	-1.48756
SM ²	0.23376	3.43329*	2.08709*	-1.81736
LM ¹ /LM ²	4.70320*	-0.32564	0.38031	0.71007
SM ¹ /SM ²	1.18075	0.55730	1.05372	0.69064
CS	-6.64236*	-2.02948*	-3.08937*	0.19241

Примечание. * – достоверные значения *t* (*p* < 0.05).

Различия сошь Восточной Европы и Кавказа оказались незначительными (*p*-dist = 0.3 ± 0.2%); полчки Кавказа характеризуются преимущественно распространенным европейским гаплотипом Нар02. Однако мы обнаружили две фиксированные синонимичные замены, отличающие сошь Нижегородской обл. (в том числе и от полчков Самарского региона, Жигули) в позициях 390 (замена С/Т) и 504 (Т/С). Данные замены не отмечены у других представителей вида (табл. 1, рис. 6).

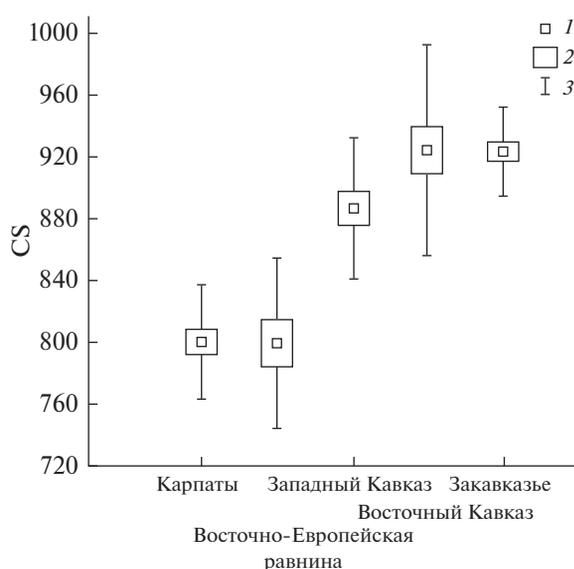


Рис. 5. Различия выборок полчка по размерной компоненте CS коренных зубов M¹ и M².

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами данные указывают на достоверные различия форм снашивающихся поверхностей коренных зубов (M¹ и M²) полчков Восточной Европы и всех трех исследованных выборок Кавказа. При этом полчки Западного Кавказа, близкие по размерам коренных зубов к полчкам Восточной Европы, по форме коренных зубов сходны с более мелкими полчками Восточного Кавказа и Закавказья.

Морфологические различия полчков Восточной Европы и Кавказа могли быть следствием их длительной изоляции и существования на Кавказе плейстоценового рефугиума. Современное распространение полчка на Русской равнине дает слабое представление о его возможном историческом ареале в голоцене из-за почти полного уничтожения на Русской равнине первичных липово-дубовых лесов. Судя по восстановленному ареалу таких лесов на Русской равнине (Национальный ..., 2011), южный край ареала полчка мог проходить южнее верховий Оки, далее в верховьях Дона (по 53° с.ш.), а восточнее охватывал бассейны Цны, Мокши и Суры (на юг до 50° с.ш.). Следовательно, в голоцене широкая зона степей отделяла ареал полчка на Русской равнине от лесного пояса Кавказа. Встречающиеся иногда в литературе упоминания о том, что в теплые периоды голоцена широколиственные леса доходили до Черного моря, относятся к западному побережью, устьям Дуная и Южного Буга (Кожаринов, 2006).

Степная фауна мелких млекопитающих была характерна для юга Русской равнины (50–52° с.ш.) и в предыдущее теплое Микулинское межледниковье (Riss–Wurm, Eems, 70–100 тыс. л. н.) (Марко-

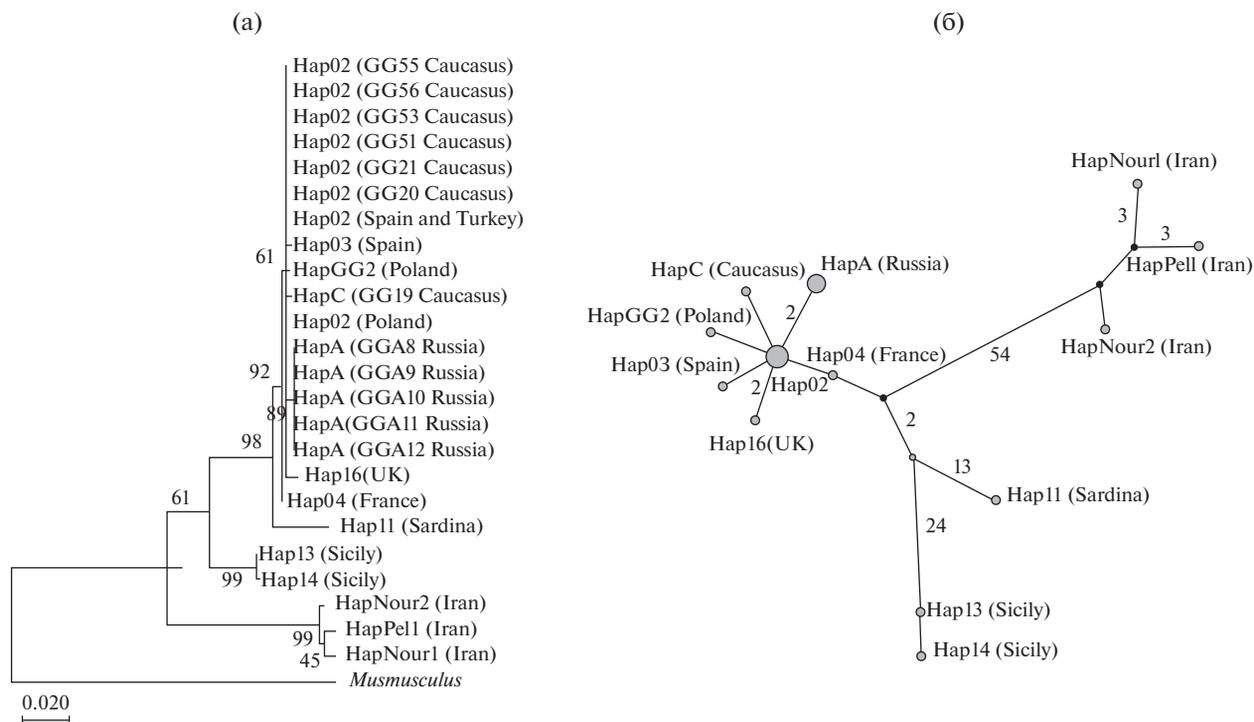


Рис. 6. а – ML-филогенетическое древо полчка *Glis glis* (691 п.н.). Поддержки ветвей указаны в углах деревьев (1000 реплик для каждого анализа, показаны значения ≥ 20). б – Медианная сеть митохондриальных гаплотипов исследованных образцов ($N = 24$). Размеры кругов пропорциональны числу гаплотипов, цифрами указано число замен между гаплотипами (если оно ≥ 2).

ва, 1985). Поэтому с уверенностью можно утверждать, что между полчками Русской равнины и Кавказа не могло быть контактов как в голоцене, так и в последнем теплом периоде плейстоцена. В то же время возникновение рефугиума полчка на Кавказе в последнее ледниковье могло быть следствием расселения полчка с Балкан по южному берегу Черного моря в последний теплый период плейстоцена (микулинский).

О длительной изоляции лесных экосистем Восточной Европы и Кавказа свидетельствуют значительные генетические различия многих лесных видов, в том числе лесной сони *Dryomys nitedula* Pall. Средняя продолжительность диверсификации географически изолированных популяций лесной сони Восточной Европы и Западного Кавказа была определена равной 7.7 ± 3.9 млн лет, т.е. как минимум с плиоцена (Григорьева и др., 2014).

Среди европейских млекопитающих полчок отличается крайне низкой генетической изменчивостью. Большинство популяций имеют только один, редко два гаплотипа гена *cytb*, в то время как у других европейских видов число гаплотипов этого гена в одной популяции может достигать многих десятков. В Западной Европе в популяциях полчка широко распространен гаплотип Hap02, в отдельных популяциях встречаются или фиксированы еще 6 гаплотипов, отличающихся

1–3 заменами. Следовательно, гаплотип HapA из Нижегородского региона – седьмой в “европейской группе гаплотипов”. Кроме того, на юге Италии и Балканах известно еще 9 гаплотипов, отличающихся 8, 17 и большим числом перестроек (Hürner *et al.*, 2010). Часть из них показана на филогенетическом древе (рис. 6). Вероятность возникновения нового гаплотипа нижегородской популяции в голоцене (последние 10 тыс. лет) мала, судя по темпам накопления замен в последовательностях митохондриальных генов у видов семейства сонь *Gliridae* (Nunome *et al.*, 2007) и крайне низкой генетической изменчивости полчка. Вероятнее всего на Русской равнине могли расселяться разные популяции полчков из Центральной Европы. Нельзя исключить и существование в Поволжье плейстоценового рефугиума полчка, поскольку известно расселение на Русской равнине в послеледниковье дуба и липы не только из Центральной Европы, но и из Поволжья (Кожаринов, 2006).

Низкую генетическую изменчивость популяций полчка можно объяснить его экологическими особенностями. Среди европейских лесных видов полчок оказывается единственным обитателем сомкнутых крон I и II ярусов широколиственных деревьев. Полчок редко спускается на землю, и его слабые возможности преодоления

просек и дорог, нескольких десятков метров открытого пространства или разреженных (парковых) лесов отмечали многие авторы (Bieber, 1995; Negro *et al.*, 2011; Worschech, 2012). Большие лесные массивы с сомкнутой кроной характерны для тропических лесов, а даже в первичных неморальных лесах представлены отдельными островными участками, соответственно, изолированы и небольшие популяции полчка. В малых популяциях повышается вероятность фиксации или утраты аллелей как следствие генетического дрейфа.

Напротив, эволюционные изменения морфологических структур могут даже ускоряться в малых изолированных популяциях. Непрерывное распределение любого морфологического количественного признака, приближается к колоколообразному, или нормальному, и, вероятнее всего, определяется некоторым числом генов (полигенно). В ограниченное число основателей малой популяции могут попасть крайние варианты распределения признака в исходной большой популяции, что ускорит эволюционные изменения среднего значения признака. При этом наследуемость признака в узком смысле, или реализованная наследуемость (realized heritability), должна отличаться от нуля (Hedrick, 2011). Судя по достоверным различиям структуры коренных зубов между полчками Балкан и Восточной Турции (Helvacı *et al.*, 2012), а также Восточной Европы и Кавказа (наши данные), темпы изменений морфологических структур в популяциях полчка были выше по сравнению со случайными заменами в последовательностях гена *cytb*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Григорьева О.О., Балакирев А.Е., Сычева В.Б., Стахеев В.В., Кривоногов Д.М., Андрейчев А.В., Опарин М.Л., Орлов В.Н. Митохондриальная филогеография и таксономия лесной сони *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) (Gliridae, Rodentia) Западного Кавказа с описанием нового подвида *D. n. heptneri* subsp. nov. // Охрана биоты в государственном природном заповеднике "Утриш". Науч. тр. Майкоп: ПолиграфЮГ, 2014. Т. 3. С. 332–344.
- Лихачев Г.Н. Распространение сонь в Европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. 1972. Вып. 11. С. 71–114.
- Кожаринов А.В. Динамика неморальных широколиственных лесов Восточной Европы в позднеледниковье—голоцене // Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. XXI. Закономерности вековой динамики биогеоценозов. М.: КМК, 2006. С. 66–125.
- Маркова А.К. Микротериофауна микулинского межледниковья (по материалам Русской равнины) // Докл. АН СССР. 1985. Т. 284. № 3. С. 718–721.
- Национальный атлас почв Российской Федерации / Глав. ред. Шоба С.А. М.: Астрель, 2011. 632 с.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 809 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Волчиц О.В. Сони (Myoxidae) мировой фауны. М.: МГУ, 2001. 229 с.
- Шидловский М.В. Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 255 с.
- Bieber C. Dispersal behaviour of the edible dormouse (*Myoxus glis* L.) in a fragmented landscape in central Germany // *Hystrix*. 1995. V. 6 (n. s.). P. 257–263.
- Daams R. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys* // *Utrecht Micropaleontol. Bull. Special publ.* 3. Hoogeveen: Loonzetterij Abé, 1981. 115 p.
- Hedrick P.W. Genetics of populations. Boston: Jones and Bartlett Publ., 2011. 675 p.
- Helvacı Z., Renaud S., Ledevin R., Adriaens D., Michaux J., Çolak R., Kanklıç T., Kandemir I., Yiğit N., Çolak E. Morphometric and genetic structure of the edible dormouse (*Glis glis*): a consequence of forest fragmentation in Turkey // *Biol. J. Linn. Soc.* 2012. V. 107. Iss. 3. P. 611–623.
- Hürner H., Krystufek B., Sarà M., Ribas A., Ruch T., Sommer R., Ivashkina V., Michaux J.R. Mitochondrial Phylogeography of the Edible Dormouse (*Glis glis*) in the Western Palearctic Region // *J. Mamm.* 2010. V. 91. № 1. P. 233–242.
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Res.* 2011. V. 11. P. 353–357.
- Kocher T.O., Thomas W.K., Meyer A. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1989. V. 86. № 1.
- Moska M., Jakubiec J., Wierzbicki H., Strzala T., Kozyra K. Low genetic variability of the edible dormouse (*Glis glis*) in Stolowe Mountains National Park (Poland) – preliminary results // *Mamm. Res.* 2016. V. 61. № 4. P. 409–415.
- Naderi G., Kaboli M., Koren T., Karami M., Zupan S., Rezaei H.R., Krystufek B. Mitochondrial evidence uncovers a refugium for the fat dormouse (*Glis glis* Linnaeus, 1766) in Hyrcanian forests of northern Iran // *Mamm. Biol.* 2014. V. 79. № 3. P. 202–207.
- Negro M., Novara C., Bertolino S., Rolando A. Ski-pistes are ecological barriers to *Glis glis* and other forest small mammals // 8th Inter. Dormouse Conf. Abstract Book. Görlitz: DFG, 2011. P. 3–5.
- Nunome M., Yasuda S.P., Sato J.J., Vogel P., Suzuki H. Phylogenetic relationships and divergence times among dormice (Rodentia, Gliridae) based on three nuclear genes // *Zool. Scripta.* 2007. V. 36. P. 537–546.
- Rohlf F.G., Slice D.E. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *System. Zool.* 1990. V. 39. P. 40–59.
- Storch G. Familie Gliridae Thomas, 1897 // *Handbuch der Säugetiere Europas. Bd I. Rodentia I (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae)* / Eds Niethammer J., Krapp F. Wiesbaden: Akad. Verl., 1978. S. 201–280.

Worschech K. Dispersal movements of edible dormice *Glis glis* between small woods in a fragmented landscape in Thuringia (Germany) // *Peckiana*. 2012. V. 8. P. 173–179.

Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometrics for Biologists: A Primer. USA: Elsevier Acad. Press, 2004. 437 p.

Morphometrics Variability of the Upper Molars and Mitochondrial Phylogeography of the Edible Dormouse, *Glis glis* L. (Gliridae), Eastern Europe and Caucasus

Yu. V. Popova¹, O. O. Grigoryeva^{1, #}, D. M. Krivonogov², A. V. Shchegol'kov², V. V. Stakheev³, V. B. Sycheva¹, and V. N. Orlov¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia*

²*National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Arzamas Branch), ul. Karla Marxa 36, Arzamas, 607220 Russia*

³*Federal Research Center The Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Chekhov's prosp. 41, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

[#]*e-mail: grig@sevin.ru*

With the use of one of the methods of geometric morphometrics we have shown significant differences in the shape of the upper molars of the edible dormouse, *Glis glis* L., of Eastern Europe and the Caucasus. The similarity of these long-isolated populations in the mitochondrial *cytb* gene is also shown. The assumption was made that the more rapid changes of morphological structures in comparison with random changes in the sequences *cytb* gene can be explained by ecological characteristics of the species.

УДК 574.583(285.2):581+581.132.1:556.114.7

АНАЛИЗ СВЯЗИ СТЕПЕНИ РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА, ОЦЕНЕННОЙ ПО ХЛОРОФИЛЛУ “а”, С СОДЕРЖАНИЕМ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2021 г. И. Э. Степанова[®]

Институт биологии внутренних вод РАН, пос. Борок, 105, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия
[®]*E-mail: iris@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 06.03.2018 г.

После доработки 15.01.2020 г.

Принята к публикации 15.01.2020 г.

Проведен анализ связи хлорофилла “а” (хл “а”) с соединениями азота и фосфора в Рыбинском водохранилище. В отдельные периоды исследования обнаружена значимая корреляция между хл “а” и неорганическими соединениями азота и фосфора. Рассчитаны отклики фитопланктона на общий азот и фосфор.

DOI: 10.31857/S0002332921020119

Физиологические показатели роста водорослей могут служить критериями при определении лимитирующего элемента их питания. Наиболее простой и распространенный метод определения такого элемента – установление количественного соотношения азота и фосфора в воде. Лимитирование также может быть выявлено и при изучении зависимости развития фитопланктона от концентраций азота и фосфора. Для различных регионов и водоемов ранее были получены статистически значимые оценки связей концентраций биогенных элементов с хл “а” как показателем развития фитопланктона, биомассой и продуктивностью озер. Связь хлорофилл–общий фосфор (хл “а”–ТР) была обнаружена Диллоном и Риглером (Dillon, Rigler, 1974) для 46 озер мира:

$$\text{хл “а”} = 0.073\text{ТР}^{1.45},$$

где концентрация хлорофилла среднелетняя, общего фосфора средневесенняя. Аналогичное уравнение также предложено Джонсом и Бахманом (Jones, Bachman, 1986):

$$\text{хл “а”} = 0.08\text{ТР}^{1.46},$$

где оба показателя среднелетние.

Смит (Smith, 1982) в результате обобщения данных о 228 озерах обнаружил множественную регрессионную зависимость содержания хлорофилла как функции концентраций общего азота (TN) и ТР, тем самым подтвердив влияние соотношения этих элементов на развитие фитопланктона:

$$\log \text{хл “а”} = 0.653 \log \text{ТР} + 0.548 \log \text{TN} - 1.517.$$

Необходимо отметить, что зависимости показателей развития фитопланктона, в том числе от содержания хл “а” и биогенных элементов, установлены в основном для небольших озер с устойчивым гидрологическим режимом. Для крупных озер и водохранилищ из-за сложности гидродинамических условий и разнородности водных масс эти зависимости часто недостаточно определены. Некоторые связи были отмечены для волжских водохранилищ (Минеева, Разгулин, 1995; Минеева, 2004; Минеева и др., 2008), водохранилищ днепровского каскада (Курейшевич, Журавлева, 1997; Курейшевич, Медведь, 2006), однако они очень неустойчивы и зависят от совокупности множества факторов, влияние которых учесть довольно трудно. Изучение таких зависимостей в водохранилище весьма актуально.

Цель исследования – оценка и анализ связей хлорофилл–биогенные элементы на современном этапе развития экосистемы Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нитриты определяли колориметрическим методом после реакции с сульфаниламидом и альфа-нафтиламином, нитраты – колориметрическим методом после их восстановления до нитритов омыленным кадмием, ионы аммония – после микродиффузионной отгонки и последующей реакции с реактивом Несслера, содержание фосфатов – колориметрическим методом с молибдатом аммония и оловом (Семенов, 1977), TN – после окис-



Рис. 1. Схема отбора проб на станциях водохранилища. 1 – Коприно, 2 – Молога, 3 – Наволок, 4 – Измайлово, 5 – Средний Двор, 6 – Брейтово.

ления органических фракций персульфатом калия до нитратов (Гапеева и др., 1984), а ТР – до ортофосфатов (Бикбулатов, 1974). Хл “а” определяли спектрофотометрическим методом по Лоренцену. Пробы были отобраны 2 раза в месяц с поверхностного слоя воды на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища (Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор и Брейтово) за весь период открытой воды (май–октябрь) в 2007–2010 гг. Схема отбора проб представлена на рис. 1.

Данные по хлорофиллу были любезно предоставлены И.Л. Пыриной.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В целом Рыбинское водохранилище по содержанию элементов азота и фосфора в настоящее время относится к мезотрофным водоемам, однако в некоторые периоды (весной) Волжский плес, к которому принадлежат станции Коприно и Молога, – к эвтрофным. Опираясь на средние концентрации хлорофилла, Рыбинское водохранилище можно классифицировать как умеренно-эвтрофное (Корнева, 2015).

В исследуемые годы для Рыбинского водохранилища были характерны сезонные закономерности изменения содержания ряда форм биогенных элементов и некоторых их соотношений, выражающиеся в уменьшении неорганических форм и повышении доли органических летом. Наиболее высокое содержание всех неорганических форм азота и фосфора отмечалось в мае за счет распавшегося в процессе аммонификации и нитрификации за подледный период органического вещества. Отношение содержания азота к фосфору снижалось при переходе от весны к лету. Концентрации всех исследованных соединений азота и фосфора, а также хл “а” колебались в довольно широких пределах, хлорофилла – от 0.39 до 55.4 мкг/л, что в среднем за весь исследованный период составило 12.4 мкг/л. Среднемесячные данные представлены в табл. 1, частоты встречаемости различных концентраций хл “а” – на рис. 2а. Наиболее часто были отмечены концентрации до 10 мкг/л (116 случаев из всего массива данных). Максимумы развития фитопланктона пришлись на конец лета–начало осени. Содержание TN и ТР изменялось от 0.34 до 2.01 и от 0.019 до 0.115 мг/л соответственно. Чаще всего наблюдались концентрации ТР и TN 0.04–0.06 и 0.5–1.0 мг/л (рис. 2б, 2в).

За исследуемый период для всего массива данных не было выявлено значимой связи содержания хл “а” ни с одним соединением азота и фосфора (табл. 2) (ионами аммония, нитритами, нитратами, неорганическим и органическим азотом, TN, фосфатами, органическим и ТР). Макси-

Таблица 1. Содержание хлорофилла “а”, мкг/л, и биогенных элементов (среднее за 2007–2010 гг.), мг N/л или мг P/л

Месяц	хл “а”	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	TN	$\text{N}_{\text{мин}}$	$\text{N}_{\text{орг}}$	$\text{P}_{\text{мин}}$	ТР	$\text{P}_{\text{орг}}$	N/P
Май	7.28	0.06	0.005	0.270	0.82	0.360	0.49	0.026	0.042	0.016	22
Июнь	7.95	0.07	0.005	0.220	0.74	0.290	0.47	0.025	0.053	0.027	16
Июль	12.1	0.07	0.004	0.100	0.93	0.17	0.63	0.017	0.058	0.041	15
Август	16.4	0.06	0.002	0.037	0.86	0.100	0.76	0.023	0.062	0.039	15
Сентябрь	16.8	0.04	0.004	0.044	0.91	0.106	0.68	0.023	0.064	0.040	13
Октябрь	8.79	0.03	0.004	0.057	1.00	0.113	0.75	0.027	0.070	0.050	13
Среднее	12.4	0.05	0.004	0.121	0.88	0.189	0.63	0.023	0.058	0.035	15

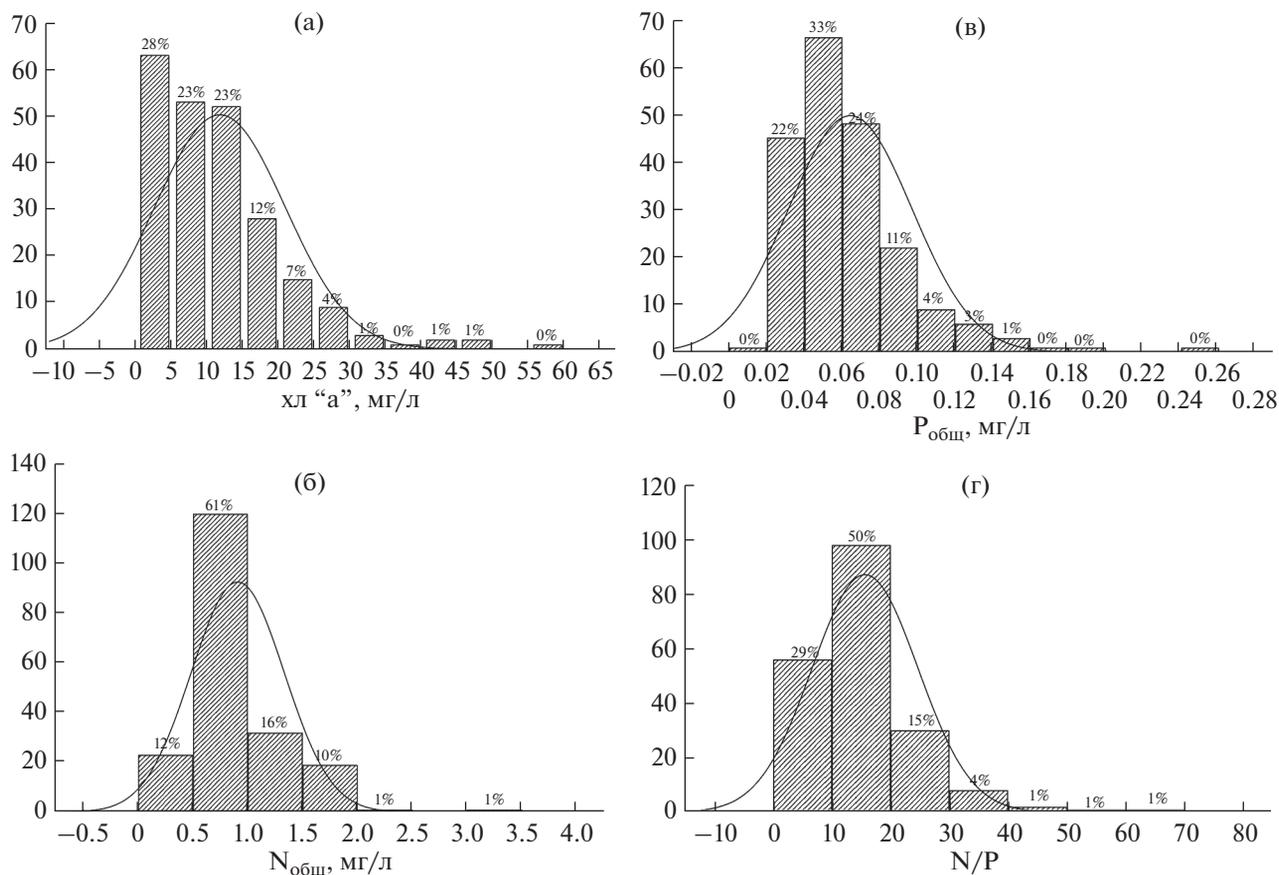


Рис. 2. Частота встречаемости различных концентраций хлорофилла "а" (а), общего фосфора (б), общего азота (в); N/P (г); ось ординат – число случаев и доля (%) общего числа наблюдений ($n = 231$).

мальная связь отмечалась с органическим фосфором (табл. 2). Отмечена высокая корреляционная связь между общим и органическим азотом, ми-

неральным азотом и нитратами ($r = 0.94$). Менее тесная связь была обнаружена между органическим и общим фосфором ($r = 0.71$), умеренная

Таблица 2. Коэффициенты парной корреляции между различными формами биогенных элементов и концентрацией хлорофилла (весь массив данных)

	хл "а"	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	TN	$N_{\text{мин}}$	$N_{\text{орг}}$	$P_{\text{мин}}$	TP	$P_{\text{орг}}$	N/P
хл "а"	1.00	-0.08	-0.17	-0.23	0.12	-0.24	0.20	-0.15	0.28	0.47	-0.11
NH_4^+	-0.08	1.00	0.19	0.13	0.16	0.45	0.00	0.11	0.03	-0.06	0.25
NO_2^-	-0.17	0.19	1.00	0.45	-0.20	0.50	-0.35	0.28	0.10	-0.12	-0.23
NO_3^-	-0.23	0.13	0.45	1.00	0.00	0.94	-0.31	0.29	0.05	-0.19	-0.05
TN	0.12	0.16	-0.20	0.00	1.00	0.05	0.94	0.17	0.29	0.20	0.63
$N_{\text{мин}}$	-0.24	0.45	0.50	0.94	0.05	1.00	-0.29	0.30	0.06	-0.20	0.04
$N_{\text{орг}}$	0.20	0.00	-0.35	-0.31	0.94	-0.29	1.00	0.06	0.26	0.25	0.59
$P_{\text{мин}}$	-0.15	0.11	0.28	0.29	0.17	0.30	0.06	1.00	0.57	-0.18	-0.24
TP	0.28	0.03	0.10	0.05	0.29	0.06	0.26	0.57	1.00	0.71	-0.45
$P_{\text{орг}}$	0.47	-0.06	-0.12	-0.19	0.20	-0.20	0.25	-0.18	0.71	1.00	-0.33
N/P	-0.11	0.25	-0.23	-0.05	0.63	0.04	0.59	-0.24	-0.45	-0.33	1.00

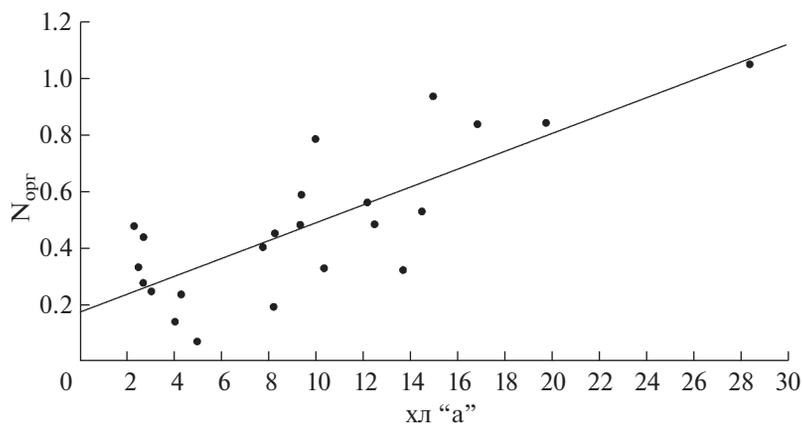


Рис. 3. График корреляции между хлорофиллом “а” (мкг/л) и органическим азотом (мг/л) в июне.

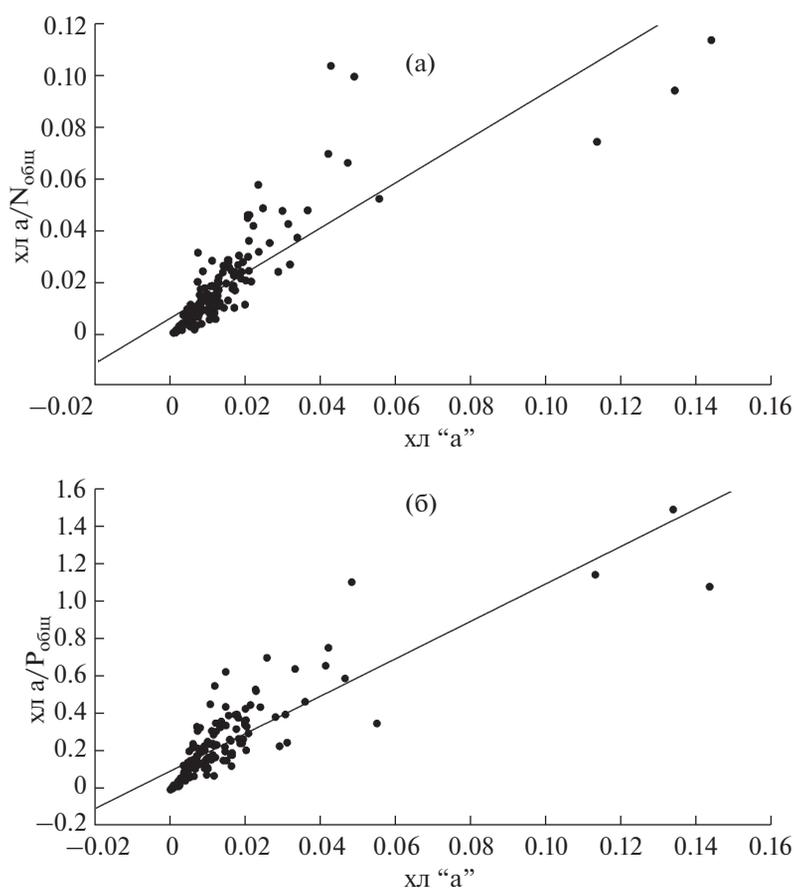


Рис. 4. Связь между откликами и хлорофиллом “а” (мкг/л). а – отклик на TN, б – отклик на TP.

связь также наблюдалась между парами TP и $P_{\text{мин}}$ ($r = 0.57$), $N_{\text{орг}}$ и N/P ($r = 0.59$) и TN и N/P ($r = 0.63$).

Зависимость между биогенными элементами и хлорофиллом была установлена лишь в отдельные месяцы. Наиболее тесная связь биогенных элементов с содержанием хл “а” отмечалась в период открытой воды. Так, в мае (табл. 3) между

концентрациями хлорофилла, нитратов, фосфатов наблюдалась отрицательная корреляционная связь ($r = -0.56$ и -0.72 соответственно), что свидетельствует об их интенсивном потреблении фитопланктоном.

В июне отмечалась и достоверная корреляция между концентрациями хл “а” и нитратами

Таблица 3. Коэффициенты парной корреляции между различными формами биогенных элементов и концентрацией хлорофилла в период открытой воды

Месяц	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	TN	N _{мин}	N _{орг}	P _{мин}	TP	P _{орг}
Май	0.54	0.24	-0.56	-0.09	-0.25	0.12	-0.72	-0.66	-0.23
Июнь	-0.18	-0.41	-0.66	0.59	-0.63	0.78	0.28	0.35	0.11
Сентябрь	-0.26	-0.41	-0.28	0.59	-0.33	0.64	-0.35	0.49	0.82

($r = -0.66$), а также N_{мин} ($r = -0.63$), N_{общ} и N_{орг} ($r = 0.57$ и 0.76). Связь между этими компонентами была выражена следующей формулой:

$$N_{\text{орг}} = 0.1744 + 0.0316 \text{ хл "а"} \text{ (рис. 3).}$$

Содержание хлорофилла положительно коррелировало с концентрациями N_{общ} и N_{орг}, P_{общ} и P_{орг} в сентябре ($r = 0.59$, 0.64 , 0.49 и 0.82 соответственно) (табл. 3). Указанные выше коэффициенты отражают или умеренную (от 0.56 до 0.71), или заметную (0.72 – 0.84) связь по шкале Чеддока. В июле, августе и октябре корреляционный анализ не выявил значимых связей между биогенными элементами и хлорофиллом.

При рассмотрении среднемесячных значений уровней исследуемых элементов были отмечены высокие значения коэффициентов корреляции в парах хл “а”–нитраты ($r = -0.78$), хл “а”–неорганический азот ($r = -0.75$), хл “а”–N_{орг} ($r = 0.65$), связи содержания хлорофилла с содержанием общего, органического фосфора и фосфатов были слабыми.

Такая корреляция между концентрациями хл “а”, соединениями азота и фосфора в водохранилищах отмечается довольно часто и не может быть однозначно объяснена, так как развитие водорослей зависит не только от обеспеченности клеток минеральными веществами. Реакция фитопланктона на биогенные элементы в основном определяется значениями отношений концентраций общего азота и фосфора. Считается, что развитие водорослей лимитировано азотом при TN/TP < 10, фосфором при TN/TP > 15–17, а в диапазоне TN/TP = 10–15, близком к соотношению элементов в клетке, биогенное лимитирование отсутствует.

В годы проведения исследований в Рыбинском водохранилище в вегетационный период отношение TN/TP варьировало в широких пределах (от 4.1 до 66.6), составляя в среднем 15.6, что скорее всего свидетельствует об отсутствии лимитирования развития фитопланктона в водоеме обоими элементами. Именно это и является одной из причин слабых попарных корреляцион-

ных связей между элементами азота, фосфора и хл “а”. Развитие фитопланктона в водоеме в большой степени зависит не только от обеспеченности клеток минеральными веществами, но и от световых условий, пресса зоопланктона, динамики водных масс (особенно в условиях хорошо перемешиваемого мелководного Рыбинского водохранилища) и различия в потребности отдельных групп водорослей в биогенных веществах. В водоеме чаще всего отмечалось отсутствие лимитирования развития фитопланктона (42% случаев), лимитирование по фосфору и азоту составляло 30 и 28% соответственно.

При TN/TP < 10 зависимость между хл “а” и TP, а также между хл “а” и TN в водохранилище можно выразить уравнениями

$$\text{хл "а"} = -0.007 + 0.2492\text{TP},$$

$$\text{хл "а"} = -0.0178 + 0.0584\text{TN}.$$

При TN/TP = 10–15 отсутствовали какие-либо связи между этими элементами, а при TN/TP > 15 связи были слабыми.

Так как общая непосредственная связь содержания биогенных элементов с концентрацией хл “а” довольно слабая, можно определить их влияние с помощью косвенной оценки этой связи, с помощью так называемого отклика фитопланктона (“response” или “efficiency”) на азот и фосфор, который выражается через соотношение хл “а”/TP или хл “а”/TN (Kalff, Knoechel, 1978; Hern *et al.*, 1981). Хен с соавт. после исследования 757 озер США сделали заключение, что более трети озер не подчиняются уравнению Джонса–Бахмана и ввели понятие “коэффициент отклика”. Эти отношения – угловые коэффициенты в уравнениях зависимости содержания хлорофилла от TN и TP, которые отображают обеспеченность фитопланктона элементами азота и фосфора, а также эффективность их потребления. В Рыбинском водохранилище в исследованный период оба отклика изменялись в довольно широких диапазонах:

$$\text{хл "а"}/\text{TP} \text{ от } 0.003 \text{ до } 1.49 \text{ (среднее } 0.24),$$

$$\text{хл "а"}/\text{TN} \text{ от } 0.001 \text{ до } 0.114 \text{ (среднее } 0.019).$$

Полученные средние значения откликов в настоящее время были сходны с таковыми для Рыбинского водохранилища в 1981 и 1982 гг. (Минеева, 1995) и для озерных водохранилищ днепровского каскада (Курейшевич, Медведь, 2006), в которых были изучены только отклики на фосфор в 1980–1990-е гг. При сравнении средних значений откликов хлорофилла на ТР в водохранилищах Днепра и Волги можно отметить, что они довольно близки, несмотря на то что содержание ТР в водах днепровских водохранилищ почти в 2 раза выше, чем в волжских, а коэффициенты водообмена существенно не различаются. Причиной этого может быть меньшая эффективность использования фитопланктоном соединений фосфора и большая антропогенная нагрузка на водохранилища днепровского каскада. Для обоих показателей прослеживаются сезонные изменения с максимумами в июне и октябре.

Отклики фитопланктона на биогенные вещества тесно связаны с содержанием хлорофилла:

$$\text{хл "а"}/\text{TN} = 0.0066 + 0.8678 \text{ хл "а"} \\ (n = 148, r = 0.86) \text{ (рис. 4а)},$$

$$\text{хл "а"}/\text{ТР} = 0.0985 + 9.9541 \text{ хл "а"} \\ (n = 148, r = 0.84) \text{ (рис. 4б)}.$$

Средние значения откликов при различном TN/P:

$$\text{TN}/\text{ТР} < 10; \text{ хл "а"}/\text{TN} = 0.029, \\ \text{ хл "а"}/\text{ТР} = 0.24,$$

$$\text{TN}/\text{ТР} = 10\text{--}15; \text{ хл "а"}/\text{TN} = 0.018, \\ \text{ хл "а"}/\text{ТР} = 0.23,$$

$$\text{TN}/\text{ТР} > 15; \text{ CHL}/\text{N} = 0.013, \\ \text{ хл "а"}/\text{ТР} = 0.27.$$

Отклики хл “а”/TN уменьшались с возрастанием отношения TN/ТР:

$$\text{хл "а"}/\text{TN} = 0.0285 - 0.006 \text{ TN}/\text{ТР}.$$

Для откликов на фосфор таких закономерностей отмечено не было.

Рассматриваемые отклики не зависели от отношения TN/ТР, однако для обоих получены высокие коэффициенты множественной корреляции с хл “а”, TN и ТР. Количественно эта зависимость выражается уравнениями

$$\text{хл "а"}/\text{TN} = 0.920301 \text{ хл "а"} - 0.014276\text{TN} - \\ - 0.043191\text{ТР} + 0.020501 \text{ (R} = 0.94),$$

$$\text{хл "а"}/\text{ТР} = 11.25791 \text{ хл "а"} - 0.02970\text{TN} - \\ - 3.15679\text{ТР} + 0.30221 \text{ (R} = 0.89).$$

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При анализе парных корреляций между всеми изученными формами азота и фосфора и хл “а” в Рыбинском водохранилище для всего массива данных не было выявлено значимых связей. Средняя степень связи была отмечена лишь между хлорофиллом и органическим фосфором ($r = 0.47$). Показано, что между хлорофиллом “а” и неорганическими соединениями азота и фосфора существует значимая корреляция в отдельные периоды исследования. Рассчитаны отклики фитопланктона на TN и ТР, а также установлена количественная зависимость между откликами, хлорофиллом, TN и ТР.

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А18-118012690104-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бикбулатов Э.С.* О методе определения общего фосфора в природных водах // Гидрохим. материалы. 1974. Т. 60. С. 167–173.
- Ганеева М.В., Разгулин С.М., Скопинцев Б.А.* Ампульный персульфатный метод определения общего азота в природных водах // Гидрохим. материалы. 1984. Т. 87. С. 67–74.
- Корнева Л.Г.* Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Курейшевич А.В., Журавлева Л.В.* Связь между содержанием хлорофилла “а” и концентрацией биогенных веществ в воде Днепровских водохранилищ // Гидробиол. журн. 1997. Т. 33. № 1. С. 75–82.
- Курейшевич А.В., Медведь В.А.* Оценка соотношения между содержанием хлорофилла А и фосфора в воде днепровских водохранилищ // Гидробиол. журн. 2006. Т. 42. № 1. С. 35–46.
- Минеева Н.М.* Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 155 с.
- Минеева Н.М., Разгулин С.М.* О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22. № 6. С. 218–223.
- Минеева Н.М., Литвинов А.С., Степанова И.Э., Кочеткова М.Ю.* Содержание хлорофилла и факторы его пространственного распределения в водохранилищах // Биология внутр. вод. 2008. № 1. С. 68–78.
- Семенов А.Д.* Практическое руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 540 с.
- Dillon P.J., Rigler P.H.* The phosphorous – chlorofyll relationship in lakes // Limnol. Oceanogr. 1974. V. 19. № 5. P. 767–770.

Jones R.A., Bachman R.W. Prediction of phosphorous and chlorophyll levels in lakes // *Wat. Poll. Cont. Feder.* 1986. V. 48. № 9. P. 2176–2182.

Hern S., Lambou V.W., Williams L.R., Taylor W.D. Modification of models predicting trophic state of Lakes. Las Vegas: US EPA, 1981. P. 38.

Kalff J., Knoechel R. Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1978. V 9. P. 475–495.

Smith V.H. The nitrogen and phosphorous dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis // *Limnol. Oceanogr.* 1982. V. 23. P. 1248–1255.

A Correlation Analysis Between the Phytoplankton Development Level, Assessed by Chlorophyll “a”, and Nutrient Concentrations in the Rybinsk Reservoir

I. E. Stepanova[#]

Institute for Biology of Inland Waters RAS, pos. Borok 105, Nekouzsky district, Yaroslavl region, 152742 Russia
[#]*e-mail: iris@ibiw.ru*

A correlation analysis between chlorophyll “a”, nitrogen and phosphorus compounds in the Rybinsk Reservoir is carried out. During certain periods of the study, a significant correlation between chlorophyll “a” and inorganic nitrogen and phosphorus compounds is shown. Phytoplankton response to total nitrogen and phosphorus concentrations is evaluated.

УДК 634.958:631.616

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРА ИСКУССТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ НА ВОССТАНОВЛЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ ЦЕЛИНЫ В АГРОЛЕСОЛАНДШАФТАХ СУХИХ СТЕПЕЙ

© 2021 г. А. М. Пугачёва[@]

*Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения РАН,
Университетский пос., 97, Волгоград, 400062 Россия*

@E-mail: nir-1@mail.ru

Поступила в редакцию 07.04.2018 г.

После доработки 07.11.2018 г.

Принята к публикации 29.11.2018 г.

Впервые с использованием математических методов оценено восстановление вторичной целины на залежных землях сухих степей под влиянием разных типов искусственных защитных лесных насаждений – обязательного компонента современных агролесоландшафтов. Установлено достоверное влияние насаждений на видовой состав растительных сообществ, подтвержденное результатами дисперсионного анализа, ранговой корреляцией Спирмена и методом корреляционных плеяд. Отмечено, что большее воздействие куртин на состав растительных сообществ наблюдается вблизи насаждений. Обнаружено максимальное значение коэффициента сходства с целиной на удаленных от насаждений объектах. Показано, что при линейном размещении насаждений залежи их опушечных зон имеют сходство видового состава с фитоценозами прилегающих территорий.

DOI: 10.31857/S0002332921020090

Процесс движения земель сельскохозяйственного назначения и их перевод из одной категории использования в другую в течение длительного времени распространялись на все почвенно-климатические зоны России и различались продолжительностью, динамикой и масштабами. Последствия этих трансформаций – залежный клин земель сельскохозяйственного назначения площадью 35 млн га (Иванов, 2015). Перевод земель из категории сельскохозяйственного использования в категорию залежь характеризуется их самозаращением и формированием вторичных фитоценозов, по видовому составу не всегда соответствующих зональным сообществам (Титлянова и др., 1993). Степная зона наиболее сильно затронута трансформационными процессами, связанными с аграрной эксплуатацией земель. Этим объясняется практически полное уничтожение степного биома (Национальная ..., 2001). Залежные земли в Российской Федерации – основной территориальный резерв его восстановления (Смелянский, 2012). Из-за большой площади распашки восстановление осложняется территориальной удаленностью редко расположенных очагов инспермации, являющихся основным источником пополнения банка семян степных видов растений, а также биологией самих видов. Особенности жиз-

ненного цикла аборигенных представителей флоры, зависимость репродуктивной активности, например, плотнoderновинных злаков от погодных факторов, в частности от соотношения тепла и влаги, непосредственно влияют на формирование генеративных побегов и сказываются на скорости и интенсивности их расселения (Левыкин, 2006). Отклонение от климатических оптимумов приводит к нарушению цикла их репродукции, удлиняя период восстановления терминальных фитоценозов. Закономерные смены растительности на залежах зависят как от внутренних процессов, происходящих в растительных сообществах, так и от внешних факторов, которые оказывают влияние на их продолжительность.

Изучением этих трансформаций занимаются многие исследователи. В основном они рассматривают внутренние процессы в сообществах (Александрова, 1964; Титлянова и др., 1993; Абаймов и др., 2012; Сергеева и др., 2015), а также изучают сукцессионные смены под влиянием внешних факторов (Гусев, 2008, 2009, 2012, 2015; Котлярова, 2008; Казанцева и др., 2010). Результаты исследований по Центрально-Черноземной зоне России, юго-востока Белоруссии доступны. Для сухих степей юга Приволжской возвышенности (зона исследований) изучение восстановления растительных

сообществ в постагрогенных лесоландшафтах отличается новизной и характеризуется большой значимостью. Сухие степи занимают в России площадь 28 млн га (Орлов, Бирюкова, 1995). По мнению И.Н. Сафроновой, они подвергались сильному изменению и практически полностью распаханы (Сафронова, 2006).

В национальной стратегии сохранения биоразнообразия России признанным способом сбережения природных популяций значится их восстановление *in situ*. Один из путей реставрации биосистем – размещение на землях сельскохозяйственного назначения искусственных защитных лесных насаждений (ЗЛН), формирующих агролесомелиоративные ландшафты. ЗЛН – признанные стабилизаторы экологической составляющей экосистем, влияющие на процессы, происходящие на сопряженных территориях, в том числе на формирование видового состава сообществ постагрогенной растительности (Пугачёва, 2015; Кулик, Пугачёва, 2016). В настоящее время на территории РФ площадь под искусственными ЗЛН разного назначения составляет 204,5 млн га, 80% из которых – спелые насаждения, достигшие оптимальных параметров своего развития и оказывающие максимальное и разнообразное влияние на прилегающие территории (Кулик и др., 2018).

Цель работы – оценка восстановления вторичной целины на залежах агролесоландшафтов сухих степей юга Приволжской возвышенности с использованием математических методов, а также определение роли внешних факторов в восстановлении отдельных ценоотических групп растений на одновозрастных залежах и влияние насаждений разных типов в сукцессионных рядах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Создание в сухих степях юга Приволжской возвышенности эталонного агролесоландшафта (системы ЗЛН “Качалинское”, расположенной в Иловлинском р-не Волгоградской обл.) обусловлено активным развитием деградационных процессов территории, связанных с эрозионными явлениями, в первую очередь с дефляцией. Регион в силу своего географического расположения попадает под активное влияние воздушных масс различного географического типа (арктического, полярного и тропического воздуха), определяющих формирование пыльных бурь (Сажин, 2017). Общая площадь землепользования 7297 га; на ней в 1982 г. были заложены линейные полевые защитные ЗЛН (ПЗЛН) насаждения, расположенные вдоль полей севооборотов, и куртинные (противоэрозионные), приуроченные к понижениям рельефа. По дистанционному мониторингу лаборатории

аэрокосмических методов исследований ФНИЦ агроэкологии РАН на данной территории были определены имеющиеся понижения мезо- и микро-рельефа, которые отличаются лучшими почвенными характеристиками и условиями влагообеспеченности; с их учетом и были заложены куртинные насаждения (Рулев, Пугачёва, 2014). Наличие множества понижений на ограниченной территории характеризует ее специфику, что обуславливает дополнительные возможности облесения засушливых регионов. Часть пашни агролесоландшафта в 1992 г. была выведена из сельскохозяйственного использования, на ней более 25 лет происходят процессы самозарастания и самовосстановления. По данным 2010 г. площадь залежей составила 30% общей площади территории. Почвы района исследований тяжелосуглинистые, комплексные, с содержанием гумуса, не превышающим 2%, за исключением понижений с лугово-каштановыми почвами, где показатели почвенного плодородия достигают 4%. Климат характеризуется резкой континентальностью (сумма годового количества осадков до 400 мм) и гидротермическим коэффициентом в пределах 0.6. Контролем был участок целины, также расположенный на изучаемой территории.

ПЗЛН занимают площадь 122,7 га. Они созданы по универсальной схеме, характерной для зон недостаточного увлажнения. Схема смешения четырехрядная: два ряда – внутренние основные древесные породы и два ряда – внешние кустарники (сопутствующие породы). Расстояние между рядами 3, ширина закраек 3, общая ширина полос 15 м. Изучались залежи опушечных зон (закраек) вдоль лесных полос с участием следующих древесных видов растений: *Quercus robur* L. и *Ribes aureum* Pursh. (см-Д-Д-см) – объект L_1 ; *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) и *Lonicera tatarica* L. (ж-Ск-Ск-ж) – объект L_2 ; *Ulmus pumilla* L. и *Ribes aureum* Pursh. (см-Вз-Вз-см) – объект L_3 . Из-за специфики изучаемых залежных объектов закраек, представляющих собой полосу шириной 3 м вдоль насаждений, пробные площадки составляли 3×9 м², что соответствует допустимому размеру для изучения растительности в сухих степях (Миркин и др., 2008). Так как сходство флор залежей изучалось сравнением их ботанических списков с видовым составом растительных сообществ прилегающих территорий, в исследованиях рассматриваются дополнительно три объекта: L_4 – залежь начального этапа зарастания, бурьянистая стадия (граничит с L_2); L_5 – агроценоз (с L_3); Z – целина (контроль) с L_1 .

Площадь объектов, находящихся под влиянием насаждений куртинного типа (противоэрозионных), 135 га. Их породный состав представлен

разнообразным ассортиментом декоративных, плодовых и селекционно-улучшенных форм деревьев и кустарников. В состав входят: *Q. robur* L. var. *pyramidalis*, *Robinia pseudoacacia* L., *P. nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Fraxinus lanceolata* Borkh., *Ulmus laevis* Pall., *Pyrus communis* L., *Hippophae rhamnoides* L., *Prunus padus* L., *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliott, *R. aureum* Pursh, *Cotinus coggygria* Scop. (*Rhus cotinus* L.), *L. tatarica* L. и др. Названия видов представлены по флористической сводке (Черепанов, 1995).

Для достижения поставленной цели математическому анализу подверглись сформированные ранее ботанические списки залежных объектов, размещенных на разных расстояниях от куртинных насаждений (30, 60, 90, 120 м для K_1 , K_2 , K_3 , K_4 соответственно) – пробные площадки размером 10×10 м², по 10 площадок на каждом варианте. Исследования растительных сообществ проводили с 2008 по 2016 г. по стандартной методике (Программа..., 1974; Методика..., 1985). При сопоставлении флоры изучаемых объектов особое внимание уделялось видовому составу и ценотическому спектру. Сукцессии залежной растительности рассматривались с позиции их детерминированности (за основу взяты характерные для залежей сухих степей сукцессионные ряды) (Титлянова, Самбу, 2014; Кулик, Пугачёва, 2016).

Полученные и опубликованные ранее результаты по видовому составу растительных сообществ и их обилию позволили сделать вывод о стадиях развития залежей под влиянием насаждений разных типов (Кулик, Пугачёва, 2016). Для подтверждения достоверного влияния насаждений на развитие растительных сообществ на примере степных и сорных видов, доминирующие позиции которых в сообществах характеризуют разные циклы зарастания, применялся дисперсионный анализ. Методом корреляционных плеяд при выявлении сходства видов, определены объекты залежей, имеющие сходство с целиной и приближающиеся в своем развитии к терминальной стадии. Из множества существующих коэффициентов сходства флор выбран коэффициент Серенсена–Чекановского (K_{SC}). По квадратной корреляционной матрице посредством построения графического изображения проведен анализ структуры статистически значимых связей. Основателем метода предложено несколько способов анализа; в данной работе выбран метод корреляционных граф (Герентьев, 1959). Индикатором являлся состав растительных сообществ целины, на основе сходства с ним построены дендриты максимального корреляционного пути и выделены корреляционные плеяды (Шмидт, 1984).

Для расчета показателей сходства систематической структуры флор между ранжированными рядами ведущих семейств был использован коэффициент ранговой корреляции Спирмена, выбранный в связи с наличием связанных рангов во всех ранжированных рядах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Растительный покров климаксовых ценозов Волгоградской обл. хорошо изучен. В основном данные относятся к концу XIX–началу XX в. Геоботанические экспедиции здесь осуществляли И.И. Лепехин, И.Г. Гмелин, П.С. Паллас, исследования проводили А.Н. Краснов, И.К. Пачоский, Б.А. Келлер, Г.Н. Высоцкий, К.М. Залесский, И.В. Новопокровский, Е.М. Лавренко и другие ученые. Недавно проведенные локальные исследования касаются прежде всего особо охраняемых природных территорий (Бялт и др., 2012; Паршутина, 2015).

После антропогенного нарушения почвенного покрова изучаемого агролесоландшафта, связанного с закладкой самих насаждений и выращиванием на территории в течение 10 лет сельскохозяйственных культур *Triticum aestivum* L., начался обратный процесс, связанный с выводом земель из оборота (процесс естественного самозарастания и самовосстановления). После 25-летнего восстановительного периода на объектах залежи сформировались растительные сообщества, которые различались видовым составом и характеризовались разными стадиями зарастания. По результатам проведенных ранее исследований залежных объектов в изучаемом агролесоландшафте были обнаружены как виды, свойственные фитоценозам сухих степей (*Stipa lessingiana* Trin & Rupr., *Festuca valesiaca* Gaudin), так и редкие виды (*Tulipa gesneriana* L. (*T. schrenkii* Regel)) – представители коренных ценозов изучаемой территории.

По анализу ботанических списков, включающих в себя 114 видов высших сосудистых растений, из 29 семейств и 72 родов основными были – Poaceae, Asteraceae, Fabaceae, Brassicaceae, Lamiaceae, но доли их участия различались. В табл. 1 представлено доленое участие семейств по числу видов. Несмотря на одинаковый период восстановления, отмечаются различия в составах растительных сообществ, что подтверждает разные стадии их развития.

На залежных объектах наблюдаются начальные стадии зарастания: бурьянистая – K_1 , L_2 (доля степных видов составляет здесь 44–51%); корневищная – K_2 (доля степных видов достигает 55%), а также завершающие: рыхлодерновинная и

Таблица 1. Доля семейств в общем числе видов во флорах объектов исследований, %

Семейство	Целина (контроль)	Залежные объекты						
		под влиянием куртинных насаждений				под влиянием линейных насаждений		
	обозначения объектов исследований							
	Z	K ₁	K ₂	K ₃	K ₄	L ₁	L ₂	L ₃
Poaceae	24.0	3.4	8.9	25.3	25.6	26.2	16.7	19.4
Asteraceae	20.3	25.6	23.6	22.7	20.2	21.3	26.2	30.6
Fabaceae	8.1	13.9	12.4	9.3	8.1	8.2	2.4	8.3
Brassicaceae	9.5	10.4	11.2	6.7	9.4	6.6	16.7	13.9
Lamiaceae	6.7	6.9	5.6	2.7	5.4	8.2	7.1	5.5
Caryophyllaceae	2.7	3.4	2.3	1.3	1.4	3.4	—	—
Rubiaceae	—	1.2	1.1	1.3	1.4	—	—	—
Apiaceae	1.4	1.2	1.1	1.3	1.4	—	—	—
Scrophulariaceae	4.1	3.4	3.5	4.2	4.0	4.9	4.7	5.5
Ranunculaceae	1.4	2.3	2.3	2.7	2.7	—	—	—
Umbelliferae	1.4	1.2	1.1	1.3	1.4	1.6	2.4	—
Cyperaceae	—	—	—	1.3	—	—	—	—
Euphorbiaceae	1.4	2.3	2.3	1.3	1.4	1.6	2.4	2.8
Chenopodiaceae	—	4.7	4.5	1.3	—	—	4.7	2.8
Convolvulaceae	1.4	1.2	1.1	—	1.4	1.6	2.4	2.8
Polygonaceae	—	1.2	1.1	—	—	—	—	—
Rosaceae	1.4	1.2	1.1	1.3	1.4	3.4	2.4	2.8
Aristolochiaceae	—	1.2	1.1	—	—	—	—	—
Plantaginaceae	1.4	2.3	2.3	2.7	1.4	1.6	4.7	2.8
Dipsacaceae	—	1.2	1.1	1.3	—	—	—	—
Boraginaceae	2.7	5.8	5.6	6.7	4.0	3.4	—	—
Amaranthaceae	—	4.2	1.1	—	—	1.6	2.4	—
Orobanchaceae	1.4	1.2	1.1	—	1.4	1.6	—	—
Liliaceae	2.7	1.2	1.1	1.3	2.7	—	—	—
Linaceae	1.4	1.2	1.1	1.3	—	1.6	—	—
Plumbaginaceae	2.7	1.2	2.3	2.7	2.7	—	—	—
Labiatae	1.3	—	—	—	1.3	1.6	2.4	2.8
Crassulaceae	1.3	—	—	—	—	1.6	2.4	—
Amaryllidaceae	1.3	—	—	—	1.3	—	—	—

Примечание. “—” — отсутствие данного вида на пробных площадках; для табл. 1 и 2.

плотнoderновинная — K₄, L₁ (доля степных видов в них возрастает до 72%).

В вариантах, где развитие сообществ соответствует завершающим стадиям развития, максимальная доля растений семейства Poaceae составляет 26.2%, в остальных вариантах основные позиции занимает семейство Asteraceae — K₁, K₂, L₂, L₃ (до 30.6%). К основным относятся также семейства Brassicaceae (до 16.7%), Fabaceae (до

13.9%), Lamiaceae (до 8.2%). Доля оставшихся 24 семейств в сообществах составляет 1.1–4.1%.

На рис. 1 представлена диаграмма наличия в залежных фитоценозах под влиянием куртинных насаждений степной и сорной ценологических групп, характеризующих начало (сорная и степная) и завершение сукцессионного ряда. Оценка их присутствия в фитоценозах выявила сильную обратную корреляционную зависимость ($r = -0.91$), характе-

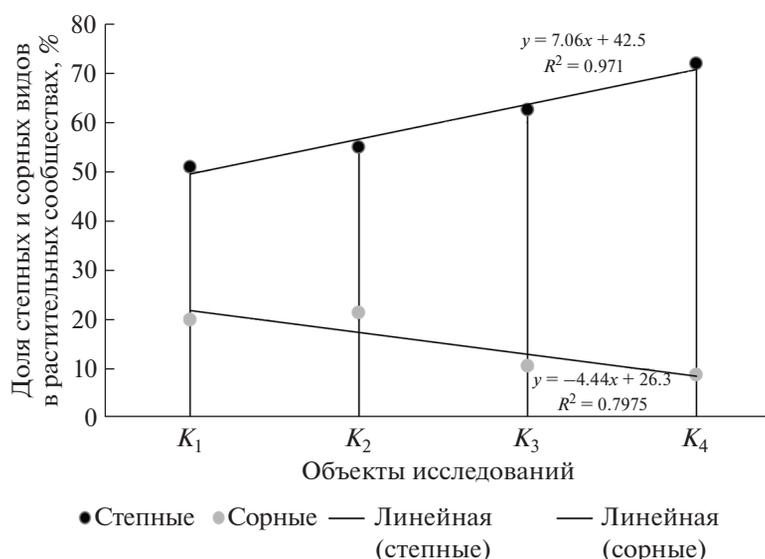


Рис. 1. Наличие степных и сорных видов растений на объектах под влиянием куртинных насаждений, %.

ризующуюся по мере удаленности объектов от насаждений $K_1 \rightarrow K_4$ увеличением числа степных видов от 51 до 72% с коэффициентом аппроксимации $R^2 = 0.971$ при уменьшении сорных от 20 до 8% ($R^2 = 0.7975$) (рис. 1).

С применением однофакторного дисперсионного анализа для проверки гипотезы влияния куртинных насаждений на содержание видов в растительных сообществах доказана достоверность его влияния с 96%-ным уровнем, влияние неучтенных факторов – 4% (табл. 2). Полученные результаты подтверждены критерием Фишера,

значения которого ($F = 45.7$ и 129.5 для степных и сорных видов) превышают критические.

Коэффициенты ранговой корреляции (табл. 3) свидетельствуют о сходстве целины с объектом K_4 , достоверность подтверждается значением, превышающим уровень существенности 0.01. Для выявления связанных одним признаком групп, в нашем исследовании это видовой состав растительных сообществ, схожий с составом в целинном объекте, применен метод корреляционных плеяд. В табл. 4–6 в матрицах рассчитанных коэффициентов сходства флор постагрогенных объектов под влиянием насаждений разных ти-

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа влияния фактора куртинных насаждений на содержание степных и сорных видов в залежных фитоценозах

Разнообразие	Дисперсии (суммы квадратов)		V		Q_2		Проверка достоверности фактора	
	степные	сорные	степные	сорные	степные	сорные	степные	сорные
Факториальное (межгрупповое)	523	583	3	3	174	194.3	$\eta_x^2 = 0.96 \pm 0.0064$ $\Phi = \frac{0.96}{0.0064} = 150$ $F = \frac{174}{3.8} = 45.7$	$\eta_x^2 = 0.96 \pm 0.0075$ $\Phi = \frac{0.96}{0.0075} = 128$ $F = \frac{194.3}{1.5} = 129.5$
Случайное (внутригрупповое)	70	24	18	16	3.8	1.5		
Общее	593	607	21	19	—	—	$F_{st} = (126.5 - 26.7 - 8.7)$	$F_{st} = (127.7 - 26.9 - 8.7)$

Примечание. V – число степеней свободы, Q_2 – варианты (средние квадраты), η – показатель силы влияния фактора, x – учтенный фактор (удаленность), Φ – достоверность фактора, F – проверка значения по критерию Фишера, st – стандартные значения критерия Фишера по степеням свободы.

Таблица 3. Коэффициенты Спирмена ранговой корреляции R_s между вариантами под влиянием куртинных насаждений

Объекты для сравнения	K_1	K_2	K_3	K_4
Z	0.32	0.30	0.25	0.75**

Примечание. Связь между параметрами значима * – при $P_s > 0.05$; ** – при $P_s > 0.01$; для табл. 3 и 5.

Таблица 4. Матрица сходства флор по коэффициенту Серенсена-Чекановского (K_{SC}) объектов под влиянием куртинных защитных насаждений и целины

Название объекта	Z	K_1	K_2	K_3	K_4
Z	75	0.49	0.51	0.58	0.83
K_1	0.49	86	0.80	0.68	0.56
K_2	0.51	0.80	89	0.70	0.56
K_3	0.58	0.68	0.70	75	0.72
K_4	0.83	0.56	0.56	0.72	74

пов по диагонали указано число выявленных в них видов. По матрице табл. 4 построен дендрит сходства флор изучаемых объектов (рис. 2).

Обособленную плеяду наибольшего сходства с целиной ($K_{SC} \geq 0.83$) имеют удаленные пробные площадки залежи, находящиеся на расстоянии 120 м (K_4) от насаждений. Данные варианты характеризуются рыхлодерновинной стадией зарастания с переходом в плотнодерновинную и приближаются по видовому составу к терминальным сообществам. Также выделяется плеяда с показателем $K_{SC} \geq 0.80$, характеризующая сходство между собой залежных объектов K_1 и K_2 , находящихся на расстояниях 30 и 60 м от куртин. Сходство близко расположенных от насаждений участков свидетельствует о воздействии насаждений на происходящие в растительных сообществах процессы. Объекты K_1 и K_2 находятся на начальных стадиях зарастания (несмотря на период восстановления >20 лет). Большая доля сходства

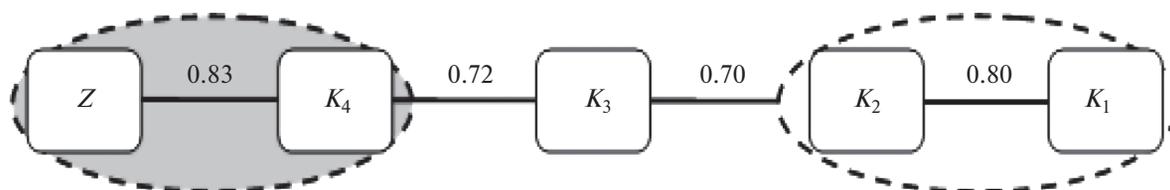
видового состава в варианте K_4 и целине свидетельствует о завершающей стадии развития растительного сообщества, что характерно для сухих степей после 25 лет восстановления без внешнего воздействия (в наших исследованиях – куртинных защитных насаждений).

Анализ систематической структуры флор залежных объектов под влиянием линейных насаждений выявил иные характеристики растительных сообществ на залежах (рис. 3). Сходство имеют как видовой состав сообществ на расположенных рядом территориях, так и их ценоотические группы, что свидетельствует об особенностях развития залежных сообществ под влиянием линейных насаждений с индивидуальной характеристикой сукцессионных рядов.

При сравнении систематической структуры флор изучаемых объектов под влиянием насаждений этого типа получены достоверные коэффициенты их сходства (табл. 5). Максимальное сходство с целиной имеет залежный объект прилегающей территории. Размещенные рядом объекты, находящиеся на начальных этапах сукцессионного развития также характеризуются максимальными коэффициентами соответствия.

Дендрит, построенный по матрице (табл. 6) с последующим выделением корреляционных плеяд наиболее сходных объектов по систематической структуре флор, свидетельствует о том, что, несмотря на одинаковый период восстановления залежей, сходством с целиной отличается только объект L_1 ($K_{SC} \geq 0.86$), расположенный на прилегающей территории.

Также выделяется плеяда объектов L_2 и L_4 ($K_{SC} \geq 0.81$), характеризующая начальную бурьянистую стадию зарастания растительного сообщества, что свидетельствует о сходстве расположенных рядом объектов. Можно предположить, что, достигнув проектной высоты (у отдельных древесных видов она составляет 18 м), деревья создают естественные барьеры на пути распространения семян с отдаленных участков при свободном доступе семян с расположенных рядом территорий. Достоверность полученных результатов подтверждается и ранговой корреляцией Спирмена.

**Рис. 2.** Дендрит и корреляционные плеяды флор залежных объектов и целины под влиянием куртинных защитных насаждений.

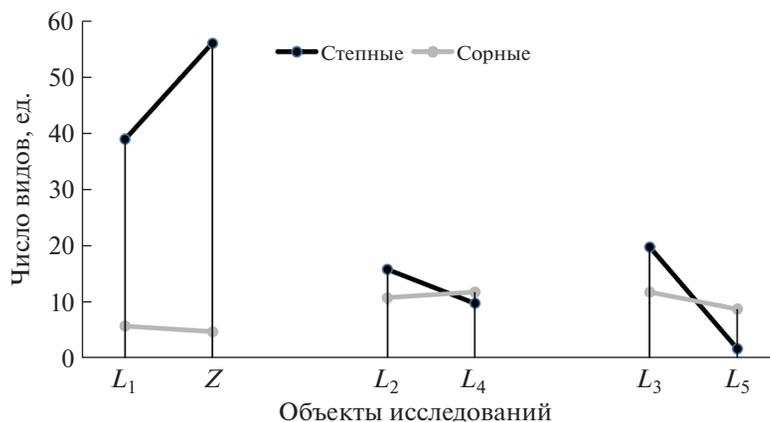


Рис. 3. Соотношение степных и сорных видов на расположенных рядом объектах под влиянием линейных насаждений, шт.

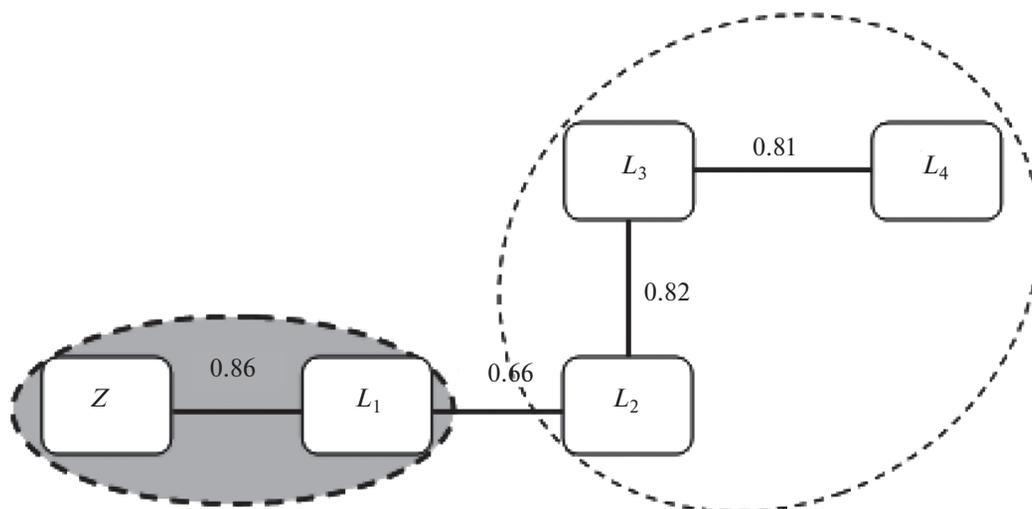


Рис. 4. Дендрит и корреляционные плеяды сходства флор между изучаемыми объектами и целиной под влиянием линейных защитных насаждений.

Применение метода корреляционных плеяд позволило наглядно оценить сходство изучаемых фитоценозов и сделать вывод о соответствии той или иной стадии развития растительных сообществ под влиянием насаждений разных типов сукцессионному ряду залежей сухих степей. Дисперсионный анализ подтвердил достоверное воздействие на эти процессы внешних факторов, которыми в наших исследованиях являются искусственные защитные насаждения.

Защитные лесные насаждения разных типов (неотъемлемая часть современных агролесоландшафтов, а также один из способов реставрации экосистем *in situ*) непосредственно влияют на скорость восстановления постагрогенных фитоценозов. Их воздействие зависит от типа насаждений.

Куртинные защитные насаждения, располагаясь на территории в понижениях микрорельефа, снижают влияние на видовые смены на залежах по мере удаленности объектов от насаждений. Варианты вблизи насаждений K_1 и K_2 (30–60 м от куртин) характеризуются начальными циклами

Таблица 5. Коэффициенты ранговой (семейства) корреляции Спирмена между вариантами исследований

Объекты для сравнения	L ₁	L ₂	L ₃
Z	0.65**	0.46*	0.50**
L ₄	0.53**	0.83**	0.95**
L ₅	0.53**	0.75**	0.89**

Таблица 6. Матрица сходства флор по коэффициенту Серенсена-Чекановского залежных объектов под влиянием линейных защитных насаждений

Название объекта	Z	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅
Z	74	0.86	0.47	0.53	0.27	0.16
L ₁	0.86	61	0.55	0.66	0.42	0.18
L ₂	0.47	0.55	36	0.82	0.81	0.47
L ₃	0.53	0.66	0.82	42	0.68	0.42
L ₄	0.27	0.42	0.81	0.68	28	0.55
L ₅	0.16	0.18	0.47	0.42	0.55	15

зарастания (с коэффициентом соответствия целине $K_{SC} = 0.49-0.58$). На расстоянии 120 м (K_4) сукцессионные смены происходят закономерно для сухих степей, что характеризуется наличием 72% степных видов растений в фитоценозах $K_{SC} \geq 0.83$.

Залежи линейных объектов имеют максимальные коэффициенты сходства с фитоценозами прилегающих территорий, что предполагает наличие у линейных насаждений барьерного эффекта на пути привноса семян с отдаленных участков при беспрепятственном доступе с территорий, расположенных рядом. Это приводит к растягиванию на неопределенное время формирования вторичной целины.

Дисперсионный анализ подтвердил достоверность влияния фактора куртинных насаждений на содержание степных и сорных ценотических групп в сообществах залежной растительности на 96%. Критерий Фишера при этом превышает критические значения ($F = 45-129$).

Проведенный анализ ранговой корреляции Спирмена подтвердил полученные выводы примененных математических методов, указав на специфику влияния насаждений разных типов на восстановление видов в растительных сообществах залежей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов В.Ф., Ледовский Н.В., Ходячих Н.В. Демутационные процессы растительности на залежах в сухостепной зоне Южного Урала // Изв. Оренбург. гос. аграрн. ун-та. 2012. № 3(35). С. 73–75.
- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 300–447.
- Бялт В.В., Сагалаев В.А., Фирсов Г.А. Природная и адвентивная дендрофлора Нижнехоперского природного парка // Бюл. главного ботан. сада. 2012. № 3. С. 35–45.
- Гусев А.П. Сукцессионная система как основа фитоиндикации динамики ландшафтов (на примере По-

лесской ландшафтной провинции) // Природ. ресурсы. 2008. № 2. С. 51–62.

Гусев А.П. Особенности начальной стадии восстановительной сукцессии в антропогенном ландшафте (на примере юго-востока Белоруссии) // Экология. 2009. № 3. С. 174–179.

Гусев А.П. Особенности сукцессий растительности в ландшафтах, нарушенных деятельностью человека (на примере юго-востока Белоруссии) // Сиб. экол. журн. 2012. № 2. С. 231–236.

Гусев А.П. Антропогенная трансформация ландшафтов и сукцессии растительности // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. Экология и природопользование. 2015. Т. 1. № 2(2). С. 103–110.

Иванов А.Л. Рациональное использование и охрана земельных (почвенных) ресурсов Российской Федерации // Вестн. Рос. с.-х. науки. 2015. № 1. С. 7–10.

Казанцева Т.И., Бобровская И.И., Тищенко В.В. Особенности восстановления залежной растительности луговых степей Центрального Черноземья (Воронежская область) // Арид. экосистемы. 2010. Т. 16. № 2(42). С. 76–86.

Котлярова Е.Г. Расширение биологического разнообразия в ландшафтных системах // Земледелие. 2008. № 2. С. 21–24.

Кулик К.Н., Пугачёва А.М. Структура растительных сообществ залежных земель в системе куртинных защитных лесных насаждений в сухих степях // Арид. экосистемы. 2016. Т. 22. № 1(66). С. 77–85.

Кулик К.Н., Иванов А.Л., Рулев А.С., Свинцов И.П., Павловский Е.С., Петров В.И., Барабанов А.Т., Манаенков А.С., Васильев Ю.И., Жданов Ю.М., Зыков И.Г., Кулик Н.Ф., Крючков С.Н., Маланина З.И., Семенютина А.В., Сухоруких Ю.И., Шульга В.Д., Юфреев В.Г. Стратегия развития защитного лесоразведения в Российской Федерации на период до 2025 года. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2018. 34 с.

Левыкин С.В. Особенности генеративной активности степных фитоценозов // Изв. Оренбург. гос. аграр. ун-та. 2006. Т. 3. № 11–1. С. 151–153.

Методика системных исследований лесоаграрных ландшафтов. М.: ВАСХНИЛ, 1985. 112 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.

Национальная стратегия сохранения биоразнообразия России. М.: РАН, Мин-во природ. ресурсов РФ, 2001. 76 с.

Орлов Д.С., Бирюкова О.Н. Запасы углерода органических соединений в почвах Российской Федерации // Почвоведение. 1995. № 1. С. 21–32.

Паришутина Л.П. Степи Западной окраины Нижнего Поволжья (Волгоградская область) // Ботан. журн. 2015. Т. 100. № 9. С. 886–908.

Программа и методика биоценотических исследований / Под ред. Дылиса Д.Ф. М.: Наука, 1974. 403 с.

Пугачёва А.М. Сукцессии залежной растительности под влиянием линейных защитных насаждений (на примере юга Приволжской возвышенности) // Проблемы регион. экологии. 2015. № 1. С. 44–47.

- Рулёв А.С., Пугачёва А.М.* Почвенно-геоморфологические исследования ландшафтов Юга Прикаспийской возвышенности // Аграрн. науч. журн. 2014. № 12. С. 30–33.
- Сажин А.Н., Кулик К.Н., Васильев Ю.И.* Погода и климат Волгоградской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. Волгоград: ФНЦ агроэкологии РАН, 2017. 334 с.
- Сафронова И.Н.* Можно ли подзону опустыненных степей называть экотонном? // Арид. экосистемы. 2006. Т. 12. № 30–31. С. 20–27.
- Сергеева И.В., Шевченко Е.Н., Зяброва М.М.* Особенности флоры и растительности разновозрастных залежных земель южной части Приволжской возвышенности Саратовской области // Аграрн. науч. журн. 2015. № 10. С. 26–28.
- Смелянский И.Э.* Сколько в степном регионе России залежей? // Степной бюл. 2012. № 36. С. 4–7.
- Терентьев П.В.* Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. № 9. С. 137–141.
- Титлянова А.А., Самбуу А.Д.* Детерминированность и синхронность залежной сукцессии в степях Тувы // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 6. С. 621–630.
- Титлянова А.А., Афанасьев Н.А., Наумова Н.Б., Андриевский В.С., Артамонова В.С., Булавко Г.И., Гантимурова Н.И., Косинова Л.Ю., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Мордкович Г.Д., Наумов А.В., Напрасникова Е.В., Половинко Г.П., Стебаева С.К., Якутин М.В.* Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: Наука Сибирская издательская фирма, 1993. 157 с.
- Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике: Учебное пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

The Influence of Homogeneous Stands on the Recovery of Secondary Virgin Lands in Agroforestry Landscapes of Dry Steppes

A. M. Pugacheva[#]

Federal Research Center for Agroecology, Complex Reclamation, and Protective Forestry, Russian Academy of Sciences, University pos. 97, Volgograd, 400062 Russia

[#]*e-mail: nir-1@mail.ru*

For the first time, a mathematical method was used to evaluate the recovery of secondary virgin lands on fallow lands of dry steppes. The influence of different types of homogeneous protective forest stands which form the basis of modern agroforestry systems on restoring of secondary virgin lands has been studied. The reliable influence of plantings on the floristic composition of plant communities has been identified. The results are confirmed by the analysis of variance (Spearman's rank correlation and the method of correlation pleiades). The greatest impact of block forest plantings on the floristic composition of plant communities can be observed near plantings. The maximum similarity coefficient to virgin lands has been identified on the objects remote from plantings. Fallow lands have floristic composition similar to phytocenoses of adjacent territories when plantings are placed in a linear form (edge, woodside) in the transitional zone.

УДК 574.2:574.3

ФИТОИНДИКАЦИОННЫЙ ИНДЕКС РАЗНООБРАЗИЯ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

© 2021 г. Л. А. Животовский*, @, Г. О. Османова**

*Институт общей генетики РАН, ул. Губкина, 3, Москва, 119991 Россия

**Марийский государственный университет, пл. Ленина, 1, Йошкар-Ола, 424000 Россия

@E-mail: levazh@gmail.com

Поступила в редакцию 28.04.2018 г.

После доработки 03.08.2020 г.

Принята к публикации 07.08.2020 г.

Введен фитоиндикационный индекс разнообразия среды (ФИРС), основанный на нормированном перекрытии диапазонов экологических шкал всех видов растений, представленных в данном местообитании. ФИРС оценивает сколь разнообразны экологические ниши, освоенные растениями в данном местообитании в данный момент времени. Индекс может быть применен индивидуально к каждой шкале, а также представлять собой усредненные данные по набору шкал. Метод продемонстрирован с использованием экологических шкал Цыганова на примере различных местообитаний: от относительно однородных до крайне разнородных. Показано отсутствие причинной связи между значением ФИРС и числом видов в местообитании. Установлено, что наряду с другими показателями популяционного состава ФИРС может тестировать изменения условий местообитаний.

DOI: 10.31857/S0002332921020156

Растительный покров наиболее доступен для наблюдения и чутко реагирует на изменения окружающей среды. О его роли как индикаторе условий среды было отмечено еще в работах А. Гумбольдта, А. Декандоля, А. Гризебаха и других ботаников-географов, определивших тесную связь растительного покрова со средой (цит. по: Булохов, 2001). Это направление исследований было названо индикационной геоботаникой (Викторов и др., 1962), а затем фитоиндикацией (Корчагин, 1971).

Фитоиндикация (определение экологически важных параметров местообитания по видовому спектру произрастающих на нем растений) — основа геоботанических исследований в XX в. (Braun-Blanquet, 1964). Она позволяет оценить условия местообитания по почвенным, климатическим и другим экологическим шкалам. Каждая шкала для конкретного вида может быть представлена точечной оценкой — оптимумом вида по данной шкале (Landolt, 1977; Ellenberg *et al.*, 1991) — либо как диапазон (интервал, амплитуда) условий по этой шкале, в пределах которых обитает данный вид (Раменский и др., 1956; Цыганов, 1983). Как показывает сравнительный анализ, разные шкалы имеют свои особенности, связанные с набором видов, их зональностью и обильностью (Зубкова, 2011). Рассмотрим амплитудные шкалы Цыганова (Цыганов, 1983), разработанные для лесных фитоценозов европейской части России, хотя подход к оценке разнообразия местообитаний применим также к шкалам Рамен-

ского для луговых фитоценозов и иным диапазоновым шкалам.

Ранее (Цыганов, 1983, стр. 125–130) были предложены три метода обработки флористических списков по диапазонным шкалам. Первый — метод “экстремальных границ”, который позволяет оценить местообитания по трем параметрам: левой (L) и правой (R) границам перекрытия диапазонов всех видов и середине между ними. Условие применимости этого метода: $\max(L) < \min(R)$ (рис. 1). Если же общего перекрытия не существует, то выбирают наибольшее число видов, для которых общий интервал перекрытия существует, — это так называемый метод пересечения большинства интервалов. Третий метод — метод середины интервалов, основанный на усреднении середин диапазонов всех видов (с учетом или без учета степени участия вида). Этот метод применим даже в отсутствие перекрытия. Все эти методы и ассоциированные с ними статистики представлены в программном пакете EcoScaleWin (Зубкова и др., 2008).

Все указанные методы дают средние оценки местообитания на соответствующей шкале. Вместе с тем важно оценить, насколько разнообразно освоено растениями данное местообитание по условиям среды, потому что даже на небольшой по размеру пробной площадке могут быть микроразнообразия, микроразнообразия, изменения кислотности или светового режима и т.п. Если все виды данного местообитания имеют значительный общий интер-



Рис. 1. Условный пример границ перекрытия диапазонов трех видов по шкале освещенности–затенения (Цыганов, 1983). Диапазоны условий для каждого вида представлены сплошной линией с левой (L) и правой (R) границами, интервал их перекрытия показан штриховой линией; для рис. 1 и 2.

вал перекрытия по разным шкалам, то это можно интерпретировать как освоение растениями небольшого разнообразия ниш данного местообитания. Напротив, если перекрытие небольшое или перекрытия нет, то это свидетельствует о том, что освоены более разнообразные ниши данного местообитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили флористические списки геоботанических описаний 11 местообитаний редкого в Республике Марий Эл растения – башмачка настоящего, или желтого *Suhrpedium calceolus* L. (Красная ..., 2013). Исследования *S. calceolus* были проведены в Волжском, Куженерском, Моркинском и Новоторъяльском районах Республики Марий Эл в разных фитоценозах (Животовский, Османова, 2018, 2020). Мы также проанализировали списки видов по шести экогеографическим агрегациям (Османова и др., 2019) и данные по всем видам (Цыганов, 1983). Материал обрабатывали с помощью четырех почвенных шкал Цыганова (увлажнения (Hd), солевого режима (Tr), богатства азотом (Nt), кислотности (Rc)), а также шкалы освещенности–затенения (Lc).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фитоиндикационный индекс разнообразия среды. Для того чтобы определить индекс разнообразия среды, мы допускаем отрицательное значение перекрытия диапазонов, т.е. когда $\max(L) < \min(R)$ (рис. 2). Отметим, что абсолютное значение перекрытия не превышает размера шкалы. Поэтому мы вводим фитоиндикационный индекс разнообразия среды (ФИРС, Φ) данного местообитания по данной шкале s на основе нормированного значения перекрытия диапазонов всех видов, представленных в данном местообитании:

$$\Phi_s = 0.5 \left[1 + \frac{\max_{i=1, \dots, k} (L_i) - \min_{i=1, \dots, k} (R_i)}{D_s - 1} \right],$$

где Φ_s – это ФИРС для данной шкалы s ; $\max_{i=1, \dots, k} (L_i)$ – максимальное значение левых (минимальных) границ (L_i) диапазонов этой шкалы для видов $i = 1, 2, \dots, k$; $\min_{i=1, \dots, k} (R_i)$ – минимальное значение правых (максимальных) границ (R_i) диапазонов этой шкалы; D_s – размер (число дискретных ступеней) шкалы от 1 до s . Нормирование (деление на $D_s - 1$) делает индекс безразмерным и поэтому позволяет сравнивать разные шкалы, а также проводить усреднение по шкалам.

Чем менее разнообразны условия среды по отношению к данной экологической шкале, тем больше перекрытие диапазонов видов в данном местообитании и тем меньше значение ФИРС по этой шкале. Напротив, чем разнообразнее условия среды по этой шкале, тем меньше перекрытие диапазонов обитающих видов и тем больше значение ФИРС. Теоретически наименьшее значение ФИРС – 0, которое могло бы быть достигнуто, если бы левые края диапазона всех видов местообитания были бы равны 1, а их правые края – размеру шкалы (D_s). Фактически же это малореально, хотя таких видов немало для разных шкал. Например, среди использованных нами шкал Цыганова имеются 50 таких видов из 2325 по шкале Lc, 9 видов из 1536 по шкале Nt, 104 вида из 1640 по шкале Rc; по шкалам Hd и Tr таких видов нет, однако есть виды, диапазоны которых занимают большую часть этих шкал. Теоретически максимальное значение ФИРС – 1, если в данном фитоценозе имеются по крайней мере два вида с длиной диапазона 1, причем один из них представляет крайний левый край шкалы, а другой – правый. (Для одновидового сообщества максимальное значение ФИРС – 0.5). Однако по почвенным шкалам Цыганова оно недостижимо, так как длины диапазонов всех видов не меньше 3, за исключением



Рис. 2. Условный пример отрицательного значения перекрытия диапазонов трех видов.

армерии альпийской *Armeria alpine* Willd с длиной диапазона 2 по шкале Tr (Цыганов, 1983).

Наряду с частными значениями ФИРС по отдельным шкалам введем общее значение индекса как среднее по S использованным шкалам:

$$\bar{\Phi} = \frac{1}{S} \sum_{s=1}^S \Phi_s.$$

Доверительный интервал оценки ФИРС. Из представленных выше формул можно получить точечную оценку ФИРС. При выборе метода определения доверительного интервала значений ФИРС важно учесть вероятностную природу его возможных случайных колебаний для данного местообитания. Действительно, в пределы выбранной пробной площадки могут случайно не попасть какие-то виды данного биоценоза ввиду малого размера пробного участка либо из-за невозможности охватить всю средовую гетерогенность из-за редкости видов. Поэтому подходящие статистические процедуры должны следовать такой структуре случайностей. Одна из них – это так называемая процедура складного ножа (СН) (Sokal, Rolf, 1995). Согласно этой процедуре (применительно к индексу ФИРС) из списка k видов убирается поочередно по одному виду и вычисляется оценка индекса по оставшимся $k - 1$ видам. Опишем ее детально.

Пусть Φ – значение какого-либо индекса, определяемого по списку k видов. Это может быть значение ФИРС по отдельной шкале s (Φ_s), либо среднее значение по нескольким шкалам ($\bar{\Phi}$), либо любая другая их функция. Пусть $\Phi_{(i)}$ – моделируемое значение этого индекса, которое определяется по тому же списку, но с вычеркнутым из него видом под номером i . Таких моделируемых значений будет k (по числу видов в списке). Определим по набору этих модельных значений их СН-среднее ($\tilde{\Phi}$) и стандартное отклонение (СН-ошибку, s_{Φ}):

$$\tilde{\Phi} = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k \Phi_{(i)}, \quad s_{\Phi} = \sqrt{\frac{k-1}{k} \sum_{i=1}^k (\Phi_{(i)} - \tilde{\Phi})^2}.$$

Значение $\tilde{\Phi}$, определенное методом складного ножа, может быть близким к исходной оценке Φ , полученной по всем k видам, или значительно отклоняться от нее. В последнем случае исходная оценка Φ является смещенной, вместо нее берется значение $\tilde{\Phi}$. Стандартное отклонение (s_{Φ}) трактуется как его статистическая ошибка.

Особое внимание следует обратить на случаи повторов одних и тех же видов в флористическом списке данного местообитания. Это относится в основном к древесным растениям, когда вид представлен в двух или более ярусах. При анализе проективного покрытия ярусность важно учитывать, однако для анализа диапазонных характеристик этого не требуется, так как оцениваются условия среды, позволяющие данному виду существовать в любом статусе. Введение повторов видов не повлияет на точечную оценку значений ФИРС, так как их диапазоны идентичны по всем шкалам, но может повлиять на оценку доверительного интервала, так как СН-процедура основана на сокращении списка на один вид. При наличии повторов эта процедура убирает вид из одного яруса, но оставляет его в другом ярусе, и поэтому повторы в этой процедуре фактически не участвуют. Поэтому при оценке доверительного интервала методом СН предлагаем представлять вид однократно вне зависимости от его встречаемости в разных ярусах. По той же причине нельзя использовать бутстреп-процедуру, так как она приводит к появлению повторов видов из-за того, что любой вид может попасть несколько раз в моделируемую бутстреп-выборку.

Отметим возможные проблемы в СН-оценках. Если по данной шкале имеются два вида или более с одинаковым максимальным значением левых границ диапазонов и два вида или более с одинаковым минимальным значением их правых границ, то процедура СН окажется неэффективной, так как все $\Phi_{(i)}$ будут равны оценке Φ , из-за

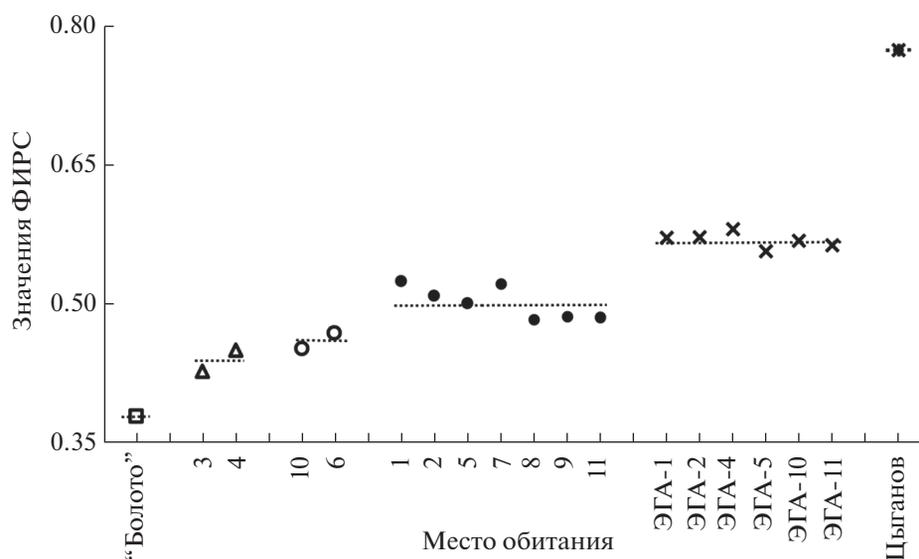


Рис. 3. Значения фитоиндикационного индекса разнообразия среды (ФИРС) ($\bar{\Phi}$) по четырем почвенным шкалам и шкале освещенности–затенения для различных типов местообитаний. Пунктирной линией отмечены средние значения ФИРС по группам местообитаний.

чего Φ будет совпадать с $\bar{\Phi}$, а стандартная ошибка будет равна 0. При оценке по нескольким шкалам возможность такого совпадения невелика, но по отдельным шкалам возможна. В таком случае можно применить более сложную СН-процедуру с вычеркиванием двух или более видов (здесь не описана из-за ее сложности).

ФИРС для разных типов местообитаний с разным уровнем гетерогенности. Мы рассчитали и проанализировали оценки ФИРС ($\bar{\Phi}$) по указанным выше пяти шкалам Цыганова для разных местообитаний (табл. 1). Согласно полученным значениям ФИРС, местообитания сгруппировались и расположились ступенчато (рис. 3). Для местообитания "болото", где разнообразие условий среды наиболее однородное среди изученных нами местообитаний, значение ФИРС оказалось минимальным (0.381) (табл. 1). На рис. 3 это местообитание занимает первую ступень. Действительно, анализ флористического списка видов этого местообитания (багульник болотный *Ledum palustre* L., вахта трехлистная *Menyanthes trifoliata* L., вереск обыкновенный *Calluna vulgaris* (L.) Hull, водяника черная *Empetrum nigrum* L., голубика *Vaccinium uliginosum* L., клюква болотная *Oxycoccus palustris* Pers., морозника арктическая *Rubus chamaemorus* L., подбел многолистный *Andromeda polifolia* L., пушица влагалищная *Eriophorum vaginatum* L., росянка круглолистная *Drosera rotundifolia* L., сабельник болотный *Comarum palustre* L., хамедафна болотная *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench) показал, что по всем четырем почвенным шкалам Цыганова (увлажнения, солевого режима, богатства азотом и кислотности), а также по шкале освещенности–затенения диапазоны всех видов

перекрываются, а в ряде случаев полностью совпадают.

Так как местообитание "болото" относительно однородно по условиям среды, то для сравнения был проанализирован максимально разнородный материал по почвенным шкалам и шкале освещенности–затенения: 2362 вида сосудистых растений подзоны хвойно-широколиственных лесов европейской части России (Цыганов, 1983). Сравнимые диапазоны шкал в большинстве случаев не перекрываются. Следовательно, это местообитание (большая по площади территория) неоднородно. Подтверждением этого стало высокое значение ФИРС – 0.775 (табл. 1). На рис. 3 это самая верхняя ступень. Между этими местообитаниями, крайними по гетерогенности условий среды и значениям ФИРС, расположились другие исследованные нами местообитания.

Анализ флористических списков 11 местообитаний редкого вида *S. calceolus* по шкалам Цыганова и значениям ФИРС ($\bar{\Phi}$) позволили распределить эти местообитания на три группы (рис. 3). В первую группу попали местообитания 3 и 4 *S. calceolus* со значениями ФИРС 0.429 и 0.452 соответственно, они наиболее однородны. Причиной их меньшей гетерогенности стало влияние антропогенного фактора. В местообитании 3 (Кужнерский р-н, ур. Нолькин Камень, склон южной экспозиции к левому притоку р. Нолька) была проведена выборочная рубка древостоя. Растительный покров был нарушен, а флористический состав был представлен всего девятью видами (табл. 1). Местообитание 4 (Моркинский р-н, близ д. Коркатово, склон северо-западной экспозиции горы Коркан-Курык, отвалы каменного

Таблица 1. Характеристики местообитаний и значения фитоиндикационного индекса разнообразия среды (ФИРС)

Местообитания	Ассоциация	Число видов	ФИРС	СН-оценка ФИРС
“Болото”	Кустарничково-сфагновая	12	0.381	0.377 ± 0.0238
Местообитания <i>C. calceolus</i>				
1	Молодой березняк елово-сосновый мшистый	29	0.526	0.524 ± 0.0246
2	Ельник липово-осоковый	37	0.510	0.509 ± 0.0267
3	Сосново-елово-лещиновый ландышево-коротконожко-орляковый лес	9	0.429	0.424 ± 0.0139
4 (2009 г.)	Березово-елово-сосновый лес	8	0.452	0.447 ± 0.0200
4 (2018 г.)	То же	27	0.508	0.506 ± 0.0279
5	Березняк с елью и сосной шершаво кульбабо-кошачьялапково-мшистый	14	0.502	0.498 ± 0.0279
6	Сосняк березово-ландышево-костяничный	25	0.470	0.469 ± 0.0321
7	Ельник ландышево-осоко-костяничный	32	0.523	0.520 ± 0.0271
8	Ельник березовый разнотравно-костяничный	32	0.484	0.484 ± 0.0075
9	Сосняк березово-еловый ландышево-костянично-папоротниковый	39	0.488	0.487 ± 0.0212
10	Сосняк елово-зеленомошный	20	0.454	0.453 ± 0.0129
11	Сосняк осоково-кисличный	32	0.487	0.487 ± 0.0044
Экогеографические агрегации				
ЭГА-1	Экогеографические единицы, территориально близкие друг к другу и обитающие в сходных почвенных и иных условиях, объединены в экогеографические агрегации	107	0.573	0.573 ± 0.0094
ЭГА-2		114	0.573	0.573 ± 0.0100
ЭГА-4		45	0.582	0.581 ± 0.0240
ЭГА-5		110	0.558	0.558 ± 0.0069
ЭГА-10		104	0.570	0.569 ± 0.0225
ЭГА-11		118	0.565	0.564 ± 0.0108
Тотальные данные (Цыганов, 1983)	Сосудистые растения подзоны хвойно-широколиственных лесов европейской части России	2362	0.775	0.775

карьера из мелкого щебня, мергеля, извести) было обследовано в 2009 г. В 2008 г. это местообитание *C. calceolus* в результате расширения дороги и очистки площади для собственных нужд работниками Коркатовского каменного карьера было нарушено, поэтому видовой состав стал очень бедным (табл. 1). Семь местообитаний *C. calceolus* (1, 2, 5, 7, 8, 9, 11) представляют собой ненарушенные фитоценозы с большим разнообразием условий среды, значение ФИРС для них варьирует от 0.484 до 0.526 (табл. 1). Местообитания 6 и 10 оказались промежуточными между предыдущими группами по значениям ФИРС (0.470 и 0.454 соответственно) из-за особенностей почвенных

условий (они расположены в зоне Марийско-Вятского увала).

Были проанализированы также списки видов растений, входящих в экогеографические агрегации (ЭГА), каждая из которых состояла из нескольких экогеографических единиц (ЭГЕ), территориально близких друг к другу и обитающих в сходных почвенных и иных условиях (Османова и др., 2019). Несмотря на то что по макропараметрам условий среды ЭГА внутренне однородны (Османова и др., 2019), значения ФИРС для них оказались более высокими (табл. 1, рис. 3), что указывает на наличие микрогетерогенности занимаемой ими территории, поскольку ЭГА занимают большие площади, чем площади ранее рассмотренных местообитаний.

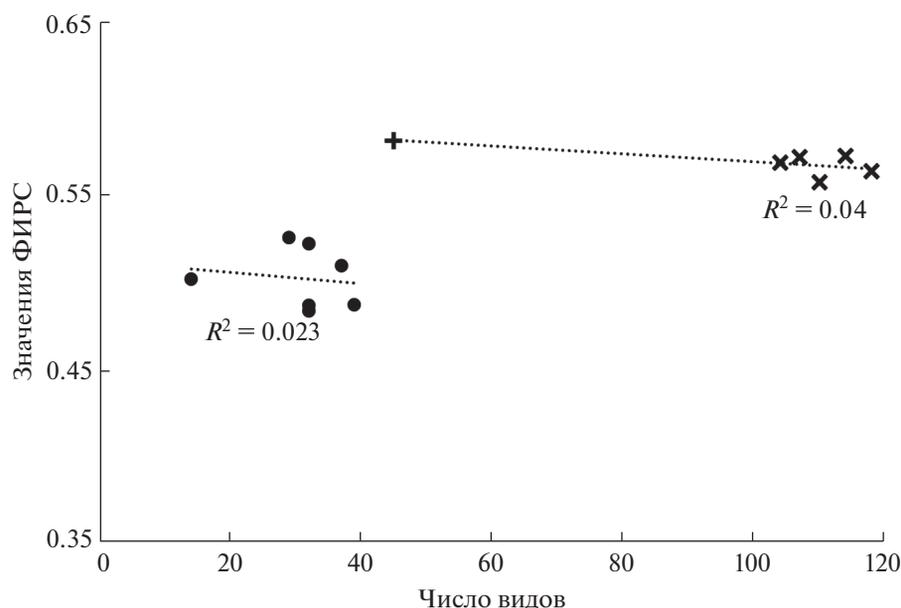


Рис. 4. Отсутствие положительной взаимосвязи значений фитоиндикационного индекса разнообразия среды и числа видов. Обозначения местообитаний те же, что на рис. 3: черные кружочки – ненарушенные ассоциации с *C. calceolus*, крестики – ЭГА (знаком “плюс” отмечена ЭГА-4, включающая в себя всего 45 видов); пунктиром отмечены линии регрессии; R^2 – коэффициент детерминации (для ЭГА вычислен без учета ЭГА-4).

Таким образом, приведенные выше примеры наглядно показывают, что значение ФИРС оценивает гетерогенность местообитания по совокупности видов растений с использованием экологических шкал.

ФИРС и число видов. Можно было бы предположить, что значение ФИРС определяется числом видов (рис. 3). На самом же деле причинной положительной связи между ними нет. Действительно, различия между группами на рис. 3 по значениям ФИРС вызваны либо нарушением местообитаний, либо увеличением площади местообитания, что ведет к увеличению как гетерогенности условий, так и числа видов. Причинно же ФИРС и число видов не взаимосвязаны: ФИРС представляет собой совсем иной, независимый от числа видов, параметр местообитания. Из табл. 1, например, следует, что число видов в местообитании “болото” больше, чем в местообитаниях 3 и 4, однако значения ФИРС там меньше. Далее, в ЭГА-4 число видов намного меньше, чем в других ЭГА, однако значение ФИРС для него наибольшее среди ЭГА (табл. 1). Наконец, внутригрупповые положительные корреляции между значениями ФИРС и числом видов практически отсутствуют (рис. 4).

Следующий пример показывает, что местообитания с одинаковым числом видов могут значительно различаться по гетерогенности условий среды и, соответственно, по значениям ФИРС. Нами были заложены небольшие пробные площадки в двух разных фитоценозах (в ельнике и в экотонном сообществе), содержащие по 14 видов.

Значения ФИРС для них оказались равными 0.410 и 0.523 соответственно (СН-оценки 0.410 ± 0.0042 , 0.515 ± 0.0495). Этот пример свидетельствует о том, что значение ФИРС может увеличиться при внедрении чужеродных видов, если местообитание имеет соответствующие ниши с подходящими условиями.

Следует также иметь в виду, что действие общего экологического фактора может привести к одновременному изменению обоих параметров – числа видов и значения ФИРС. Например, в 2018 г. в местообитании 4 мы повторно провели геоботаническое описание. Число видов за десятилетие, прошедшее после антропогенного воздействия в 2008 г., увеличилось с 8 до 27, возросло и значение ФИРС – 0.508 (табл. 1), т.е. возобновляемый растительный покров стал “заполнять” микрониши этого местообитания видами с разными экологическими диапазонами, в результате чего увеличилось и число видов, и значение ФИРС.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Индекс ФИРС оценивает в терминах диапазонных шкал, сколь разнообразны экологические ниши, освоенные растениями в данном местообитании в данный момент времени. Если значения индекса невелики, это еще не значит, что данное местообитание однородно по условиям среды, однако это значит, что по какой-то причине там обитают растения со сходными диапазонами экологических шкал, т.е. ими освоены ниши со сходными условиями среды. Если же значения индекса зна-

чительны, то это можно интерпретировать как большее число освоенных ниш к данному моменту времени.

ФИРС оценивается соответственно по максимальным и минимальным значениям левых и правых концов диапазонов видов данного местообитания. Можно ввести и другие индексы разнообразия по диапазонным шкалам, например, используя не крайние элементы порядковых рядов, как для ФИРС, а номера T :

$$\Phi_{T_s} = 0.5 \left[1 + \frac{\max_{i=1, \dots, k}^{k-T+1}(L_i) - \min_{i=1, \dots, k}^T(R_i)}{D_s - 1} \right].$$

Для исследованного выше индекса ФИРС $T = 1$. Взяв $T = 2$, получим подобный ФИРС индекс, основанный на вторых по рангу величинах L и R . Можно взять $T = 3$ (третьи по порядку L и R) и т.д. Предварительный анализ показал, что значения ФИРС при $T = 1$ более контрастные, чем при $T > 1$.

Таким образом, индекс ФИРС позволяет оценить разнообразие ниш, освоенных растениями в данном местообитании.

Работа выполнена в рамках гостемы ГЗ 0112-2019-0002 (подтема “Эколого-генетическая структура вида”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Булохов А.Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск: БГУ, 2001. 296 с.
 Викторов С.В., Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д. Введение в индикационную геоботанику. М.: Изд-во МГУ, 1962. 227 с.
 Животовский Л.А., Османова Г.О. Эколого-географический подход к выявлению популяционной структуры вида у растений // Экология и география растений и растительных сообществ: Труды конф. Екатеринбург: Гуманитарный ун-т, 2018. С. 282–285.

Животовский Л.А., Османова Г.О. Экогеографические единицы и охрана внутривидового разнообразия // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 124–136.
 Зубкова Е.В. О некоторых особенностях диапазонных экологических шкал растений Д.Н. Цыганова // Изв. СамарНЦ РАН. 2011. Т. 13. № 5. С. 48–53.
 Зубкова Е.В., Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы “EcoScaleWin”. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. гос. ун-та, 2008. 96 с.
 Корчагин А.А. Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука, 1971. 216 с.
 Красная книга Республики Марий Эл. Т. Растения. Грибы / Сост. Богданов Г.А., Абрамов Н.В., Убранавичюс Г.П., Богданова Л.Г. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. 324 с.
 Османова Г.О., Богданов Г.А., Животовский Л.А. Выделение многовидовых экогеографических агрегаций редких видов растений в целях организации охраняемых природных территорий (на примере флоры Республики Марий Эл) // Экология. 2019. № 5. С. 373–377.
 Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
 Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
 Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. 3 Aufl. Wien; New York: Springer-Verlag, 1964. 865 s.
 Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulsen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe] // Scripta Geobotanica. V. 18. Gottingen: Verlag Erich Goltze KG, 1991. 248 s.
 Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora / Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977. H. 64. S. 1–208.
 Sokal R.R., Rolf F.J. Biometry. 3rd ed. N.Y.: W.H. Freeman & Co., 1995. 887 p.

Phyto-Indicator of Variation in Environmental Conditions

L. A. Zivotovsky^{1, #} and G. O. Osmanova²

¹Institute of General Genetics RAS, ul. Gubkina 3, Moscow, 119991 Russia

²Mary State University, pl. Lenina 1, Yoshkar-Ola, Mari El Republic, 424000 Russia

[#]e-mail: levazh@gmail.com

A new index, phyto-indicator of variation in environmental conditions (PHIVE) is introduced based on the normalized lengths of intersection of the ecological scale ranges of all plant species that grow in the site. The PHIVE evaluates in terms of range scales how diverse the ecological niches are that have been inhabited by plants in the given site at given time. The index can be applied to a single scale, as well as represent averaged data for a set of scales. The method is demonstrated using the D.N. Tsyganov ecological scales for a variety of habitats, from relatively homogeneous to extremely heterogeneous. It is shown that there is no causal relationship between the value of PHIVE and the number of species, i.e. they evaluate different aspects of diversity. Along with other indicators of population structure, PHIVE can test changes in the conditions of plant habitats.

УДК 581.524.342

РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ *Pinus sylvestris* L. В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ И РЕДКОЛЕСЬЯХ

© 2021 г. В. В. Горшков*, **, Н. И. Ставрова*, П. Н. Катютин*, @, А. Ю. Лянгузов***

*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

**Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
Институтский пер., 5, литер У, Санкт-Петербург, 194021 Россия

***Санкт-Петербургский государственный университет,
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

@E-mail: PauRussia@binran.ru

Поступила в редакцию 04.04.2018 г.

После доработки 03.07.2018 г.

Принята к публикации 03.07.2018 г.

Исследованы виталитетная структура древостоев и годичный прирост стволов особей сосны обыкновенной разных категорий состояния в северотаежных средневозрастных лишайниковых сосновых лесах и редколесьях (Кольский п-ов). Установлено, что в древостоях сосновых лесов и редколесий по числу преобладают (60–75%) ослабленные и сильно ослабленные особи, доля здоровых не превышает 20%, но по запасу составляет не менее 30%. Отмечено, что через 30–85 лет после пожара радиальный прирост деревьев сосны в изученных сообществах снижается в 1.5–3.5 раза, а площадь годичного кольца увеличивается в 1.5–5 раз. Обнаружено, что дифференциация деревьев разных категорий состояния по приросту достоверно проявляется начиная с 50 лет после пожара. Зафиксировано, что соотношение значений площади годичного кольца здоровых, ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих особей в сосновых лесах и редколесьях составляет соответственно 8 : 5 : 2.5 : 1 и 11 : 5.5 : 3.5 : 1. Показано, что различия ресурсных потенциалов сосновых редколесий и лесов (1 : 1.6) проявляются на уровне сообществ, но не проявляются на уровне отдельных особей.

DOI: 10.31857/S0002332921020053

Годичный прирост деревьев формируется под влиянием большого числа внутренних и внешних по отношению к особи факторов. В качестве основных внутренних факторов выступают видовая специфика, генетические различия, возраст, онтогенетическое состояние (Крамер, Козловский, 1983; Methods ..., 1990; Ваганов, Шашкин, 2000; Vaganov *et al.*, 2006). Среди внешних факторов выделяются внутриценотические, связанные с внутри- и межвидовой конкуренцией особей в лесных сообществах; экотопические, обусловленные характеристиками почвообразующих пород, почв и климата; природные катастрофические (массовые ветровалы, пожары, инвазии вредителей) и антропогенные (рубки, пожары, мелиорации, промышленное загрязнение) нарушения (Methods ..., 1990; Schweingruber, 1996).

Ряд аспектов влияния внешних факторов на прирост древесных растений привлекает особое внимание исследователей. Это прежде всего касается климатических изменений (Битвинскас, 1974; Fritts, 1976; Бузыкин и др., 1986; Шиятов, 1986; Ва-

ганов и др., 1996; Briffa *et al.*, 1996; Monserud, Sterba, 1996; Шашкин, Ваганов, 2000; Моисеев, 2002; Алексеев, Сорока, 2003; Кузьмин и др., 2011; Николаева и др., 2015; Vacek *et al.*, 2017) и различных видов антропогенного воздействия (Björkdahl, Eriksson, 1989; Ярмишко, 1997; Pärn, 2003; Ярмишко, Ярмишко, 2004; Wilczyński, 2006; Danek, 2007; Черненькова и др., 2012; Juknys *et al.*, 2014; Махныкина и др., 2017; Ярмишко и др., 2017; Vacek *et al.*, 2017).

В меньшей степени изучена проблема связи показателей роста с внутриценотическими факторами, конкурентными отношениями особей в составе древостоев и ценопопуляций древесных видов (Буяк, Карпов, 1983; Бузыкин и др., 1986; Nilsson, Gemmel, 1993; Monserud, Sterba, 1996; Bigler, Bugmann, 2003; Горшков, Катютин, 2009; Das, 2012), проявляющимися, в частности, в естественной дифференциации деревьев по степени развития и уровню жизненного состояния (Алексеев, 1989; Solberg, 1999; Бебия, 2000; Торлопова, Ильчуков, 2003; Dobbertin, 2005; Демидко, 2006;

Таблица 1. Характеристики древостоев *Pinus sylvestris* в лишайниковых сосновых лесах и редколесьях

№ ПП	Размер ПП, га	Древесный ярус				
		возраст, лет	$D_{1,3}$, см	высота, м	число деревьев, экз./га	S , м ² /га
Сосняк лишайниковый						
97	0.10	70	10.8	9.8	1670	15.29
82	0.15	313*	35.6	17.7	40	3.98
		76	13.5	12.6	667	9.54
81	0.10	315*	48.1	14.0	10	1.82
		76	13.0	10.1	1080	14.33
Сосновое лишайниковое редколесье						
56	0.10	68	10.1	8.0	970	7.77
92	0.15	188*	34.2	12.0	13	1.19
		85	11.8	9.2	453	4.95
96	0.15	73	20.0	9.3	293	9.20

Примечание. ПП – пробная площадь; $D_{1,3}$ – диаметр на высоте 1.3 м; S – сумма площадей сечений. * – деревья допозарного происхождения.

Демидко и др., 2010; Ставрова и др., 2010; Горшков и др., 2013).

Цель исследования – оценка возрастной динамики радиального прироста (по ширине и площади годичных слоев) деревьев сосны обыкновенной разных категорий жизненного состояния в средневозрастных северотаежных сосновых лесах и редколесьях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено на территории Кольского п-ова в районе среднего течения р. Лива (67°30′–68°10′ с.ш., 33°57′–34°21′ в.д.) в лишайниковых сосновых лесах с суммой площадей сечений 14–16 м²/га и лишайниковых сосновых редколесьях с суммой площадей сечений 7–9 м²/га и средней плотностью соответственно 1200 и 650 шт./га (табл. 1), сформировавшихся после катастрофических пожаров 20-х годов прошлого века. На территории исследований не проводились лесохозяйственные мероприятия.

Лишайниковые сосновые леса и редколесья распространены на вершинах и склонах холмов и речных террасах, сложенных песчаными, ледниковыми и водно-ледниковыми отложениями. На этих высоководопроницаемых и бедных элементами минерального питания почвообразующих породах под сосновыми лесами и редколесьями формируются почвы, относящиеся к отделу Al–Fe-гумусовых почв: подзолы иллювиально-железистые ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-малогумусовые, песчаные, среднескелетные (Шишов и др., 2004). Они отличаются коротким почвенным профилем (до 60 см) и накоплением

оксалаторастворимых соединений Al и Fe в иллювиальном горизонте при низком содержании в нем (не более 1.5%) фульватного гумуса (Никонов, 1987; Переверзев, 2004).

В исследованных сообществах основу древесного яруса (70–100% по запасу) составляют особи *Pinus sylvestris* L. послепожарного происхождения. Допожарный компонент, возраст которого превышает давность последнего пожара, представлен единичными экземплярами только в трех сообществах (табл. 1). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. В мохово-лишайниковом покрове преобладают лишайники рода *Cladonia* (*C. stellaris* (Opiz.) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Nyl., *C. mitis* (Sandst.) Hustich). Среди мхов встречаются в основном *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt. и *Dicranum polysetum* Sw.

Исследования выполнены на 6 постоянных пробных площадях (ППП) размером 0.10–0.15 га (3 ППП в лишайниковых лесах и 3 ППП в лишайниковых редколесьях). На каждой пробной площади у 30–100 деревьев сосны обыкновенной в возрасте 70–80 лет (первое послепожарное поколение, формирующее основу древостоя) буравом Пресслера отбирали керны на высоте 1.3 м. Измерение радиального прироста проводилось по общепринятым методикам (Шиятов, 1986; Methods ..., 1990) с использованием микроскопа МБС-10 и полуавтоматической установки LINTAB-6 с точностью 0.01 мм.

Категории жизненного состояния 70–80-летних деревьев сосны обыкновенной определялись с учетом имеющихся рекомендаций (Алексеев В.А., 1989; Алексеев А.С., 1990; Ярмишко, 1997; Мето-

ды ..., 2002; Ярмишко и др., 2003; Санитарные ..., 2006) на основе сравнения плотности кроны с плотностью кроны эталонной особи, принимаемой за единицу. Эталонная особь представляет собой растение с минимальным угнетением, которое максимально реализует потенциальные возможности роста и развития вида в данных условиях местопроизрастания. Плотность ее кроны максимальна для данного вида. Выделяли 5 категорий состояния: I – неугнетенные (здоровые) особи – относительная плотность кроны (CD) $> 0.75-1.0$, II – умеренно угнетенные (умеренно ослабленные) особи – $CD > 0.5-0.75$, III – сильно угнетенные (сильно ослабленные) особи – $CD > 0.25-0.5$, IV – усыхающие особи – $CD > 0-0.25$, V – сухие особи.

Оценка участия деревьев разного состояния в формировании древесного яруса проводилась как по числу особей, так и по запасу древесины. Доля участия каждого дерева в формировании общего запаса рассчитывалась на основе условной величины – произведения площади ствола на высоте 1.3 м на высоту дерева.

Для расчета площади годичного кольца деревьев могут быть использованы разные методические подходы (Волков, Тартаковский, 2011). В данной работе на основании измеренных величин рассчитывали средние показатели линейного радиального прироста и площади годичного кольца древесины у живых деревьев *P. sylvestris*, согласно разработанному нами методу (Лянгузов и др., 2017). Была проанализирована динамика радиального роста особей в интервале давности пожара 30–85 лет. Исходные данные были сгруппированы по типам леса (сосновое редколесье и сосняк лишайниковый) и категориям жизненного состояния особей.

Для каждого дерева вычисляли приближенные значения площади годичных колец, предполагая, что годичное кольцо представляет собой разность кругов с соседними радиусами. Годичный радиальный прирост (P) каждого дерева был представлен числовым рядом P_1, \dots, P_n (мм) за период от условно первого года (первый радиус R_1) до последнего. Радиусы колец (R) вычисляли последовательным суммированием $R_1 = P_1, R_2 = R_1 + P_2, R_3 = R_2 + P_3, \dots, R_n = R_{n-1} + P_n$ (или обратной процедурой вычитания из полного радиуса ствола $R_{n-1} = R_n - P_n \dots$). Затем последовательно вычисляли площади кругов по формуле $S_i = \pi R_i^2$. Для расчета площади годичного прироста (dS_i) древесины из площади большего вычитали площадь меньшего круга ($dS_i = S_i - S_{i-1}$).

Для обработки и представления результатов использовали написанный нами скрипт на свободном языке программирования R (The Comprehensive...). Скрипт решал задачи предварительной

сортировки данных, вычисления площади годичных колец, группировки значений по статусу деревьев и временным интервалам, оценивания параметров распределения показателей с помощью бутстрэп-метода, построения графиков.

Для выявления основных закономерностей изменения (или стабильности) исследуемых показателей значения массивов данных разделяли по временным интервалам (1945–1966–1982–1996–2015 гг.) на четыре группы. Для анализа результатов с помощью метода бутстрэпа оценивали медианное (непараметрическое среднее) значение показателя (толщина и площадь годичного кольца) в каждой группе и процентиля (2.5, 17, 83, 97.5) выборки. Найденные значения представляли графически в виде “ящик-с-усами”. Значимость различий показателей в разных группах оценивали с использованием медианного теста.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределения деревьев сосны обыкновенной по категориям жизненного состояния в двух разных условиях местопроизрастания достоверно различаются (медианный тест: ММТ = 8.59, $p < 0.01$). В лишайниковых лесах в составе древесного яруса по числу преобладают сильно ослабленные (40%) особи и приблизительно одинаково (~20%) представлены здоровые, ослабленные и усыхающие (рис. 1а). Древесный запас в равной мере (~30%) распределен между здоровыми, ослабленными и сильно ослабленными. В лишайниковых редколесьях (рис. 1б) по числу преобладают ослабленные и сильно ослабленные особи (в сумме ~75%). Основной вклад в формирование запаса древостоя вносят ослабленные особи (40%), доли здоровых и сильно ослабленных составляют соответственно 30 и 25%. Особи крайних категорий состояния (здоровые и усыхающие) отличаются противоположным соотношением доли участия по числу и запасу. Это свидетельствует о том, что в древостоях средневозрастных северотаежных сосновых лесов продолжается интенсивный процесс дифференциации и отпада наиболее ослабленных особей. Аналогичные закономерности виталитетной структуры были выявлены и в 140-летних древостоях сосны кедровой в условиях южной тайги на территории Западной Сибири (Демидко и др., 2010).

В лишайниковых лесах у 70–80-летних деревьев независимо от уровня жизненного состояния 55 лет назад (через 30 лет после пожара) радиальный прирост не имел достоверных различий и составлял в среднем 1.5 мм/год. Через 30–85 лет после пожара у всех категорий особей происходило последовательное снижение радиального прироста, на фоне которого наблюдалось расслоение по скорости роста (рис. 2а). За указанный период радиальный прирост здоровых деревьев снизился в 1.8, сильно ослабленных и ослабленных – в 2.3–

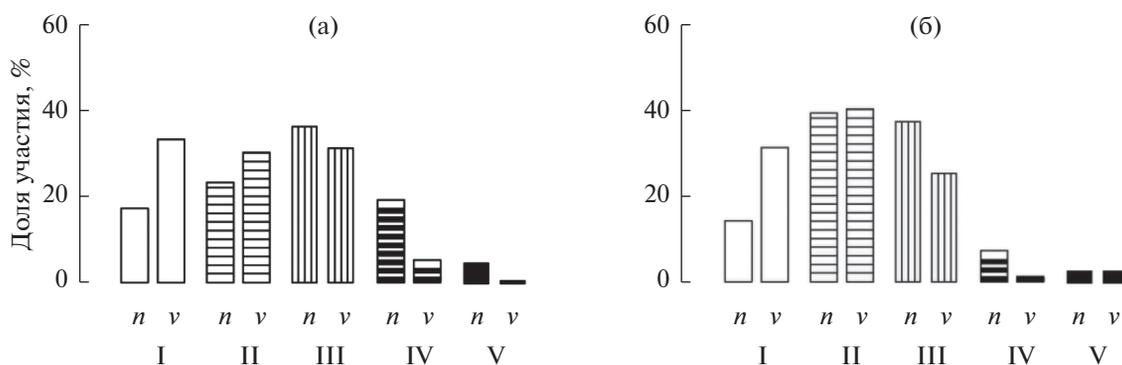


Рис. 1. Виталитетные спектры древостоев сосны обыкновенной в лишайниковых сосновых лесах (а) и редколесьях (б) Кольского п-ва с давностью пожара 85 лет. *n* и *v* – встречаемость различных категорий жизненного состояния, % общего числа особей и % запаса древесины соответственно. I–V – здоровые, ослабленные, сильно ослабленные, усыхающие и сухие соответственно.

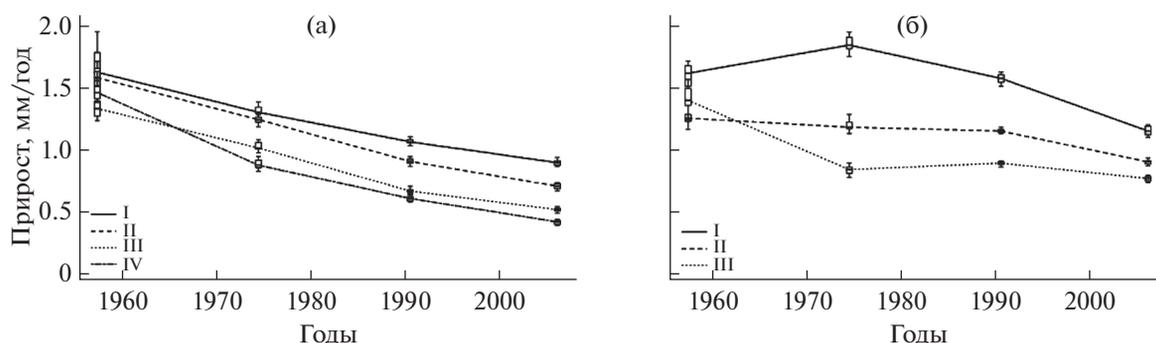


Рис. 2. Динамика радиального прироста деревьев сосны обыкновенной разных категорий состояния в процессе послепожарного восстановления лишайниковых сосновых лесов (а) и редколесий (б). I–IV – категории состояния: здоровые, ослабленные, сильно ослабленные, усыхающие соответственно; для рис. 2 и 3.

2.5, усыхающих – в 3.5 раза. Достоверные различия радиального прироста у особей, имеющих разный уровень жизненного состояния, начали проявляться через 50 лет после пожара. К концу анализируемого периода (через 85 лет после пожара) деревья всех категорий состояния имели достоверные (но не более чем двукратные) различия по значениям радиального прироста (рис. 2а).

В южно-таежных кедровых лесах устойчивое соответствие между радиальным приростом и жизненным состоянием деревьев сосны кедровой сибирской было отмечено после 70 лет. За последние 30 лет в 140-летних древостоях скорость роста здоровых деревьев была выше, чем ослабленных и сильно ослабленных соответственно в 1.5 и 3 раза (Демидко и др., 2010).

Вариабельность радиального прироста деревьев сосны обыкновенной в лишайниковых лесах, оцененная с помощью коэффициента осцилляции (K_D), в рассматриваемый период сукцессии у здоровых и ослабленных деревьев не изменялась, варьируя от 1.9 до 2.5, а у особей двух низших категорий виталитета она увеличилась от

2.5–3 до 3.7–5. При этом абсолютный диапазон значений радиального прироста у всех категорий особей уменьшился от 3.6–4 до 1.7–2.1 мм (табл. 2).

Площадь годичного кольца 70–80-летних деревьев сосны обыкновенной в лишайниковых сосновых лесах через 30–85 лет после пожара имела принципиально иной характер динамики. При давности пожара 30 лет значения этого показателя у всех категорий особей достоверно не различались и составляли в среднем около ~ 1 см²/год. В период от 30 до 65 лет после пожара у здоровых, ослабленных и сильно ослабленных деревьев площадь годичного кольца увеличилась соответственно в 4, 1.7 и 1.4 раза, а у усыхающих уменьшилась в 2 раза, и в дальнейшем достоверно не изменялась (рис. 3а). Начиная с 50 лет после пожара, площадь годичного кольца у деревьев разных категорий состояния имела достоверные различия и к концу анализируемого периода, через 85 лет после пожара, соотношение площади годичного кольца здоровых, ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих особей составило 8 : 5 : 2.5 : 1.

Таблица 2. Абсолютный диапазон (D) и коэффициент осцилляции (K_D) линейного радиального прироста особей сосны обыкновенной разных категорий состояния в лишайниковых сосновых лесах и редколесьях с разной давностью пожара

Давность пожара, лет	Категория состояния дерева							
	здоровые		ослабленные		сильно ослабленные		усыхающие	
	D , мм	K_D	D , мм	K_D	D , мм	K_D	D , мм	K_D
Лишайниковые сосновые леса								
30	4.0	2.5	3.61	2.3	3.97	3.0	3.75	2.6
50	2.44	1.9	2.72	2.2	2.76	2.8	3.13	3.6
65	2.28	2.3	2.02	2.3	1.91	2.9	2.24	3.8
85	2.07	2.4	1.74	2.5	1.84	3.7	2.10	5.3
Лишайниковые сосновые редколесья								
30	4.19	2.7	3.85	3.2	8.94	6.7	—	—
50	4.68	2.6	3.96	3.5	3.00	3.8	—	—
65	3.13	2.1	3.21	2.9	2.95	3.5	—	—
85	2.89	2.6	2.60	3.0	2.32	3.2	—	—

Примечание. “—” — не определялись; для табл. 2–4.

Диапазон значений площади годичного кольца у здоровых, ослабленных и сильно ослабленных особей сосны обыкновенной в период от 30 до 85 лет после пожара направленно не изменялся, варьируя в основном от ~10 до 14 см²/год (табл. 3). За этот же период значение коэффициента осцилляции площади годичного кольца уменьшилось у здоровых деревьев в 6, у ослабленных и сильно ослабленных — в 2–2.5 раза. У усыхающих особей коэффициент осцилляции площади годичного кольца в интервале 30–50 лет после пожара увеличился в 3.5–4 раза и в дальнейшем не изменялся, оставаясь на высоком уровне. При давности пожара 30 лет по значению коэффициента осцилляции выделялись только усыхающие особи, у которых оно было в среднем в 2 раза ниже, чем у здоровых, ослабленных и сильно ослабленных (табл. 3). На стадии средневозрастных древостоев (85 лет после пожара) различия этого показателя у разных

виталитетных групп стали более отчетливыми. Наименьшая вариабельность площади годичного кольца ($K_D = 3$) наблюдалась у здоровых деревьев, у ослабленных и сильно ослабленных она была примерно в 2, а у усыхающих — в 9 раз выше.

В лишайниковых сосновых редколесьях был проанализирован прирост деревьев сосны трех категорий состояния (здоровых, ослабленных и сильно ослабленных), поскольку доля усыхающих особей оказалась очень низкой. В начале анализируемого периода (через 30 лет после пожара) средний радиальный прирост деревьев разных категорий в сосновых редколесьях, также как в сосняках лишайниковых, практически не различался и составлял в среднем 1.4 мм/год. При увеличении давности пожара от 30 до 50 лет у здоровых особей значение прироста выросло до 1.8 мм/год, у ослабленных достоверно не изменилось (1.1 мм/год), у

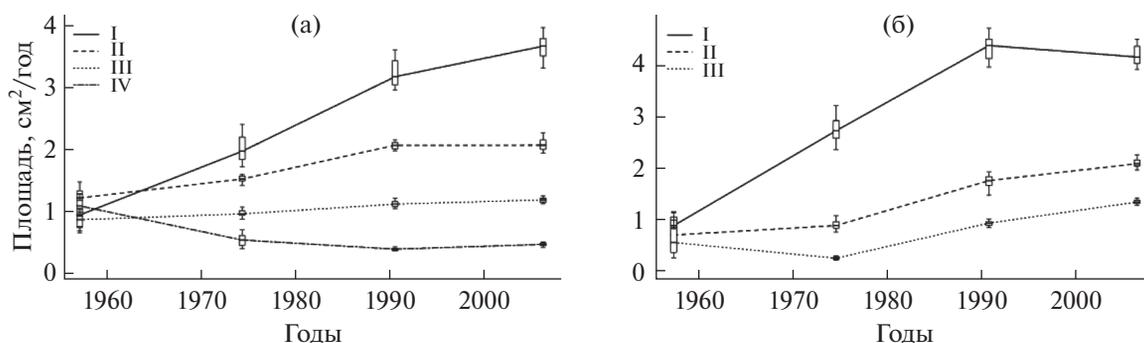


Рис. 3. Динамика площади годичного кольца стволов сосны обыкновенной разных категорий состояния в процессе послепожарного восстановления лишайниковых лесов (а) и редколесий (б).

Таблица 3. Абсолютный диапазон (D) и коэффициент осцилляции (K_D) площади годового кольца особей сосны обыкновенной разных категорий состояния в лишайниковых сосновых лесах и редколесьях с разной давностью пожара

Давность пожара, лет	Категория состояния дерева							
	здоровые		ослабленные		сильно ослабленные		усыхающие	
	D , см ²	K_D	D , см ²	K_D	D , см ²	K_D	D , см ²	K_D
Лишайниковые сосновые леса								
30	14.15	15.6	13.68	11.5	12.21	14.8	7.41	7.0
50	10.97	5.6	12.70	8.5	11.26	12.2	13.13	26.7
65	10.95	3.4	14.33	7.0	10.90	10.1	9.28	27.2
85	9.43	2.6	11.23	5.5	6.92	6.0	10.07	23.9
Лишайниковые сосновые редколесья								
30	10.41	11.8	3.90	5.6	10.23	18.5	—	—
50	13.06	4.8	8.91	10.1	11.45	46.5	—	—
65	13.42	3.1	11.09	6.3	10.59	11.4	—	—
85	17.27	4.1	13.26	6.3	10.48	7.8	—	—

сильно ослабленных уменьшилось до 0.8 мм/год (рис. 26). В конце указанного периода различия значений радиального прироста у особей разных категорий состояния были максимальными. В интервале от 50 до 85 лет после пожара радиальный прирост у здоровых и ослабленных особей снизился соответственно до 1.1 и 0.9 мм, а у сильно ослабленных оставался без изменения. В связи с этим к концу исследованного периода разброс значений приростов особей разных категорий состояния сократился: у крайних категорий он не превышает 1.5 раза.

Абсолютный диапазон значений радиального прироста у особей всех категорий состояния в лишайниковых редколесьях за изученный временной интервал снизился (табл. 2). У здоровых и ослабленных особей снижение было незначительным (примерно в 1.5 раза), а у сильно ослабленных — более существенным (в 4 раза). Коэффициент осцилляции радиального прироста у здоровых и ослабленных деревьев сосны в интервале 30–85 лет после пожара не изменялся, у сильно ослабленных уменьшился в 2 раза (табл. 2).

Площадь годового кольца особей крайних категорий состояния в лишайниковых сосновых редколесьях в начале анализируемого периода при давности пожара 30 лет различалась не более чем в 1.5 раза: 0.88 и 0.55 см²/год у здоровых и сильно ослабленных деревьев соответственно (рис. 36). В период от 30 до 65 лет после пожара у здоровых особей прирост по площади увеличился в 5 раз и затем достоверно не изменялся. У ослабленных особей значимый рост отмечался начиная с давности пожара 50 лет, и в целом за исследованный период площадь годового кольца возросла примерно в 3 раза. У сильно ослабленных деревьев в интервале 30–50 лет наблюдалось сни-

жение площади прироста, а в период от 50 до 85 лет после пожара он увеличился в 5.5 раза. Наибольшая дифференциация особей разных категорий состояния по площади годового прироста отмечалась при давности пожара 65 лет. В конце исследуемого периода соотношение площади годовых колец здоровых, ослабленных и сильно ослабленных особей по отношению к соответствующему значению у усыхающих особей в лишайниковых лесах составило соответственно 11 : 5.5 : 3.5.

Абсолютный диапазон значений площади годового кольца в сосновых лишайниковых редколесьях у здоровых и ослабленных особей возрос за исследованный период соответственно в 1.7 и 3.5 раза, а у сильно ослабленных особей не изменился (табл. 3). Значения коэффициента осцилляции у всех категорий особей в первой половине исследованного периода (до 50 лет после пожара) были выше, чем во второй: у здоровых и ослабленных в 1.5–3, у сильно ослабленных в среднем в 4 раза.

Сравнение характера динамики линейного радиального прироста и площади годового кольца у особей сосны обыкновенной при давности пожара 30–85 лет свидетельствует об их существенных различиях. В лишайниковых сосновых лесах линейный радиальный прирост за указанный временной интервал у особей всех категорий состояния снижался (в среднем в 2 раза). Аналогичное изменение в том же возрастном интервале было зарегистрировано в сосновых культурах на территории Брянской обл. (Марченко и др., 2014). Долговременная тенденция снижения радиального прироста деревьев, следующая за непродолжительным периодом его увеличения в первые годы жизни особей, отмечалась во многих исследованиях для

разных лесообразующих видов бореальных лесов (Щекалев, Тарханов, 2007; Гончарова и др., 2012; Демаков, 2013; Полоскова и др., 2013; Демаков, Андреев, 2014; Николаева и др., 2015; Ярмишко и др., 2017).

В отличие от радиального прироста площадь годичного кольца у большей части особей (за исключением усыхающих) в изученных сообществах как минимум до 65 лет после пожара возрастала. Эта закономерность характерна как для лишайниковых сосновых лесов, так и для лишайниковых редколесий. Для северотаежных сосновых древостоев она отмечалась ранее (Ярмишко и др., 2017).

Дифференциация особей разных категорий состояния по значениям площади годичного кольца выражена значительно четче, чем по значениям линейного радиального прироста: в первом случае различие здоровых и сильно ослабленных особей 3-кратное, во втором – и 1.5–1.8-кратное. Следует отметить, что многие авторы (Антанайтис, Загрев 1969; Алексеев, Лайранд, 1993; Усольцев, 1997) указывали на более высокую объективность показателя площади годичного прироста для отражения динамики годичной продукции древесины.

Изученные типы северотаежных сообществ – лишайниковые сосновые леса и редколесья – заметно различаются по динамике площади годичного кольца особей сосны обыкновенной разных категорий жизненного состояния. У ослабленных и сильно ослабленных особей, составляющих по числу и запасу основу древостоев (60–75%), среднее значение площади годичного кольца в сосняках лишайниковых более высокое, чем в лишайниковых редколесьях. Максимальные различия (30–40%) наблюдаются при давности пожара 50 лет. Стабилизация площади годичного кольца в сосняках лишайниковых (65 лет после пожара) наступает раньше, чем в сосновых редколесьях, где до 85 лет после пожара продолжает увеличиваться прирост ослабленных и сильно ослабленных особей (рис. 2б). Однако к концу периода исследований средние значения площади годичного кольца у ослабленных (2.06 и 2.09 см²/год) и сильно ослабленных (1.15 и 1.34 см²/год) особей в двух типах сообществ достоверно не различались.

Характер динамики коэффициента осцилляции площади годичного кольца у ослабленных и сильно ослабленных особей в двух изученных типах сосновых сообществ одинаковый, во второй половине изученного временного интервала он снижается в 1.5–4 раза (табл. 3).

Динамика площади годичного кольца у здоровых особей в двух изученных типах сообществ также имеет ряд различий, которые начинают проявляться позже, чем у ослабленных и сильно ослабленных (с 50 лет после пожара и сохраняются до 85 лет после пожара). Через 50–65 лет после пожара площадь годичного кольца здоровых де-

ревьев сосны в сосняках лишайниковых на 30% ниже, чем в лишайниковых редколесьях. Однако к концу исследованного периода (85 лет после пожара) различия, оставаясь статистически достоверными, сокращаются до 10%. Вариабельность площади годичного кольца у здоровых особей сопоставима в двух изученных типах сообществ и наиболее высокая до 30 лет после пожара ($K_D = 12–16$), к 50 годам после пожара она снижается в 2–3 раза, а к 65 годам – в 4 раза и в дальнейшем стабилизируется.

Результаты выполненных сравнений позволяют сделать следующие основные заключения: до 50 лет после пожара, т.е. в период до восстановления основных средостабилизирующих функций лишайникового покрова, условия для роста подавляющего большинства особей (ослабленных и сильно ослабленных) в сосновых лишайниковых редколесьях менее благоприятные, чем в лишайниковых сосновых лесах. Это обусловлено тем, что почвы сосновых редколесий отличаются более низкой влагоудерживающей способностью в связи с повышенной долей фракции крупного песка (Ставрова и др., 2015).

Главные характеристики, определяющие стабилизацию режима влажности верхних горизонтов почв, – плотность и высота мохово-лишайникового покрова и толщина подстилки (Siren, 1955; Kershaw, 1975; Санников, 1992). Согласно имеющимся данным (Горшков и др., 2005) восстановление этих параметров в северотаежных лишайниковых сосновых лесах завершается в течение 70–100 лет после пожара. В результате увеличения высоты и плотности лишайникового покрова, восстановления толщины подстилки и стабилизации водного режима почв через 85 лет после пожара, площадь годичного прироста большинства деревьев сосны в лишайниковых лесах и редколесьях становится практически одинаковой.

Относительно небольшое число особей в сосновых редколесьях, которые на момент исследования относились к категории здоровых, по-видимому, развивается в микроместообитаниях, где различия гранулометрического состава не имеют решающего значения. Это могут быть, в частности, участки с недогоревшей подстилкой, на которых рост особей сосны в сосновых лесах и редколесьях может быть одинаковым или даже более успешным на отдельных этапах в условиях редколесий.

В целом можно заключить, что при давности пожара >80 лет различие в продуктивности местообитаний северотаежных сосновых лишайниковых лесов и редколесий проявляется на уровне сообществ (в плотности и сумме площадей сечений древостоев), но не проявляется на уровне отдельных особей.

На основе таких показателей, как средняя плотность особей на единицу площади, соотношение числа особей разных категорий состояния и среднее

Таблица 4. Оценка ресурсного потенциала деревьев разных категорий состояния в лишайниковых сосновых лесах и редколесьях

Категории состояния	Число стволов	Средний годичный прирост по площади, см ² /год*	Суммарный годичный прирост, см ² /год	Доля в общем годичном приросте, %
Лишайниковые сосновые леса				
Здоровые	222	3.69	819	40.7
Ослабленные	270	2.06	556	27.6
Сильно ослабленные	468	1.15	538	26.7
Усыхающие	240	0.42	101	5.0
Всего	1200	—	2014	100
Лишайниковые сосновые редколесья				
Здоровые	91	4.16	379	30.3
Ослабленные	260	2.09	543	43.3
Сильно ослабленные	247	1.34	331	26.4
Усыхающие	52	—	—	—
Всего	650	—	1253	100

Примечание. * — определен по непараметрической средней — медиане.

значение площади годичного кольца особей каждой категории, может быть оценен ресурсный потенциал древостоев (суммарная площадь годичного прироста всех деревьев). Установлено, что общий

Таблица 5. Соотношение числа, запаса древесины и прироста особей сосны обыкновенной разных категорий жизненного состояния в лишайниковых сосновых лесах и редколесьях с давностью пожара 85 лет

Параметр	Редколесья/леса
Общая плотность	0.54
Здоровые особи	
Плотность	0.41
Доля по запасу	0.91
Радиальный прирост	1.25
Площадь годичного кольца	1.13
Ресурсный потенциал	0.46
Ослабленные особи	
Плотность	0.96
Доля по запасу	1.33
Радиальный прирост	1.25
Площадь годичного кольца	1
Ресурсный потенциал	0.98
Сильно ослабленные особи	
Плотность	0.53
Доля по запасу	0.81
Радиальный прирост	1.46
Площадь годичного кольца	1.17
Ресурсный потенциал	0.62

ресурсный потенциал лишайниковых сосновых лесов в 1.6 раза превышает ресурсный потенциал редколесий (табл. 4). Различие формируется в основном за счет здоровых и сильно ослабленных особей, ресурсный потенциал которых в лишайниковых лесах соответственно в 2.2 и 1.6 раза выше, чем в редколесьях. Ресурсный потенциал ослабленных деревьев в двух рассматриваемых типах сообществ практически одинаков.

На долю здоровых особей в лишайниковых сосновых лесах и редколесьях приходится соответственно 40 и 30% общего ресурсного потенциала, на долю ослабленных — 28 и 43%, сильно ослабленных — 27 и 26% (табл. 4).

К наиболее продуктивным категориям деревьев относятся здоровые и умеренно ослабленные. В редколесьях здоровые деревья на фоне существенно более низких значений плотности (до 2–2.5 раза) при сходной средней площади годичного прироста имеют в 2 раза более низкий ресурсный потенциал по сравнению с потенциалом здоровых деревьев в лишайниковых лесах (табл. 5). Умеренно ослабленные особи в лишайниковых сосновых лесах и редколесьях имеют одинаковую плотность, одинаковую площадь годичного кольца и соответственно примерно равный ресурсный потенциал (табл. 5). Сильно ослабленные особи при сходном приросте по площади, но примерно в 2 раза более низкой плотности, как и здоровые деревья, отличаются существенно более низким ресурсным потенциалом в редколесьях по сравнению сосновыми лесами (табл. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненное исследование показало, что древостой постпирогенных средневозрастных северотаежных лишайниковых сосновых лесов и редколесий на 60–75% состоят из ослабленных и сильно ослабленных особей, на долю здоровых деревьев приходится не более 20%. Различия в скорости роста ствола у деревьев разных категорий состояния начинают достоверно проявляться с 50 лет после пожара. В период от 30 до 85 лет у всех особей в составе древостоев наблюдается снижение радиального прироста, более резко выраженное у сильно ослабленных и усыхающих (в 2.5–3.5 раза) по сравнению со здоровыми и умеренно ослабленными (в 1.5–2 раза). В отличие от радиального прироста величина прироста по площади годичного кольца в указанном возрастном интервале возрастает: более существенно (4–5-кратно) у здоровых деревьев, в меньшей степени (в среднем 2-кратно) — у сильно ослабленных. Наблюдаемые в период от 65 до 85 лет замедление или прекращение увеличения площади годичного кольца и снижение вариабельности годичных приростов отражают, по-видимому, с одной стороны переход к выраженному конкурентному взаимодействию особей в составе сосновых древостоев, с другой — восстановление средостабилизирующих функций сообществ. Различие в продуктивности местообитаний лишайниковых сосновых лесов и редколесий проявляется на уровне сообществ (в плотности и сумме площадей сечений древостоев), но не проявляется на уровне отдельных особей.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”, а также с привлечением ресурсов Ресурсного центра “Обсерватория экологической безопасности” Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С. Анализ экологической структуры популяций *Picea abies* (Pinaceae) в условиях атмосферного загрязнения // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1277–1284.
- Алексеев А.С., Лайранд Н.И. К методике дендрэкологического анализа // Ботан. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 103–107.
- Алексеев А.С., Сорока А.Р. Анализ долговременных тенденций роста *Pinus sylvestris* на северо-западе Кольского полуострова // Ботан. журн. 2003. Т. 88. № 6. С. 59.
- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Антанайтис В.В., Загреев В.В. Прирост леса. М.: Лес. пром-сть, 1969. 240 с.
- Бедия С.М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. 2000. № 4. С. 35–43.
- Битвинская Т.Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеоздат, 1974. 170 с.
- Бузыкин А.И., Дашковская И.С., Черкашин В.П. Динамика радиального прироста хвойных разного ценологического положения в Приангарье // Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, 1986. С. 79–86.
- Буяк А.В., Карпов В.Г. Сравнительный анализ динамики радиального прироста ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 65–78.
- Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
- Волков Ю.В., Тартаковский В.А. Алгоритм анализа площадей годичных слоев деревьев. // Изв. Томск. политехн. ун-та. 2011. № 319(5). С. 112–117.
- Гончарова О.А., Кузьмин А.В., Полоскова Е.Ю. Динамика годичного радиального роста старовозрастных деревьев сосны обыкновенной на Кольском полуострове (пос. Умба) // Теор. и прикл. экология. 2012. № 2. С. 118–122.
- Горшков В.В., Катютин П.Н. Внутрипопуляционная дифференциация *Picea obovata* Ledeb. по радиальному приросту // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: ВВМ, 2009. С. 185–196.
- Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров // Лесоведение. 2005. № 3. С. 37–45.
- Горшков В.В., Ставрова Н.И., Катютин П.Н., Тумакова Е.А. Типы размерной и виталитетной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях северной тайги (Кольский п-ов) // Растит. ресурсы. 2013. Т. 49. № 4. С. 512–531.
- Демаков Ю.П. Динамика радиального прироста деревьев в сосняках лишайниково-мшистых заповедника “Большая Кокшага” // Науч. труды гос. Природ. заповедника “Большая Кокшага”. 2013. № 6. С. 143–162.
- Демаков Ю.П., Андреев Н.В. Закономерности радиального прироста деревьев сосны в приозерных биотопах национального парка “Марий Чодра” // Экопотенциал. 2014. № 3(7). С. 48–58.
- Демидко Д.А. Виталитетная структура ненарушенных древостоев кедр сибирского в субальпийском подпоясе и на верхней границе леса в горном Алтае // Экология. 2006. № 5. С. 394–397.
- Демидко Д.А., Кривец С.А., Бисирова Э.М. Связь радиального прироста и жизненного состояния у деревьев кедр сибирского // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2010. № 4. С. 68–80.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лес. Промышленность, 1983. 464 с.
- Кузьмин А.В., Полоскова Е.Ю., Гончарова О.А. Определение временных интервалов влияния температурных факторов на формирование радиального

- прироста в сосновых древостоях Кольского региона // Вестн. Мурманск. гос. техн. ун-та. 2011. Т. 14. № 3. С. 565–576.
- Лянгузов А.Ю., Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В. Новый метод оценки годичного прироста стволов древесных растений // Растит. ресурсы. 2017. № 4. С. 580–593.
- Марченко С.И., Умнов Е.Г., Панина Н.Б. Особенности роста по диаметру рядовых и групповых культур сосны обыкновенной // Актуальные проблемы лес. комплекса. 2014. № 38. С. 34–38.
- Махныкина А.В., Верховец С.В., Кошурникова Н.Н. Воздействие нарушающих факторов различного происхождения на радиальный прирост в сосновых насаждениях центральной Сибири // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 4. С. 476–482.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИхимии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Моисеев П.А. Влияние изменений климата на радиальный прирост и формирование возрастной структуры высокогорных листовенников Кузнецкого Алатау // Экология. 2002. № 1. С. 10–17.
- Николаева С.А., Савчук Д.А., Бочаров А.Ю. Влияние различных факторов на прирост деревьев *Pinus sibirica* в высокогорных лесах центрального Алтая // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер.: Биология. 2015. Т. 8. № 3. С. 299–318.
- Никонов В.В. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л.: Наука, 1987. 142 с.
- Переверзев В.Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.
- Полоскова Е.Ю., Гончарова О.А., Кузьмин А.В. Возрастные особенности и динамика радиального роста сосны обыкновенной на Кольском полуострове // Вестн. МГТУ. 2013. Т. 16. № 3. С. 519–525.
- Санитарные правила в лесах Российской Федерации. 2006 // Интернет-портал лесной отрасли wood.ru / www.wood.ru.
- Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 263 с.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Динамика виталитетной структуры ценопопуляций *Picea obovata* и *Betula pubescens* в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов // Ботан. журн. 2010. Т. 95. № 11. С. 1550–1565.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Баккал И.Ю., Катаева М.Н. Типологическое разнообразие сосновых лесов и его связь с гранулометрическим составом почв в условиях северной тайги // Материалы III международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию со дня рождения академика Н.В. Смольского. Минск: ЗАО “Кондифо”, 2015. С. 196–200.
- Торлопова Н.В., Ильчуков С.В. Жизненное состояние коренных сосняков Печоро-Ильчского биосферного заповедника // Лесоведение. 2003. № 3. С. 34–40.
- Усолецев В.А. Биологические аспекты таксации фитомассы деревьев. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 216 с.
- Черненко Т.В., Бочкарев Ю.Н., Фридрих М., Беттгер Т. Воздействие природно-антропогенных факторов на радиальный прирост деревьев Кольского Севера // Лесоведение. 2012. № 4. С. 3–15.
- Шашкин Е.А., Ваганов Е.А. Динамика прироста площадей сечения стволов у деревьев в разных районах Сибири в связи с глобальными изменениями температуры // Лесоведение. 2000. № 3. С. 3–11.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
- Щекалев Р.В., Тарханов С.Н. Радиальный прирост сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении в бассейне Северной Двины // Лесоведение. 2007. № 2. С. 45–50.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: Изд-во НИИхимии СПбГУ, 1997. 210 с.
- Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Радиальный прирост *Pinus sylvestris* (Pinaceae) на северном пределе распространения // Ботан. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1092–1110.
- Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности (Кольский полуостров) // Растит. ресурсы. 2003. Т. 39. Вып. 4. С. 1–19.
- Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В., Лянгузов А.Ю. Изменение годичного прироста стволов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) при снижении аэротехногенного загрязнения // Растит. ресурсы. 2017. № 4. С. 527–542.
- Bigler C., Bugmann H. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings // Can. J. For. Res. 2003. V. 33(2). P. 210–221.
- Björkdahl G., Eriksson H. Effects of crown decline on increment in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in Southern Sweden / Eds Brække H., Bjor K., Halvorsen B. Air pollution as stress factor in the Nordic forests // Comm. Norw. For. Res. 1989. V. 42. P. 19–36.
- Briffa K.R., Jones P.D., Schweingruber F.H. et al. Tree-ring variables as proxy-climate indicator: Problems with low-frequency signals // Eds Jones P.D., Bradley R.S., Jouzel J. Climatic variations and mechanisms of the last 2000 years. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1996. P. 9–41.
- Danek M. The influence of industry on Scots pine stands in the South-eastern Part of the Silesia-Krakow Upland (Poland) on the basis of dendrochronological analysis // Water, Air, Soil Pollut. 2007. V. 185. P. 265.
- Das A. The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests // Can. J. For. Res. 2012. V. 42(11). P. 1983–1995.
- Dobbertin M. Forest growth as indicator of tree vitality and tree reaction to environmental stress: a review // Eur. J. For. Res. 2005. V. 124(4). P. 319–333.
- Fritts H.C. Tree rings and climate. L.: Acad. Press., 1976. 567 p.
- Juknys R., Augustaitis A., Vencloviene J., Kliučius A., Vitas A., Bartkevičius E. Jurkonis N. Dynamic response of tree growth to changing environmental pollution // Eur. J. For. Res. 2014. V. 133(4). P. 713–724.

- Kershaw K.A.* Studies of lichen-dominated systems. XV. The temperature and humidity profiles in a *Cladina alpestris* mat // *Can. J. Bot.* 1975. V. 53(22). P. 2614–2620.
- Methods of Dendrochronology. Applications in environmental sciences // Eds Cook E., Kairiukstis L. Dordrecht: Kluwer Acad. Press., 1990. 394 p.
- Monserud R.A., Sterba H.* A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria // *For. Ecol. Manag.* 1996. V. 80. P. 57–80.
- Nilsson, U., Gemmel P.* Changes in growth and allocation of growth in young *Pinus sylvestris* and *Picea abies* due to competition // *Scand. J. For. Res.* 1993. V. 8. P. 213–222.
- Pärn H.* Radial growth response of Scots pine to climate under dust pollution in Northeast Estonia // *Water, Air, Soil Pollut.* 2003. V. 144. P. 343–355.
- Siren G.* The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology // *Acta For. Fenn.* 1955. V. 62. P. 1–363.
- Solberg S.* Crown condition and growth relationships within stands of *Picea abies* // *Scand. J. For. Res.* 1999. V. 14. P. 320–327.
- Schweingruber F.H.* Tree-Rings and environment. Dendroecology. Berne; Stuttgart; Vienna: Swiss Fed. Inst. For. Snowand Landscape Res., 1996. 609 p.
- Vacek S., Vacek Z., Remeš J., Bílek L., Hůnová I., Bulušek D., Putalová T., Král J., Simon J.* Sensitivity of unmanaged relict pine forest in the Czech Republic to climate change and air pollution // *Trees.* 2017. V. 31. P. 1599–1617.
- Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V.* Growth dynamics of conifer tree rings. Images of past and future environments. Ecological Studies. Berlin; Heidelberg; New York: Springer Verlag. 2006. V. 183. 354 p.
- Wilczyński S.* The variation of tree-ring widths of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) affected by air pollution // *Eur. J. For. Res.* 2006. V.125(3). P. 213–219.

Radial Increment of Scots Pine *Pinus sylvestris* L. in the Northern Taiga Lichen Pine Forests and Woodlands

V. V. Gorshkov^{1,2}, N. I. Stavrova¹, P. N. Katjutin^{1,#}, and A. Yu. Lyanguzov³

¹Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, ul. Prof. Popova 2, Saint Petersburg, 197376 Russia

²Saint-Petersburg State Forest Technical University, Institutskiy per. 5, letter U, Saint-Petersburg, 194021 Russia

³Saint-Petersburg state University, University Embankment 7-9, Saint-Petersburg, 199034 Russia

#e-mail: PauRussia@binran.ru

The vitality structure of stands and annual increment of Scots pine individuals of differing vitality in the Northern taiga middle-aged lichen pine forests and woodlands have been studied in the Kola peninsula. It was found that in the stands of Scots pine forests and woodlands, weakened and strongly weakened individuals predominate in number (60–75%), the proportion of healthy individuals does not exceed 15–20%, but in terms of stock it is at least 30%. In the interval of 30–85 years after the fire, the radial growth of Scots pine trees in the studied communities decreases by 1.5–3.5 times, and the basal area increment increases by 1.5–5 times. Differentiation of trees of different vitality state in terms of the growth rate is reliably manifested starting from 50 years after the fire. The ratio of the basal area increment of healthy, weakened, strongly weakened and dying individuals in Scots pine forests and woodlands is, respectively, 8 : 5 : 2.5 : 1 and 11 : 5.5 : 3.5 : 1. It was shown that the difference in the resource potential of Scots pine woodlands and forests (1 : 1.6) is manifested at the level of communities, but not at the level of individuals.

УДК 599.323.43

К ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb. НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА. СООБЩЕНИЕ 2. ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ, ПЛОДОВИТОСТЬ ВЗРОСЛЫХ И МОЛОДЫХ ПОЛЕВОК

© 2021 г. Э. В. Ивантер*, **, @

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

**Карельский научный центр РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185000 Россия

@E-mail: Ivanter@petsu.ru

Поступила в редакцию 01.02.2019 г.

После доработки 01.11.2019 г.

Принята к публикации 01.11.2019 г.

В итоге многолетних исследований (1958–2017) определено, что в условиях северной периферии ареала скорость полового созревания сеголеток рыжей полевки зависит не столько от абсолютного возраста, сколько от календарного срока рождения. Отмечено, что отдельные особи могут размножаться уже через 25–30 сут после рождения, при этом чем раньше родились зверьки, тем быстрее они растут и развиваются и тем раньше созревают и вступают в размножение. Установлено, что самцы и самки, родившиеся позднее июня, в массе не созревают в год рождения и размножаются только следующей весной, после зимовки, и хотя среди них встречаются половозрелые особи (в основном июльских выводков), число их не превышает 21%. Обнаружено, что быстро развивающиеся сеголетки ранних выводков, почти поголовно участвующие в размножении в год рождения, обеспечивают рост населения к осени текущего года, а родившиеся во второй половине лета служат резервом популяции для следующего сезона размножения. Зафиксированы возрастная разнокачественность популяции и четкое “распределение обязанностей” между отдельными генерациями, которые достаточно лабильны и служат одним из важнейших механизмов регуляции численности. Отмечено, что плодовитость взрослых и размножающихся прибылых самок зависит не только от экологических условий, но и от их численности весной.

DOI: 10.31857/S0002332921020065

В данном сообщении – продолжении предыдущего – рассматриваются не затронутые ранее аспекты проблемы репродукции рыжей полевки (возраст и условия полового созревания зверьков, плодовитость и ее зависимость от возраста и времени рождения зверьков, участие в размножении прибылых особей и связи всего процесса воспроизводства популяции с эндогенными и экзогенными факторами). При этом характеристика материала, а также методы его получения и анализа достаточно подробно описаны в предыдущей статье и не требуют дублирования.

УЧАСТИЕ В РАЗМНОЖЕНИИ ПРИБЫЛЫХ ПОЛЕВОК

Согласно полученным нами данным в условиях Восточной Фенноскандии, служащей для изучаемого вида северной периферией ареала, отдельные его особи, причем как самцы, так и самки, могут размножаться уже через 25–30 сут после рож-

дения. Их размеры и масса составляют 73–84 мм и 14–18.5 г соответственно, но состояние гонад и придаточных желез свидетельствует о достижении половой зрелости и участии в размножении. У самцов увеличены семенники (длина 9–11 мм, масса 450–650 мг), хорошо развиты придатки и семенные пузырьки (7–11.6 мм). В извитых канальцах появляются все клеточные элементы (от клеток Сертоли до зрелых сперматозоидов), которые обнаруживаются и в придатках семенника. Яичники самок демонстрируют полную картину овогенеза. Характерно наличие большого числа близких к разрыву граафовых пузырьков диаметром 300–500 мкм. В яичниках беременных самок образуются желтые тела. Масса яичников достигает 18–25 мг и более. Матка гиперемирована, стенки ее утолщены и имеют складчатое строение; длина рогов 18–26 мм. Минимальная масса активных в половом отношении сеголеток была равна 12–14 г при длине тела 73–81.6 мм. Это близко к ранее опубликованным данным (Нау-

мов, 1948; Попов, 1960; и др.), согласно которым возраст подавляющего большинства исследованных ими половозрелых сеголеток 45–50 сут.

ВОЗРАСТНОЙ ПОЛИМОРФИЗМ РЕПРОДУКТИВНОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ

В условиях таежного северо-запада России, а также в других частях ареала скорость полового созревания сеголеток зависит не столько от абсолютного возраста, сколько от календарного срока рождения. Чем раньше родились зверьки, тем быстрее проходит их рост и развитие и тем раньше они созревают и вступают в размножение. Это в равной мере относится и к самцам, и к самкам и находит косвенное подтверждение в изменении начальной массы размножающихся особей разного времени рождения. Так, полевки майских выводков начинают размножаться уже с массой 12–14, июньского – 16–19, июльского – 20–21 г. Параллельно этому изменяется и доля участия прибылых особей в размножении. Среди молодых самок майских выводков, достигших двухмесячного возраста, размножалось в среднем за все годы 88.3% (с колебаниями по годам от 45 до 100%), из июньских – 76% (29–83), июльских – 6.8% (0–10.5). Интенсивность полового созревания (сперматогенез) прибылых самцов ранних майско-июньских выводков отражена в табл. 1. У большинства из них начиная с середины июня наблюдается активный сперматогенез. Во второй декаде он отмечен у 47% самцов, в третьей – у 86%. В первой половине июля численность самцов с активным сперматогенезом несколько снижается за счет появления в уловах полевок июньских выводков, не достигших еще половозрелости, но в конце июля и в августе их численность снова увеличивается и достигает 89–100%. Начиная с середины сентября у самцов ранних выводков наступают затухание сперматогенеза и дегенерация зародышевого эпителия до однорядного слоя сперматогониев и клеток Сертоли. Семенники становятся дряблыми и приобретают темную коричневатую окраску, их масса составляет 20–90 мг; сокращаются в размерах и семенные пузырьки. Самцы, родившиеся позднее июня, в основном не созревают в год рождения и размножаются только следующей весной, после зимовки (табл. 2), и хотя среди них встречаются половозрелые особи (в основном июльских выводков), число их не превышает 21%.

Размножение самок майского и июньского приплода начинается в июне (беременных и кормящих 31.5%), но особенно интенсивно проходит в июле и августе (60–100%). В сентябре размножение постепенно затухает, а в октябре прекращается. Последние встречи беременных и кормящих самок приходится на конец сентября–сердину октября (27, 28.09. и 13.10.1958, 20.09.1960, 26.09.1968, 3.10.1970, 22.09.1987 и 15.10.2014). Еще

два случая (20.09.1948 и 27.09.1953) отмечены в сохранившихся архивах лаборатории зоологии КарНЦ РАН. Хорошо заметны половые различия в интенсивности размножения прибылых полевок. Во второй и третьей декадах июня в репродукции участвует 47–86% молодых самцов и только 10–40% прибылых самок, что связано с более поздним созреванием самок. В условиях Карелии половая зрелость наступает у них приблизительно на полмесяца позже, чем у самцов, а в Финляндии разница достигает 3–4 недель (Kaikusalo, 1972).

Данные о частоте рождения выводков прибылыми самками представлены в табл. 2. Отметим, что большинство самок, родившихся в мае–июне, в течение второго месяца жизни успевает принести первый помёт, в течение третьего – второй, а некоторые – и третий выводок (обычно это зверьки майского рождения). К концу сезона размножения по одному выводку дают 23.6, по два – 64.3, но три – 8.1% молодых самок весенне-летних помётов. Число выводков, которых успевает принести за лето каждая прибылая самка, зависит от времени ее рождения и продолжительности жизни. Родившиеся в начале мая и дожившие до осени при благоприятных условиях приносят не менее трех помётов, а появившиеся на свет позднее или погибшие летом – только один или два. Прибылые позднего (июльского) рождения, если и размножаются в текущем году, то дают за сезон не более одной генерации. Только в сентябре мы наблюдали обратную картину – более интенсивное размножение сеголеток в годы высокой весенней численности.

Как и у зимовавших самок, интенсивность размножения прибылых полевок (скорость созревания и степень участия в репродукции) варьирует по годам в обратной зависимости от весенней плотности популяции (Ивантер, 1975). В годы низкой весенней численности молодые самки не только более интенсивно созревают, в большем количестве и раньше приступают к размножению, но и приносят больше выводков, вследствие чего их “занятость” в размножении намного выше, чем в годы средней и высокой исходной численности. Так, при низкой плотности исходного поголовья в июне размножалось в момент поимки 50% исследованных самок, а в годы высокой численности 14.3%. В июле эти показатели составили 65 и 40%, в августе – 87 и 53%. Обратно пропорциональную зависимость между числом размножающихся прибылых самок ранних выводков и числом перезимовавших зверьков наблюдали в искусственно созданной в природе популяции рыжей полевки в Польше (Bujalska, 1970; Petrusewicz *et al.*, 1971). Авторы объясняют эту связь территориальным поведением взрослых самок.

Однако это исключение лишь подтверждает правило, согласно которому при достижении по-

Таблица 1. Состояние половой системы и сперматогенез у прибылых самцов рыжей полевки

Месяц	Декада	Общее число исследованных самцов	Масса тела, г	Длина, мм		Масса двух семенников, мг	Доля самцов со сперматогенезом, % от всех исследованных
				семенника	семенных пузырьков		
Прибылые ранних выводов							
Июнь	I	17	$\frac{6.5-20.2}{14.9}$	$\frac{1.5-11.5}{8.6}$	$\frac{1.5-10.0}{7.2}$	$\frac{75.0-124.0}{113.7}$	0
	II	134	$\frac{4.8-28.3}{16.2}$	$\frac{1.5-12.6}{7.5}$	$\frac{0-12.7}{7.3}$	$\frac{30.0-980.0}{372.1}$	48.1
	III	85	$\frac{8.5-23.8}{17.9}$	$\frac{3.2-13.7}{10.1}$	$\frac{0-12.5}{7.8}$	$\frac{150.0-900.0}{501.1}$	84.3
Июль	I	155	$\frac{8.5-34.1}{17.7}$	$\frac{1.0-14.0}{9.5}$	$\frac{0-13.6}{8.3}$	$\frac{12.0-1300.0}{504.1}$	72.5
	II	298	$\frac{7.9-35.1}{17.6}$	$\frac{2.0-17.5}{9.3}$	$\frac{0-14.5}{8.2}$	$\frac{2.5-1100.0}{392.5}$	48.9
	III	249	$\frac{4.5-42.1}{17.5}$	$\frac{1.8-17.5}{8.2}$	$\frac{0-17.3}{9.4}$	$\frac{6.0-1100.0}{424.2}$	79.1
Август	I	158	$\frac{10.8-27.3}{17.9}$	$\frac{2.0-13.7}{8.1}$	$\frac{0-15.3}{9.9}$	$\frac{40.0-1550.0}{591.3}$	87.9
	II	123	$\frac{7.9-26.6}{17.9}$	$\frac{2.0-14.7}{8.0}$	$\frac{0-15.8}{9.1}$	$\frac{27.0-1040.0}{474.7}$	88.1
	III	151	$\frac{10.8-23.4}{18.3}$	$\frac{1.0-14.7}{5.9}$	$\frac{1.0-15.8}{7.9}$	$\frac{200.0-1040.0}{545.3}$	100
Сентябрь	I	19	$\frac{10.8-22.9}{16.6}$	$\frac{3.0-7.8}{5.8}$	$\frac{2.0-10.8}{7.3}$	—	39.8
	II	11	$\frac{9.5-25.6}{19.4}$	$\frac{2.5-7.0}{4.2}$	—	$\frac{38.0-120.0}{79.0}$	0
	III	17	$\frac{14.9-26.5}{20.9}$	$\frac{2.0-10.2}{5.5}$	$\frac{0-10.2}{4.3}$	$\frac{47.9-518.0}{93.6}$	10.6
Октябрь	I	25	$\frac{9.2-24.0}{15.7}$	$\frac{1.2-5.5}{2.8}$	$\frac{0-4.0}{2.1}$	$\frac{25.0-93.0}{39.5}$	0
	II	33	$\frac{14.5-18.9}{16.5}$	$\frac{1.5-4.2}{2.8}$	—	—	0
	III	47	$\frac{12.2-17.4}{14.6}$	$\frac{2.0-4.1}{2.6}$	—	$\frac{12.0-25.0}{15.3}$	0

Таблица 1. Окончание

Месяц	Декада	Общее число исследованных самцов	Масса тела, г	Длина, мм		Масса двух семенников, мг	Доля самцов со сперматогенезом, % от всех исследованных
				семенника	семенных пузырьков		
Прибылые поздних выводков							
Июль	I	71	$\frac{8.5-34.1}{16.7}$	$\frac{3.0-12.7}{8.6}$	$\frac{0-13.3}{7.8}$	$\frac{15.0-1200.0}{403.6}$	0
	II	135	$\frac{7.9-35.1}{16.8}$	$\frac{2.9-14.1}{7.7}$	$\frac{0-12.3}{7.2}$	$\frac{7.5-904.0}{272.6}$	6.1
	III	114	$\frac{4.5-26.5}{15.2}$	$\frac{2.0-12.4}{6.9}$	$\frac{0-14.5}{8.1}$	$\frac{8.0-980.0}{316.0}$	18.3
Август	I	218	$\frac{8.0-25.7}{16.9}$	$\frac{1.0-13.2}{7.2}$	$\frac{0-15.3}{8.8}$	$\frac{20.0-952.0}{469.1}$	22.5
	II	185	$\frac{7.9-26.6}{16.8}$	$\frac{1.0-13.0}{6.9}$	$\frac{0-15.8}{8.2}$	$\frac{15.0-1040.0}{337.9}$	14.5
	III	255	$\frac{1.6-175.0}{16.8}$	$\frac{1.0-12.9}{4.6}$	$\frac{0-15.4}{7.0}$	$\frac{14.0-800.0}{157.0}$	10.1
Сентябрь	I	131	$\frac{7.3-24.5}{15.9}$	$\frac{1.0-13.0}{3.8}$	$\frac{0-15.0}{5.0}$	$\frac{20.0-1000.0}{221.5}$	0
	II	84	$\frac{8.8-22.6}{16.4}$	$\frac{1.5-10.0}{3.4}$	$\frac{0-7.8}{3.7}$	$\frac{17.5-500.0}{124.3}$	0
	III	89	$\frac{13.5-23.5}{17.1}$	$\frac{1.0-9.3}{3.0}$	$\frac{0-8.7}{0.9}$	$\frac{9.0-470.0}{65.2}$	2.5
Октябрь	I	40	$\frac{11.3-20.5}{17.2}$	$\frac{2.0-5.0}{3.1}$	$\frac{0-4.7}{2.9}$	$\frac{4.0-30.0}{12.0}$	0
	II	31	$\frac{12.7-25.0}{16.2}$	$\frac{2.1-3.1}{2.6}$	$\frac{0-4.7}{0.9}$	$\frac{6.0-20.0}{11.1}$	0
	III	26	$\frac{12.0-24.0}{16.5}$	$\frac{2.0-4.3}{2.9}$	—	$\frac{10.0-25.0}{14.7}$	0
Ноябрь	I–III	17	$\frac{9.4-19.1}{14.1}$	$\frac{2.7-9.0}{4.8}$	—	$\frac{8.0-15.0}{12.1}$	0
Декабрь	I–III	20	$\frac{13.0-18.0}{15.0}$	$\frac{2.2-2.8}{2.5}$	—	$\frac{5.0-9.0}{6.9}$	0
Январь	I–III	6	$\frac{16.0-16.3}{16.1}$	$\frac{2.8-5.0}{3.9}$	—	$\frac{14.0-48.0}{26.7}$	0

Примечание. В числителе – пределы колебаний, в знаменателе – средние значения, “—” – отсутствие данных; для табл. 1–5, 7.

пуляцией определенной критической плотности размножение ее затормаживается. При низкой весенней численности репродукция, как прави-

ло, проходит более интенсивно и это приводит к раннему насыщению территории зверьками. Отсюда и раннее прекращение их размножения. Та-

Таблица 2. Интенсивность размножения прибылых самок рыжей полевки (по данным отлова)

Месяц	Декада	Общее число исследованных самок	Масса тела, г.	Относительное число самок (% общего числа)					
				в течке	беременных	кормящих	беременных и одновременно кормящих	рожавших	без следов размножения
Прибылые ранних выводков									
Июнь	I	6	$\frac{8.8-39.8}{18.0}$	–	16.7	–	–	–	83.3
	II	59	$\frac{8.3-38.0}{15.4}$	1.7	18.6	5.1	–	1.7	72.9
	III	43	$\frac{10.1-30.8}{17.3}$	–	20.9	–	–	2.3	76.7
Июль	I	77	$\frac{10.8-34.6}{18.6}$	6.5	39.0	1.3	1.3	5.2	48.1
	II	187	$\frac{8.9-36.1}{18.5}$	1.1	27.8	10.7	4.3	11.2	44.9
	III	159	$\frac{5.9-35.2}{19.8}$	0.6	42.8	10.7	3.1	12.6	30.2
Август	I	144	$\frac{6.9-35.9}{18.4}$	0.7	40.3	6.9	1.4	12.5	37.5
	II	133	$\frac{7.6-35.4}{20.0}$	–	42.1	8.3	5.3	18.0	25.6
	III	108	$\frac{10.6-35.7}{17.3}$	–	19.0	7.0	1.0	39.0	21.0
Сентябрь	I	73	$\frac{9.9-30.6}{17.3}$	–	12.3	23.3	–	38.4	26.0
	II	92	$\frac{11.0-40.8}{19.0}$	–	1.1	7.6	–	34.8	56.5
	III	74	$\frac{14.2-25.8}{19.2}$	–	1.4	8.1	–	45.9	41.9
Октябрь	I	20	$\frac{18.4-29.2}{23.4}$	–	–	5.9	–	88.2	5.9
	II	12	$\frac{19.8-28.1}{24.4}$	–	–	18.2	–	63.2	18.2
	III	4	$\frac{21.0-26.6}{22.7}$	–	–	–	–	75.0	25.0

Таблица 2. Окончание

Месяц	Декада	Общее число исследованных самок	Масса тела, г.	Относительное число самок (% общего числа)					
				в течке	беременных	кормящих	беременных и одновременно кормящих	рожавших	без следов размножения
Прибылые поздних выводков									
Июль	I	36	$\frac{10.5-34.6}{16.0}$	—	8.3	—	—	—	91.7
	II	78	$\frac{4.2-21.4}{14.5}$	—	3.8	—	—	—	96.2
	III	100	$\frac{5.0-28.8}{15.5}$	1.0	4.0	—	—	—	95.0
Август	I	85	$\frac{6.9-26.4}{15.5}$	—	15.3	—	—	4.7	80.0
	II	85	$\frac{5.6-32.7}{16.8}$	—	4.7	—	—	5.9	17.6
	III	145	$\frac{8.2-35.7}{9.1}$	—	6.9	2.8	—	3.4	86.9
Сентябрь	I	127	$\frac{8.1-27.7}{16.7}$	—	3.9	3.1	—	7.1	85.0
	II	133	$\frac{5.6-40.8}{17.3}$	—	0.8	3.8	—	6.8	89.5
	III	140	$\frac{10.0-24.0}{17.6}$	—	4.3	—	—	8.6	87.9
Октябрь	I	133	$\frac{9.9-23.4}{16.5}$	—	—	0.8	—	7.5	91.7
	II	87	$\frac{10.2-21.7}{14.6}$	—	—	—	—	3.4	96.6
	III	39	$\frac{12.2-18.1}{14.9}$	—	—	—	—	12.8	87.2
Ноябрь	I–III	20	$\frac{9.3-28.2}{15.2}$	—	5.0	—	—	5.0	90.0
Декабрь	I–III	18	$\frac{13.1-16.5}{15.5}$	—	—	—	—	—	100.0
Январь	III	3	$\frac{13.6-18.5}{15.3}$	—	—	—	—	—	100.0
Февраль	I	2	15.2, 17.6	—	—	—	—	50.0	50.0

ким образом, позднелетне-осеннее размножение прибылых ориентировано не на весенний, а на летний уровень плотности популяции.

В южно-таежных лесах Волжско-Камского междуречья были проведены наблюдения за полевками, рожденными в мае и июне, переживши-

ми зиму и повторно размножавшимися на втором году жизни (Тупикова, Коновалова, 1971). В Карелии мы этого не обнаружили. Здесь, очевидно, все прибылые ранних выводков вымирают еще осенью или зимой и имеют, следовательно, всего один сезон размножения.

Весенние и летне-осенние сезонные генерации грызунов, роль которых в воспроизводстве популяции будет описана ниже, различаются не только сроками и интенсивностью размножения (табл. 1 и 2), но и темпами линейного и весового роста (рис. 1 и 2). Полевки майских и июньских выводков растут очень быстро, особенно в первые три месяца жизни. Наоборот, зверьки летне-осеннего рождения характеризуются низким темпом роста. К концу осени они имеют минимальные размеры и массу, перезимовывают в таком состоянии и лишь весной следующего года, составляя группу зимовавших, резко увеличивают скорость роста (“весенний скачок”).

Различия в темпах роста помимо графиков иллюстрируют следующие цифры: средняя масса и длина тела у зверьков ранних выводков в первый месяц их появления в уловах (в июне) составили 13.2 г и 76.4 мм, а у сеголеток поздних выводков (в июле) — 13.0 г и 76.4 мм. Следовательно, скорость роста в гнезде у них приблизительно одинаковая. Однако в дальнейшем они все более различаются, но на втором месяце жизни (в июле) прибылые раннего рождения имеют среднюю массу 19.3 г и среднюю длину тела 87.1 мм, тогда как сеголетки поздних выводков (в августе) — только 14.4 г и 80.3 мм; на третьем месяце жизни у прибылых ранних выводков — 22.2 и 92.2, а на поздних — 15.3 г и 81.6 мм соответственно. Если самцы и самки ранних генераций за первый месяц самостоятельной жизни (по отношению к исходному весу) прибавляют 6.3 г, или 46.2%, то прибылые поздних выводков — только 1.4 г (10.7%). Увеличение массы за второй месяц у ранних прибылых — 2.9 г (15%), у поздних — 1.1 г (7.6%). К третьему месяцу жизни масса прибылых ранних выводков составила по отношению к массе при выходе из гнезда 168% (привес 9 г), а у прибылых поздних рождений — 116% (привес 2.3 г).

Непосредственной причиной различий в темпах роста и развития у зверьков разных генераций может быть прямое воздействие среды. У полевок, родившихся весной, период послегнездового роста приходится на середину лета, т.е. на наиболее благоприятное время, отсюда и высокий темп их роста и созревания. Полевки же из поздних выводков развиваются на фоне менее благоприятных условий конца лета—начала осени (резкие перепады температуры, ненастье, недостаток сочного зеленого корма), поэтому рост их замедлен. Косвенным подтверждением этого служит тот факт, что при изменении экологических условий

(например, в ситуациях высокой и низкой численности) интенсивность роста и развития сеголеток меняется. В годы депрессии численности, совпадающие с неблагоприятной экологической ситуацией, она минимальна, а в годы “пика” (при наиболее благоприятных экологических условиях) максимальна. К тому же и упитанность (а не только темпы роста и развития) оказывается у зверьков осенней генерации заметно ниже, чем у зимовавших и прибылых ранних выводков (Ивантер, 1975).

Однако нельзя не согласиться и с мнением С.С. Шварца с соавторами (1964), не исключая роль генетических факторов, поскольку “весенние” и “осенние” генерации имеют разное происхождение: первые — прямые потомки (дети) зимовавших, а вторые — в большинство своем их внуки.

Но какова бы ни была причина этих различий, адаптивная их роль несомненна. Быстро развивающиеся сеголетки ранних выводков, почти поголовно участвующие в размножении в год рождения, обеспечивают рост населения к осени текущего года, а родившиеся во второй половине лета служат резервом популяции для следующего сезона размножения. Прибылые ранних выводков уже в июле несут основную нагрузку, связанную с воспроизводством популяции (табл. 3). Из общего числа размножающихся в этом месяце самок на долю сеголеток приходится 62%. В августе этот показатель еще выше — 78.2, в сентябре — 92.7, в октябре — 100%.

Если из 100 взрослых самок у 11 за сезон будет 1 выводок, у 60 — 2 выводка, у 25 — 3 выводка и у 3 — 4 выводка (согласно нашим данным), то всего они произведут 1247 молодых особей. Среди последних 1061 будут принадлежать к первым двум выводкам и не менее 90% из них (т.е. 477 самок) созреют в год рождения. С учетом частоты рождения пометов и средней их величины эти самки произведут ~3500 молодых. Общее число прибылых составит, следовательно, ~4750, из которых 72% воспроизвели сеголетки ранних выводков. Этот расчет подчеркивает значение прибылых полевок в воспроизводстве популяции.

Созревание ранних и несозревание поздних прибылых и вообще существование в популяции двух разнокачественных возрастных генераций сеголеток служит важнейшим условием для нормальной жизни популяции, обуславливает ее устойчивость, равномерное и успешное воспроизводство.

Главная задача ранних прибылых — обеспечение прироста численности в текущем году. Решая ее, они вынуждены быстро мобилизовать все физиологические ресурсы и затем расплачиваются за это ранним старением и смертью. Они сыграли свою роль и больше не нужны популяции,

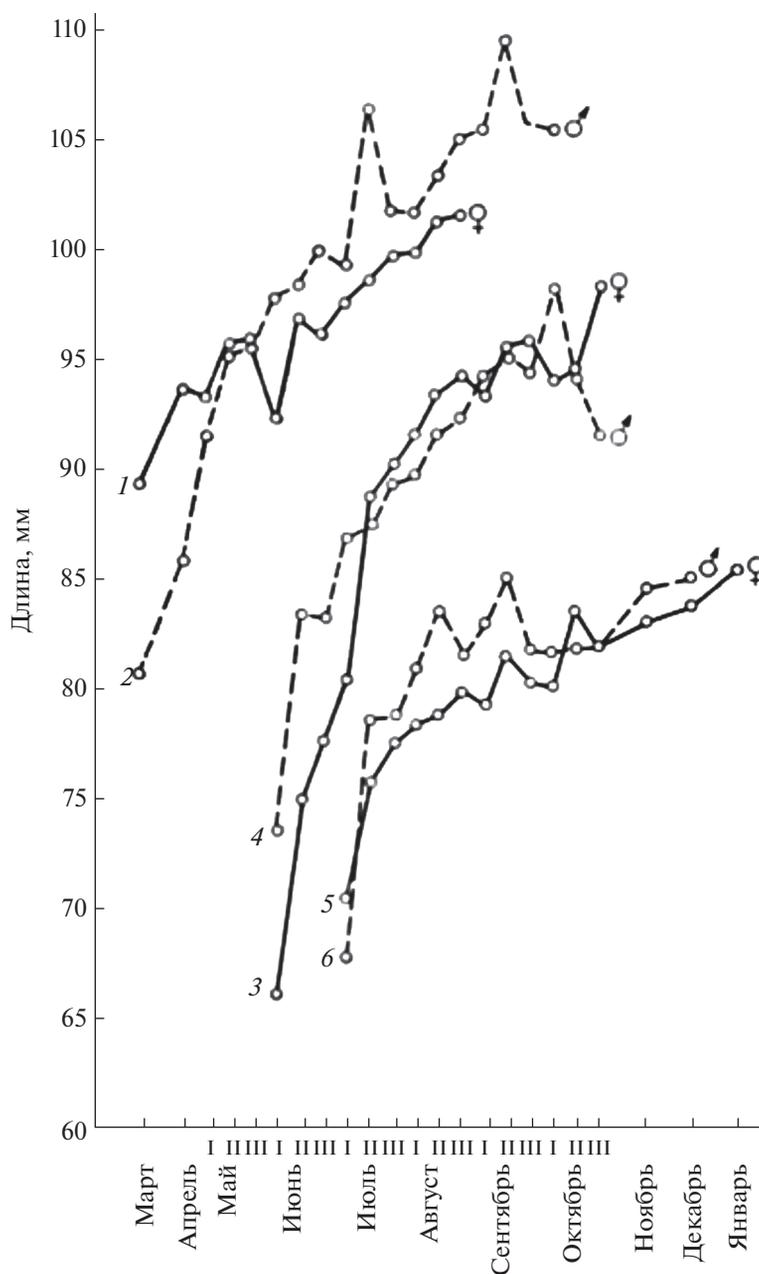


Рис. 1. Линейный рост (по длине тела) зимовавших и прибывших рыжих полевков разного времени рождения. 1 – зимовавшие самки, 2 – зимовавшие самцы, 3 – самки ранних выводков, 4 – самцы ранних выводков, 5 – самки поздних выводков, 6 – самцы поздних выводков. I–III – декады; для рис. 1 и 2.

так что их исчезновение к осени вполне оправдано и имеет глубокий экологический смысл. Прибывшие поздних выводков не размножаются в год рождения, их организм не подорван интенсивной репродукцией, рост замедлен, так что они уходят в зиму при более мелких размерах и с не растраченными на размножение энергетическими ресурсами. И дело не только в том, что при более мелких размерах зверьков становится возможной более высокая их численность при той же биомассе: это создает более выгодное соотношение

между биомассой животных и ресурсами местобитания (Кошкина, 1967). Мелкие размеры и связанная с этим незрелость, очевидно, способствуют более успешной перезимовке зверьков и по другим причинам. В частности, потребности у таких незрелых с замедленным ростом и пониженным обменом животных меньше, а устойчивость к неблагоприятным воздействиям выше. Биологический смысл этого явления близок к эффекту Денеля у землероек, но реализуется иначе.

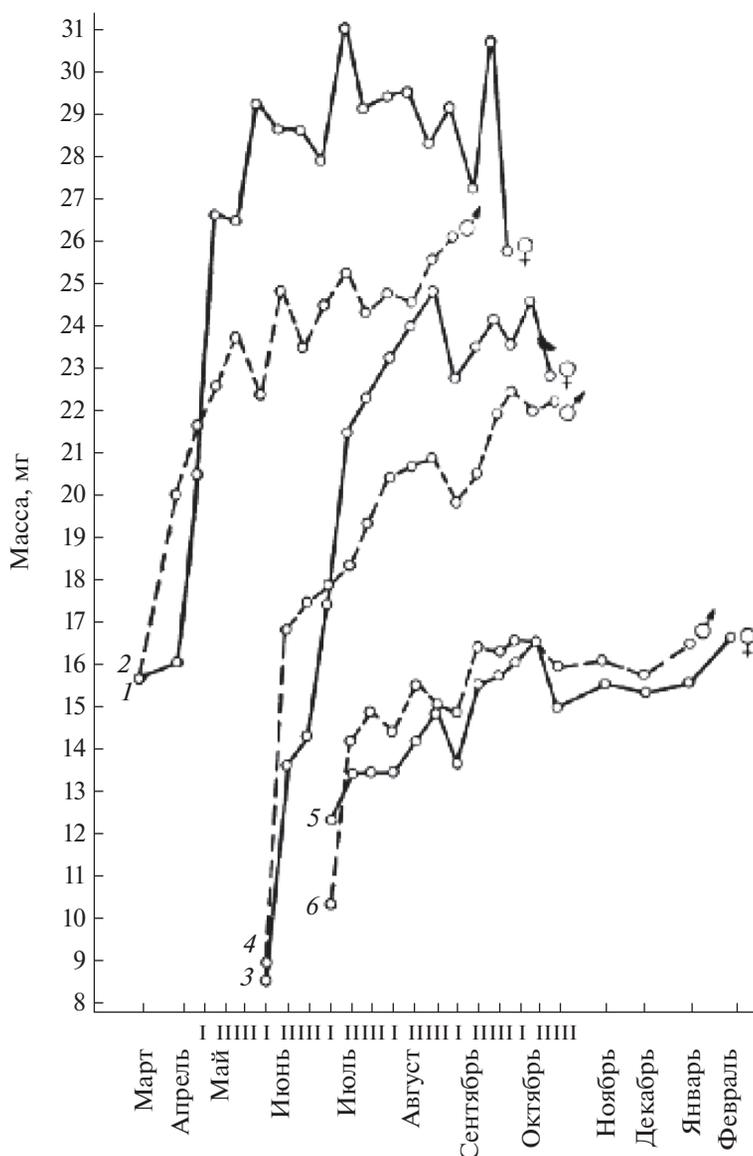


Рис. 2. Рост массы зимовавших и прибывших рыжих полевков разного времени рождения.

По данным Я. Зейды (Zejda, 1971), рыжие полевки наиболее приспособлены к перенесению неблагоприятных условий зимы в Центральной Европе при массе 20, в Польше – 18, в Швеции – 16 г. Таким образом, по направлению к северу масса, благоприятная для зимовки, закономерно снижается. Напомним, что в Карелии она составляет 15–16, на Урале – 14–17 г. Следовательно, правило подтверждается. В Карелии, как и в Финляндии (Kaikusalo, 1972), имеются два сезонных минимума массы, соответствующих критическим периодам в жизни прибывших полевков: осенний (вторая половина октября), когда снежный покров еще не установился и недостаточно защищает зверьков, энергетические траты кото-

рых вследствие холодной погоды возрастают, и среднезимний (в декабре), связанный с наступлением сильных длительных холодов. Этот последний минимум менее выражен, очевидно, в связи с хорошей снежной защитой и завершением перестройки терморегуляции на зимний вариант.

Возрастная разнокачественность популяции и четкое “распределение обязанностей” между отдельными генерациями достаточно лабильны и служат одним из важнейших механизмов регуляции численности. Выше было отмечено, что интенсивность созревания молодняка и участие его в репродукции популяции обратно пропорциональны его численности. Это означает, что при низкой плотности популяция способна мобилизовывать все вос-

Таблица 3. Возрастной состав размножающихся самок рыжей полевки

Месяц	Общее число размножающихся самок	Относительное число самок, % общего числа		
		зимовавшие	прибылые выводков	
			ранних	поздних
Апрель	3	100	—	—
Май	50	100	—	—
Июнь	144	81.2	11.8	—
Июль	297	43.8	52.5	3.7
Август	307	17.6	65.5	14.7
Сентябрь	203	8.4	66.0	25.6
Октябрь	25	—	44.0	56.0
Всего	1029	33.1	55.1	11.8

производительные способности и максимально реализовать весь потенциал размножения, а при высокой — затормаживать репродукцию. Такой способ авторегуляции гораздо совершеннее и экономнее, чем контроль путем изменения численности помета или смертности, и в популяциях рыжей полевки играет, очевидно, главную роль.

ПЛОДОВИТОСТЬ ЗИМОВАВШИХ САМОК

Средняя численность выводка у зимовавших самок на основании подсчета эмбрионов и плацентарных пятен оказалась равной 5.82 ± 0.06 (табл. 4). При этом обращает на себя внимание подтверждение выявленной нами ранее (Ивантер, 1975) достоверной положительной асимметрии (косости) распределения самок по числу эмбрионов в выводке ($A = 0.54 \pm 0.17$). Это свидетельствует о продолжающемся в северных популяциях процессе отбора на повышенную плодовитость и хорошо согласуется с известной тенденцией к увеличению среднего размера помета по направлению с юга на север (Наумов, 1948; Шварц, 1959, 1963). Наибольший размер выводка наблюдается на Урале и в таежных областях европейской части бывшего СССР (Кировская и Вологодская области, Республики Коми и Карелия), а наименьший — в южной части ареала (Украина, Белоруссия, Молдавия, Воронежская обл.). В то же время ряд исключений (например, сравнительно низкая плодовитость рыжих полевок в Лапландии и Ленинградской обл. и, наоборот, высокая — в Тульской обл. и Волго-Камском крае) свидетельствует о несколько ином направлении тенденции. По-видимому, плодовитость увеличивается не с юга на север, а с юго-запада на северо-восток.

Размер выводка у зимовавших рыжих полевок, как и у большинства других мелких млекопитающих, закономерно изменяется по сезонам (табл. 5). В мае—июне он равен 5.4, в июле—августе — 6.1, в сентябре — 6.2. Согласно этому первые выводки

бывают несколько меньше повторных (5.4 и 6.0 соответственно). Интересно, что в южно-таежных лесах Кировской обл. отмечена обратная закономерность (Тупикова, Коновалова, 1971).

К сожалению, нельзя проанализировать возрастную изменчивость плодовитости взрослых самок, поскольку разница в месяц не всегда улавливается по развитию корней M_2 , но можно судить о ней по косвенным данным, оценивая возраст по длине тела зверьков (Ивантер, 1975). При этом мы сознательно отказались от такого критерия, как масса, хотя им часто пользуются в подобных случаях. Масса беременных самок сильно зависит от числа вынашиваемых эмбрионов и их размеров (стадии беременности), а также от упитанности, тогда как длина тела свободна от влияния этих факторов и поэтому точнее отражает возраст.

Наибольший средний выводок вынашивают самки длиной 100–109 мм (Ивантер, 1975). Более мелкие (молодые) отличаются меньшей плодовитостью, несколько ниже она и у самок старых (110 мм и более). Закономерность эта довольно отчетлива, а достоверность ее подтверждается дисперсионным анализом (Ивантер, 1975).

Плодовитость взрослых, как и размножающихся прибылых самок, зависит также от уровня весенней численности и интенсивности нарастания ее к осени. В южно-таежных лесах Вятско-Камского междуречья эту связь не удалось обнаружить (Тупикова, Коновалова, 1971), но согласно полученным нами данным она достаточно отчетлива: при высокой весенней численности средний размер выводка у зимовавших полевок составил 6.0, при средней — 5.1, при низкой же — 5.2. Подтверждается она и результатами дисперсионного анализа (Ивантер, 1975). Таким образом, обнаруживается достоверная обратная зависимость плодовитости взрослых самок от численности популяции. Возможно, это результат популяционного стресса,

Таблица 4. Размер выводка у зимовавших рыжих полевок

Месяц и порядок выводка	Общее число беременных самок	Число самок (экз.) с числом эмбрионов (3–11)									Среднее число эмбрионов на 1 самку*
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Май	35	4	7	14	6	2	1	–	–	–	4.94 ± 0.22 (2.7 + 2.3)
Июнь	72	5	6	21	29	9	2	–	–	–	5.51 ± 0.16 (2.82 + 2.75)
Июль	168	1	20	49	51	36	16	3	1	1	5.97 ± 0.12 (2.9 + 2.9)
Август	51	9	6	4	17	9	4	2	–	–	5.60 ± 0.21 (2.9 + 3.1)
Сентябрь	6	–	–	–	5	1	–	–	–	–	6.14 ± 0.22 (3.7 + 2.6)
Всего	332	19	38	88	108	57	23	5	1	1	5.63 ± 0.08 (3.0 + 2.7)
I выводок	60	4	9	22	14	8	3	–	–	–	5.36 ± 0.15
II выводок	91	–	10	22	33	13	10	2	–	1	6.03 ± 0.14
III выводок	42	–	6	7	15	10	4	–	–	–	5.98 ± 0.18
IV выводок	3	–	–	–	3	–	–	–	–	–	6.0

Примечание. * – в скобках указано число эмбрионов в правом и левом рогах матки; для табл. 4 и 5.

увеличивающего эмбриональную смертность, снижающего овуляцию и имплантацию.

ПЛОДОВИТОСТЬ СЕГОЛЕТОК

Данные о размерах выводка у сеголеток представлены в табл. 5. В среднем, согласно всем полученным данным, численность равна 5.63 ± 0.01 (с колебаниями от 1 до 10), т.е. совершенно такая же, как и у взрослых самок. Здесь также выявляются и ясные возрастные отличия. С возрастом средний размер выводка постепенно увеличивается. Сезонные изменения менее отчетливы. Можно судить лишь об увеличении плодовитости в сентябре.

Наибольший размер помета у зимовавших самок (табл. 4) наблюдается по второму и третьему выводкам (6.0 и 5.98), первый же выводок демонстрирует наименьшие показатели (5.36), что можно связать с его появлением в характеризующийся наименее благоприятными экологическими условиями весенне-летний период. У молодых же отмечается закономерное снижение индивидуальной плодовитости от первого выводка к последующим (от 6.5 к 5.6–5.8), что, как и авторы опубликованной работы (Тупикова, Коновалова, 1971), мы склонны объяснять постепенным истощением молодых самок в результате частых беременностей. У молодых самок, как и у зимовавших, наблюдается асимметрия в распределении выводков по числу

эмбрионов ($A = 0.30 \pm 0.14$), что подтверждает наше предположение о существовании в северных популяциях рыжей полевки отбора на повышенную плодовитость. При этом изменение размера выводка по годам не позволяет выявить четкой зависимости плодовитости молодых самок от численности популяции.

Проведенное нами сопоставление размера выводка у зимовавших и прибылых самок из разных биотопов (табл. 6) подтвердило выявленную ранее закономерность (Попов, 1960). Наименьший средний размер выводка у взрослых полевок отмечается в сосняках-зеленомошниках (5.3), далее следуют вырубки (5.7), ельники травяно-зеленомошные (5.8), лиственные (6.0) и смешанные приречные леса (6.1). Если перечислить эти местообитания в порядке улучшения их экологических свойств, то они расположатся в той же последовательности. Значит, плодовитость взрослых самок в известной мере определяется качествами окружающих условий. При их улучшении плодовитость самок достоверно увеличивается. У прибылых полевок картина менее четкая, вероятно, в связи с их большой подвижностью и менее тесной связью с определенным биотопом. Однако и здесь наименьшая плодовитость (5.5 против 6.0 в остальных местообитаниях) отмечена в бедных ресурсами сосняках (разница достоверна при $P > 0.98$).

Таблица 5. Изменение численности выводка у прибылых самок рыжей полевки

Месяц	Общее число беременных самок	Число самок, экз., с числом эмбрионов 1–10										Среднее число эмбрионов на 1 самку*
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Прибылые ранних выводков												
Июнь	21	1	–	1	1	7	5	2	1	3	–	6.0 ± 0.4 (3.3 + 3.0)
Июль	154	–	1	2	23	52	42	23	8	3	–	5.6 ± 0.1 (2.7 + 2.9)
Август	134	–	–	2	16	40	48	20	8	–	–	5.7 ± 0.1 (2.8 + 2.7)
Сентябрь	74	–	1	4	12	13	15	11	12	2	4	6.2 ± 0.2 (3.4 + 2.7)
Июнь–сентябрь	383	1	2	9	52	112	110	56	29	8	4	5.7 ± 0.1 (3.1 + 2.8)
Прибылые поздних выводков												
Август–сентябрь	83	–	–	2	12	25	23	17	2	1	1	5.5 ± 0.2 (2.6 + 2.9)
Всего	466	1	2	11	64	137	133	73	31	9	5	5.8 ± 0.1 (3.0 + 2.8)
I выводок	243	1	1	3	38	65	72	41	15	5	2	6.5 ± 0.06
II выводок	187	–	1	6	23	60	50	22	15	4	2	5.6 ± 0.04
III выводок	19	–	–	1	3	7	6	3	2	–	1	5.8 ± 0.1

Таблица 6. Плодовитость самок рыжей полевки в разных биотопах

Биотоп	Зимовавшие			Прибылые		
	<i>n</i>	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>n</i>	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>
Сосняки	20	4–9	6.5 ± 1.1	55	2–9	5.6 ± 0.3
Ельники	69	4–9	6.3 ± 0.4	23	4–10	5.5 ± 0.2
Лиственные леса	47	3–8	5.1 ± 0.3	53	3–10	5.3 ± 0.6
Смешанные леса	27	5–11	6.1 ± 0.3	29	2–8	5.8 ± 0.6
Вырубки и мелколесье	23	3–9	5.8 ± 1.2	39	2–10	5.4 ± 0.8
Сельскохозяйственные угодья	13	5–8	6.0 ± 1.0	26	4–7	4.5 ± 0.5

ЭМБРИОНАЛЬНАЯ И РАННЯЯ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНАЯ СМЕРТНОСТЬ

В группе зимовавших полевок резорбция эмбрионов обнаружена у 5 из 93 (5.4%) исследованных беременных самок. Рассасывалось 6 зародышей из 539, т.е. средняя доля резорбции составила 1.1%. У прибылых самок эмбриональная смертность была вдвое выше. Она была отмечена у 17 из 137 самок (12.4%). Всего резорбировало 20 зародышей из 794, или 2.6%. Близкие значения приводят и другие отечественные авторы (Попов, 1960; Тупикова, Коновалова, 1971; и др.). В то же время у рыжих полевок Англии гибель эмбрионов достигает огромных размеров, что, в частности,

было обнаружено у 49–69% исследованных самок (Coutis, Rowlands, 1969). Возможно, в этом и заключается причина констатируемой ими низкой плодовитости полевок английских популяций (средний размер выводка 4.0).

О размере “детской” смертности могут дать представление находки гнезд с выводками детенышей разного возраста. В нашем распоряжении имеются данные о 26 выводках: 17 со слепыми (в среднем 5.4 в выводке) и 9 со зрячими, свободно передвигающимися детенышами (4.9). Исходя из средней численности помета при рождении, равного 5.9 (с учетом эмбриональной смертности), постэмбриональная (в подсосный период) гибель

Таблица 7. Ежемесячная смертность (% численности в предыдущем месяце) в популяции рыжей полевки

Показатель	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
Общая численность	0.48	0.40	0.93	1.4	2.3	3.7	2.9	4.7
Численность зимовавших	0.48	0.39	0.30	0.10	0.11	0.12	0.01	0
Смертность за месяц	30.4	15.9	32.5	17.7	56.9	71.0	67.1	100
Численность прибылых ранних выводков	—	0.03	0.22	0.50	0.84	1.24	0.33	0
Смертность за месяц	—	—	—	—	12.9	62.6	85.3	100
Численность прибылых поздних выводков	—	—	—	0.03	0.24	1.20	0.42	0.1
Смертность за месяц	—	—	—	—	—	—	—	69.4

может составить 16.9%. При этом в первую половину гнездовой жизни гибнет 8.5% детенышей, а во вторую — 9.25% оставшихся. Однако в действительности смертность в период нахождения детенышей в гнезде будет больше, так как в расчетах не учтена гибель выводков целиком.

Расчет ежемесячной гибели полевок в беснежный период был проведен на основе средних за ряд лет данных о численности зверьков разного возраста в последовательные месяцы (табл. 7). При этом, не имея возможности оценить смертность зверьков разных месяцев рождения (для этого нужно определять возраст с точностью до полумесяца), мы проследили ее для трех возрастных групп — зимовавших, прибылых раннего (до середины июня) и позднего (со второй половины июня) рождения.

В приведенных данных обращает на себя внимание значительная регрессия численности зимовавших полевок, особенно сильная начиная с августа. Мы связываем это с увеличением их гибели к концу лета. Наибольшего значения она достигает в сентябре (81%), к ноябрю зимовавшие полевки, как и размножавшиеся сеголетки, окончательно исчезают из уловов. Следует отметить и сравнительно высокую смертность зимовавших полевок весной (в апреле, например, она составляет 30.4%).

Прибылые зверьки ранних выводков также гибнут в основном осенью и до зимы практически не доживают. Высокая смертность этих полевок в переходные (ранневесенний и осенний) периоды связана с сезонной перестройкой физиологии (прежде всего терморегуляции). К тому же весной и осенью экологические условия для них наиболее неблагоприятны (неустойчивая погода, заморозки, холодные затяжные дожди, половодье и т.п.). Зимой же условия жизни стабилизируются, полевки живут оседло под надежной защитой снежного покрова и смертность их резко снижается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Отмеченные выше экологические особенности размножения рыжей полевки, проявляющиеся в специфических условиях северной периферии ареала, такие как высокая лабильность, рельефность и разнообразие адаптивных реакций репродуктивной сферы, их трансформация и смена по годам и сезонам в связи с изменением плотности населения зверьков, а также выработка широких проявляющихся как на организменном, так и популяционном уровне адаптивных комплексов, отличающихся динамичностью, высокой скоростью и глубиной компенсаторной перестройки, — все это вплотную приближает нас к разработке общей концепции периферических популяций мегаареальных политипических видов животных. Анализ закономерных географических отличий, характеризующих популяционную специфику рыжих лесных полевок, обитающих в разных частях видового ареала, подтвердил положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видового ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как у северных границ распространения она изменяется в широком диапазоне и с большей амплитудой. Соответственно, более выражены и гораздо рельефнее проявляются в условиях северной периферии ареала и специфические структурно-популяционные адаптации, направленные на максимально эффективное воспроизводство видового населения, способное обеспечить видам и их популяциям необходимое преодоление экстремальных условий экологического пессимума и в конечном счете содействовать как их широкой экспансии за границы ареала, так и успешному закреплению их в новых районах.

Работа проводилась в соответствии с Государственным заданием федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской Академии наук».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Кошкина Т.В.* Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МОИП, 1967. Вып. 8. С. 5–27.
- Наумов Н.П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.
- Попов В.А.* Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Госиздат, 1960. 466 с.
- Тупикова Н.В., Коновалова Э.А.* Размножение и смертность рыжих полевков в южно-таежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 145–171.
- Шварц С.С.* Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевков на Крайнем Севере // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень: Изд-во УрО АН СССР, 1959. Вып. 1. С. 239–254.
- Шварц С.С.* Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие (Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР). Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1963. Вып. 33. 133 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А., Оленев В.Г., Покровский А.В., Пястолова О.А.* Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биологии. 1964. Т. 25. № 6. С. 417–433.
- Bujańska G.* Reproduction stabilizing elements in an island population of lethrionomys glareolus (Schreber, 1780) // Acta Theriol. 1970. V. 15. P. 24–31.
- Coutis R.R., Rowlands I.W.* The reproductive cycle of the Skomer vole (*Clethrionomys glareolus skomerensis*) // J. Zool. 1969. V. 158. № 1. P. 76–84.
- Kaikusalo A.* Population turnover and wintering of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), in southern and central Finland // Ann. Zool. Fenn. 1972. V. 9. № 4. P. 219–224.
- Petrusewicz K., Bujalska G., Andrzejewski R., Gliwicz J.* Productivity processes in an island population of *Clethrionomys glareolus* // Ann. Zool. Fenn. 1971. V. 8. № 1. P. 112–121.
- Zejda J.* Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. // Zool. Listy. 1971. V. 20. № 3. P. 229–245.

On Reproduction Ecology of Bank Vole *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb. at North Periphery Area. Information 2. Sexual Maturation, Fertility of Adults and Juveniles

E. V. Ivanter^{1, 2, #}

¹*Petrozavodsk State University, prosp. Lenina 33, Petrozavodsk, 185910 Russia*

²*Karelian Research Centre of RAS, ul. Pushkinskaya 11, Petrozavodsk, 185000 Russia*

[#]*e-mail: Ivanter@petrsu.ru*

On long-field studies (1958–2017) we determined, that under the conditions of the north periphery area, the rate of sexual maturation of bank vole juveniles depends on the calendar date of birth more than on the absolute age. It was noted that individuals can reproduce as early as 25–30 days after birth. The earlier the animals are born, the faster they grow and develop and the earlier they mature and begin to reproduce. It was established that males and females born later than June do not generally mature in the year of birth and reproduce only the next spring, after wintering, and although among them there are mature individuals (mainly July broods), their number does not exceed 21%. It was found that the rapidly developing young-of-the-year of early broods, almost without exception participating in reproduction in the year of birth, provide population growth by the fall of the current year, and those born in the second half of summer serve as a population reserve for the next breeding season. We recorded the age-related differences in the quality of the population and a clear “distribution of responsibilities” between individual generations, which are quite labile and serve as one of the most important mechanisms of population regulation. It is also noted that the fertility of adult and breeding new females depends not only on environmental conditions, but also on their numbers in spring.